

**Spermatozopsis axsultans, nov Gen. et Sp. aus der Gruppe
der Volvocales.**

von A. Korschikoff.

(Aus d. Bot. Institut d. Univ. Charkow).

**Spermatozopsis exsultans, nov. gen. et
sp. изъ группы Volvocales.**

А. Коршикова.

(Изъ Ботаническаго Института Харьковскаго Университета).

Организмъ, описываемый здѣсь подъ этимъ именемъ, не принадлежитъ къ числу повсемѣстно распространенныхъ и, благодаря своей рѣдкости, до сихъ поръ ускользалъ отъ вниманія незначительнаго числа изслѣдователей мѣстной микрофлоры. Мнѣ онъ встрѣтился одинъ разъ въ банкѣ со старой культурой водорослей, простоявшей почти годъ въ оранжереѣ, другой разъ въ водѣ, собравшейся послѣ дождя въ канавѣ. Впервые я его замѣтилъ, просматривая висячія капли изъ указаннаго матеріала. Для наблюденія такого крошечнаго и рѣдкаго организма это единственный возможный способъ. Обычно я укрѣплялъ покровное стекло, впуская подъ него съ противоположныхъ угловъ небольшое количество воды, и только при желаніи сохранить препаратъ для дальнѣйшихъ наблюденій припаивалъ покровное стекло парафиномъ. Такимъ образомъ, я имѣлъ возможность, впуская подъ покровное стекло капельку осміевои кислоты, фиксировать экземпляры *Spermatozopsis* послѣ того, какъ они собрались на сторонѣ капли, обращенной къ окну или противоположной¹⁾. Искать же въ препаратѣ, приготовленномъ обыкновеннымъ способомъ, дѣло почти безнадежное.

¹⁾ Ср. V. Chmielewsky, Über Phototaxis und die physikalischen Eigenschaften der Kulturtropfen. Beihefte zum bot. Zentralbl., 1904, p. 53.

Форма *Spermatozopsis* чрезвычайно оригинальна и ее вполне характеризует мягкое имя предложенное профессором Арнольди. Длинное, слегка сжатое съ боковъ тѣло изогнуто такъ, что составляетъ почти полный оборотъ сильно вытянутой спирали (рис. 1). Въ этомъ отношеніи *Spermatozopsis* нѣсколько сходенъ со сперматозоидами харъ, папоротниковъ и др., только тамъ число оборотовъ гораздо больше. Размѣры *Spermatozopsis* колеблются въ предѣлахъ отъ 7 до 9 μ . При помощи четырехъ или двухъ (объ этомъ интересномъ фактѣ см. ниже) жгутовъ *Spermatozopsis* перемѣщается то медленными неправильными, то быстрыми, скользящими движеніями, направленными соотвѣтственно формѣ тѣла по спирали. Конецъ со жгутами при этомъ всегда бываетъ обращенъ впередъ. Эти движенія часто прерываются рѣзкими прыжками назадъ, при чемъ тѣло не измѣняетъ своего направленія и, слѣдовательно, движется жгутами назадъ; иногда организмъ останавливается на нѣсколько секундъ, чтобы затѣмъ опять прыгнуть въ какую-либо сторону. Благодаря этимъ прыжкамъ, часто на весьма значительное разстояніе, слѣдить за какимъ-нибудь однимъ экземпляромъ даже и со среднесильными объективами бываетъ затруднительно, и для наблюденія строенія тѣла приходится подождать, пока капля подсохнетъ, и организмы, стѣсненные въ своихъ движеніяхъ, нѣсколько успокоятся.

Тѣло *Spermatozopsis* не покрыто углеводистой или какой-либо другой оболочкой. Это показываютъ измѣненія формы, наступающія при постепенномъ высыханіи не заклеенной висячей капли, или при отравленіи газами. Если подпустить подъ покровное стекло ничтожное количество слабого раствора амміака, организмы начинаютъ безпокойно метаться, но черезъ нѣсколько секундъ наступаетъ оцѣпенѣніе, при чемъ жгуты по большей части выпрямляются и вытягиваются впередъ. Такое состояніе длится довольно долго, изрѣдка прерываясь рѣзкими, порывистыми движеніями. Затѣмъ почти всѣ особи начинаютъ сбрасывать жгуты, но безъ предварительной ихъ агрегаціи, какъ это происходитъ подъ дѣйствіемъ амміака у *Chlamydomonas* и *Polytoma* ¹⁾. Однако, рѣдко сбрасываются всѣ жгуты; обыкновенно остаются одинъ или два, которые по временамъ энергично движутся. Приблизительно въ это же время тѣло начинаетъ

¹⁾ V. Chmielewsky, Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des algues vertes p. 211, Varsovie 1904.

медленно стягиваться и округляться (рис. 14), при чемъ въ протоплазмѣ появляется нѣсколько вакуолей съ крошечнымъ тѣльцемъ въ каждой, находящимися въ быстромъ броуновскомъ движеніи, какъ это часто бываетъ въ вакуоляхъ. Округляется въ свою очередь и хроматофоръ, независимо отъ тѣла, и часто случается, что хроматофоръ уже съжился въ шарикъ, тогда какъ на тѣлѣ еще можно узнать слѣды прежней формы. Минуты черезъ 2—3 тѣло совершенно округляется, при чемъ увеличиваются вакуоли въ протоплазмѣ, которая теперь значительно превышаетъ по объему массу хроматофора, тогда какъ въ нормальномъ состояніи наблюдаются совершенно обратныя соотношенія (рис. 14). Стигма остается лежать на хроматофорѣ внутри агрегата, пульсирующія вакуоли исчезаютъ, повидимому, при самомъ началѣ процесса, давая, быть можетъ, начало упомянутымъ не пульсирующимъ.

Такой вакуолизированный комокъ протоплазмы, съ броуновскимъ движеніемъ частицъ внутри, съ грубо выступающимъ ядромъ, безъ сократительныхъ вакуолей, производитъ совершенное впечатлѣніе мертваго образованія. Но, вдругъ, оставшіеся жгуты начинаютъ бѣшено биться, что должно отогнать всякую мысль о смерти организма. Черезъ нѣсколько секундъ движеніе внезапно прекращается, тѣло цѣпенѣтъ на одну—двѣ минуты, послѣ чего движеніе жгутовъ повторяется съ прежней силой. Я наблюдалъ такіе экземпляры въ теченіе приблизительно 10 минутъ и по движенію жгутовъ убѣждался въ ихъ жизненности. Въ это время можетъ отпасть одинъ или два жгута и остаться одинъ, который отъ времени до времени возобновляетъ свои судорожныя движенія. Въ концѣ-концовъ отпадаетъ и этотъ послѣдній жгутъ и организмъ, надо думать, умираетъ. Подобныя явленія мнѣ удавалось вызывать неоднократно, и всякій разъ съ неизмѣннымъ успѣхомъ.

Другой случай метаболизма живого организма я наблюдалъ при подсыханіи капли со *Spermatozopsis*. Тѣло организма прилипало къ нижней поверхности покровнаго стекла и, слегка расплываясь, принимало форму полумѣсяца (рис. 3). Уже при этомъ можно было убѣдиться въ отсутствіи оболочки. Въ дальнѣйшемъ большая часть протопласта, заключавшая хроматофоръ, оставалась почти безъ измѣненій, но передній безцвѣтный конецъ начиналъ постепенно вытягиваться наподобіе псевдоподіи (рис. 2). Въ результатъ небольшой участокъ протоплазмы съ сократительными вакуолями и жгутами отползалъ на значи-

тельное разстояніе, будучи соединенъ съ главной массой тѣла лишь тонкой перемычкой безцвѣтной, гомогенной протоплазмы (рис. 5, 6). Названный участокъ медленно, но непрерывно измѣнялъ свои очертанія и положеніе, при продолжающейся пульсации вакуолей и движеніяхъ жгутовъ. Что касается послѣднихъ, то они укорачивались, особенно сильно одинъ, и, сохраняя на свободныхъ концахъ свою нормальную толщину, у основанія какъ бы расплывались по стеклу, незамѣтно переходя въ собственно протоплазму. Одинъ изъ жгутовъ, именно менѣе укоротившійся, отползалъ отъ прежней точки прикрѣпленія подобно тому, какъ раньше отползъ несущій его участокъ протоплазмы, такъ-что теперь длина всего отростка «а» (рис. 5) превышала первоначальную длину жгута. Оба жгута измѣняли свое положеніе, какъ видно изъ рисунковъ 5 и 6, сдѣланныхъ въ теченіе нѣсколькихъ минутъ съ одного и тогоже экземпляра. Продолженія этихъ измѣненій я не наблюдалъ, но нѣтъ сомнѣнія, что они кончились разрушеніемъ протопласта раньше окончательнаго высыханія капли, какъ это имѣло мѣсто въ повторныхъ опытахъ. Эти опыты мнѣ долго не удавались, такъ-что я пришелъ было къ заключенію, что описанныя измѣненія вызываются не высыханіемъ капли, а другими причинами, ближе не опредѣленными. Однако, впослѣдствіи я нѣсколько разъ наблюдалъ въ этихъ условіяхъ подобныя явленія, хотя и не въ такой сложной формѣ. Часто протопластъ просто сплывался въ шарикъ, который слегка расползался по стеклу и затѣмъ разрушался.

Въ томъ препаратѣ, гдѣ я въ первый разъ наблюдалъ такой метаболизмъ, мнѣ встрѣтилась особь, свободно плавающая, слѣдовательно, не подверженная дѣйствію высыханія, которая, тѣмъ не менѣе, имѣла странный видъ (рис. 8); именно, жгуты съѣхали съ передняго конца на середину, гдѣ мѣсту ихъ прикрѣпленія соотвѣтствовало замѣтное возвышеніе изъ безцвѣтной протоплазмы; хроматофоръ оставался безъ измѣненій. Что съ этой особью произошло дальше я не могъ дожидаться. Можетъ быть, формы уже неподвижныя, округлившіяся, но не потерявшія жгутовъ, представляютъ конецъ начавшейся деформаціи (рис. 9).

Какъ видно изъ сказаннаго, при нѣкоторыхъ, явно ненормальныхъ условіяхъ способность *Spermatozopsis* къ произвольнымъ или непроизвольнымъ измѣненіямъ своей формы бываетъ чрезвычайно велика, что можно объяснить только отсутствіемъ оболочки или сколько-нибудь дифференцированнаго перипласта. Тѣмъ удивительнѣе кажется то, что *Spermatozopsis* при нор-

мальныхъ условіяхъ никогда не обнаруживаетъ метаболизма и всегда сохраняетъ свою оригинальную форму, столь далекую отъ той округлой, которая свойственна обыкновенно голымъ организмамъ, и которую при наступленіи смерти принимаетъ иногда самъ *Spermatozopsis*.

Большую часть протопласта занимаетъ хроматофоръ. Онъ тянется по выпуклой сторонѣ тѣла отъ задняго конца къ переднему и кончается почти у основанія жгутовъ. Безцвѣтная протоплазма расположена въ обратномъ смыслѣ: она образуетъ передній конецъ и, покрывая почти равномернымъ слоемъ вогнутую сторону хроматофора, исчезаетъ недалеко отъ задняго конца, состоящаго исключительно изъ зеленого вещества (рис. 3). Ея тонкій слой, перипластъ покрываетъ, конечно, хроматофоръ и съ внѣшней стороны. Иногда я замѣчалъ нѣкоторое количество небольшихъ зернышекъ, расположенныхъ вдоль хроматофора въ правильный рядъ. Природа этихъ зернышекъ осталась неизвѣстной. Какъ было уже упомянуто, тѣло организма бываетъ сплюснутымъ съ боковъ. Въ поперечномъ разрѣзѣ оно имѣло бы форму остроугольнаго треугольника, въ основаніи котораго лежалъ бы хроматофоръ, а острый уголъ былъ бы занятъ протоплазмой. Во взрослыхъ формахъ тѣло является округленнымъ или даже слегка сдавленнымъ въ направленіи перпендикулярномъ къ первоначальному. Задній конецъ обыкновенно бываетъ заостренъ.

Приблизительно посрединѣ тѣла, гдѣ хроматофоръ образуетъ иногда небольшую выемку, лежитъ крошечное ядро, построенное по типу общему для всѣхъ *Volvocales*. При обыкновенныхъ условіяхъ мнѣ его не удалось разсмотрѣть, но если дать каплѣ подсохнуть, то протопластъ сплющивается, и въ выпятившейся безцвѣтной протоплазмѣ можно хорошо разсмотрѣть ядро съ ядрышкомъ въ центрѣ, а также установить число сократительныхъ вакуолей (рис. 5, 6). Пиреноида у *Spermatozopsis* нѣтъ. Стилга находится на переднемъ концѣ хроматофора, съ наружной стороны тѣла, въ видѣ маленькой короткой палочки (рис. 1, 7). Здѣсь же у основанія жгутовъ находятся упомянутыя уже сократительныя вакуоли въ числѣ двухъ, попеременно сокращающіяся, чрезвычайно маленькія и потому трудно различимыя при нормальныхъ условіяхъ (рис. 7). Въ протоплазмѣ включены различной величины зернышки, съ большимъ лучепреломленіемъ, чѣмъ окружающая протоплазма, не синѣющія отъ іода, красящіяся *Neutralrot* въ интенсивно-красный цвѣтъ,

представляя, такимъ образомъ, аналогію съ волютиновыми «gote Körner» остальныхъ Volvocales¹⁾).

Отъ передняго конца отходятъ обычно четыре жгута, какъ это показано на рис. 1; но иногда попадались экземпляры слабѣе изогнутые, снабженные только двумя жгутами (рис. 2). Отношенія этихъ двухъ формъ являются загадочными. Какъ дальше будетъ сказано, во время дѣленія вырабатываются новые четыре жгута, такъ-что должно отпасть предположеніе, что названныя двухжгутовые формы суть дочерніе экземпляры съ половиннымъ числомъ жгутовъ. Можно было бы думать, что здѣсь произошло отпаденіе двухъ жгутовъ, но этому противорѣчить то, что условія были, повидимому, нормальными, во-вторыхъ, является вопросъ, почему отпало именно два жгута, а не три или одинъ, и въ третьихъ, если бы жгуты и отпали, то на ихъ мѣстѣ должны были бы остаться короткіе придатки, т. к. насколько мнѣ приходилось до сихъ поръ наблюдать, при отравленіи амміакомъ и другихъ условіяхъ жгуты не обрываются у самаго основанія, и не только у *Spermatozopsis*, но и у другихъ Volvocales.

Каково бы ни было число жгутовъ, послѣдніе всегда бываютъ равной, почти вдвое превышающей тѣло длины, очень тонки и расположены, какъ у *Carteria*, правильнымъ крестомъ (рис. 4), или другъ противъ друга въ одной плоскости, какъ у *Chlamydomonas*, если существуютъ только въ числѣ двухъ. Окраской по способу Löffler'a можно было обнаружить существованіе концевыхъ отдѣловъ въ жгутахъ, въ видѣ чрезвычайно тонкой, недлинной нити («Schnur» Fischer'a), почти сразу утолщающейся въ «Stiel», превышающей ее по длинѣ въ 4—5 разъ (рис. 10). Я окрашивалъ препараты предварительно фиксированные осміевою кислотой, и просто высушенные въ теченіе возможно болѣе короткаго времени и затѣмъ проведенные черезъ огонь, и результаты были одинаковы. Жгуты *Spermatozopsis* принадлежатъ, такимъ образомъ, къ типу «Peitschengeißel» Fischer'a²⁾. Во время своихъ кратковременныхъ остановокъ *Spermatozopsis* или держится всѣми четырьмя жгутами за нижнюю поверхность покровнаго стекла, или просто лежитъ бокомъ, неподвижно держа

¹⁾ Art. Meyer, Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. 1904, Bot. Ztg. Bd. 62.

Merton, Über den Bau und Fortpflanzung von *Pleodorina illinoisensis*. Zeitschr. f. Wiss. Zoologie, Bd. 90, 1900.

²⁾ A. Fischer, Über die Geißeln einiger Flagellaten. *Pringsh. Jahrb.* 1894, Bd. 26.

отогнутые назад жгуты. Въ первомъ случаѣ жгуты касаются стекла своей серединой, а не концами, которые свободно загнбаются назадъ.

Вегетативное размноженіе *Spermatozopsis* совершается по типу *Pugamimonas*¹⁾, и состоитъ въ продольномъ дѣленіи материнской особи на двѣ дочернихъ, безъ перехода въ покоящееся состояніе. Начала дѣленія я не могъ уловить; мнѣ попадались только особи уже съ двойнымъ числомъ жгутовъ (рис. 11) одинаковой длины, въ то время какъ на тѣлѣ только появилась продольная борозда, шедшая отъ одного конца къ другому, которая, углубляясь, расщепила хроматофоръ на двѣ полосы. На переднихъ концахъ дочернихъ хроматофоровъ находилось по стигмѣ. Хотя я непосредственно и не наблюдалъ этого, но для меня не оставляетъ никакого сомнѣнія, что эти стигмы возникли путемъ дѣленія материнской, какъ это имѣетъ мѣсто у *Flagellata* и нѣкоторыхъ голыхъ *Volvocales*.

Дѣленіе *Spermatozopsis* совершается, повидимому, очень медленно, какъ у *Pugamimonas* и др. Начиная съ описанной стадіи я наблюдалъ этотъ процессъ въ теченіе 20—30 минутъ, и онъ лишь немного подвинулся впередъ. Конецъ дѣленія не представляетъ ничего особеннаго; разъ мнѣ попались двѣ дочернія особи, соединенныя только тонкой перемычкой, находившейся почти посерединѣ ихъ тѣлъ и не мѣшающей имъ поворачиваться относительно другъ друга, какъ это было описано для *Pugamimonas* (Dill) и *Dunaliella salina*²⁾. Приблизительно черезъ часъ перемычка разорвалась и дочернія особи тотчасъ же разошлись въ стороны. Онѣ имѣли вполнѣ нормальный видъ, только были, понятно, тоньше и сильно сжаты съ боковъ, тогда какъ взрослые особи, способныя къ дѣленію, бываютъ болѣе или менѣе округленными.

Изучить дѣленіе на окрашенныхъ объектахъ я не имѣлъ возможности, т. к. количество матеріала было слишкомъ незначительно для этого.

Переходъ въ покоящееся состояніе и половой процессъ не наблюдались.

Что касается систематическаго положенія *Spermatozopsis*, то зеленый хроматофоръ и четыре равныхъ жгута заставляютъ

¹⁾ O. E. Dill, Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten. Pringsh. Jahrb., 28.

²⁾ Clara Hamburger, Zur Kenntniss der *Dunaliella salina*. Archiv für Hydrobiologie Bd. VI, Hft. I., 1905.

отнести ее къ *Volvocales*, а отсутствие оболочки сближаетъ его съ семействомъ *Polyblepharidaceae*. Форма тѣла показываетъ, правда, значительное отклоненіе отъ симметрическаго типа *Polyblepharidaceae*, но въ сущности симметрія нарушена только своеобразной изогнутостью тѣла, являющагося двусторонне-симметричнымъ съ боковымъ хроматофоромъ, какъ у нѣкоторыхъ видовъ *Chlamydomonas*, напр., *Chl. media* Klebs или *Chl. parietaria* Dill. Передній же конецъ со жгутомъ вполне сохранилъ свою симметрію.

Болѣе важной особенностью является, быть можетъ, описанное уже особое строеніе жгутовъ. По Fischer'у жгуты *Polytoma* и *Chlorogonium* снабжены длинными концевыми отдѣлами («Schnur»), которые постепенно переходятъ въ «Stiel». Мои собственныя окраски дали иные результаты. Жгуты *Polytoma* имѣютъ настолько короткій концевой отдѣлъ, что онъ почти не заслуживаетъ особаго наименованія, и можно было бы говорить просто о заостренныхъ концахъ жгутовъ. Жгуты же *Chlorogonium* совершенно одинаковой толщины отъ начала до конца, безъ всякихъ намековъ на какіе-либо придатки. Также просто устроенными оказались жгуты различныхъ видовъ *Chlamydomonas*, *Carteria*, *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Spondylomorom*. Остальныхъ *Volvocales* мнѣ не удалось изучить за отсутствіемъ матеріала, и среди упомянутыхъ *Spermatozopsis* является пока единственнымъ въ своемъ родѣ. Что же касается числа и расположенія жгутовъ (и вакуолей), то въ этомъ отношеніи *Spermatozopsis* совершенно напоминаетъ *Pyramimonas*.

Отсутствіе переноидовъ является, вѣроятно, такимъ же вторичнымъ, производнаго характера признакомъ какъ и у *Chloromonas* и *Spermatozopsis* стоитъ поэтому въ такомъ же отношеніи къ *Pyramimonas*, какъ *Chloromonas* къ *Chlamydomonas*.

Небезынтересно то, что мнѣ не удалось наблюдать перехода *Spermatozopsis* въ покоющееся состояніе. Въ культурѣ онъ существуетъ мѣсяцами, несмотря на колебанія температуры и освѣщенія, иногда довольно рѣзкія. Такимъ же стойкимъ оказывается онъ и въ висячихъ капляхъ, гдѣ очень скоро переходятъ въ покоющееся или въ пальмеллевидное состояніе всѣ способные къ этому организмы. Такимъ образомъ *Spermatozopsis* является противоположностью *Pyramimonas*, принадлежащаго именно къ такимъ организмамъ, и въ еще большей степени противоположностью близкимъ къ *Polyblepharidaceae* *Prasinocladaceae*, гдѣ неподвижная стадія совершенно подавила подвижную.

Имѣя, такимъ образомъ, много общаго съ Polyblepharidaceae, Spermatozopsis въ нѣкоторыхъ чертахъ своей организациіи уклоняется отъ типичныхъ представителей этого семейства, являясь какъ бы побочной вѣтвью главнаго ствола, ведущаго къ Chlamydomonadaceae. Скудность свѣдѣній о составѣ интересующей насъ группы и крайняя неполнота данныхъ относительно формъ уже извѣстныхъ, заставляетъ отказаться отъ болѣе подробнаго разсмотрѣнія взаимоотношеній и ограничиться однимъ этимъ соображеніемъ, несмотря на ихъ общность и гадательность.

Въ заключеніе, считаю пріятнымъ долгомъ выразить свою искреннюю признательность проф. В. М. Арнольди, словомъ и дѣломъ приходившему мнѣ на помощь въ моей работѣ.

Об'ясненіє рисунковъ.

Рисунки 2, 3, 5, 8, 9 и 10 сдѣланы съ помощью рисовальнаго аппарата Abbé, остальные отъ руки; Объективы Цейсса; chr—хроматофоръ, с. v.—сократительныя вакуоли, st—стигма.

Рис. 1. Общій видъ организма; рис. съ живого объекта. Апохр. 2 mm.

» 2 и 3. Двѣ начальныхъ стадіи деформаціи подѣ вліяніємъ высыханія; ядра не нарисованы. Ном. imm. $\frac{1}{12}$, ок. 5.

» 4 и 5. Другая особь; двѣ болѣе подвинувшихся стадіи подобной же деформаціи. Апохр. 2 mm., ок. 12.

» 6. Видъ организма сверху. Апохр. 2 mm.

» 7. Передній конецъ организма; нѣсколько схематизировано.

» 8. Свободноплавающая, деформировавшаяся при высыханіи капли особь. Апохр. 2 mm., ок. 12.

» 9. Мертвая особь изъ той же капли. Апохр. 2 mm., ок. 12.

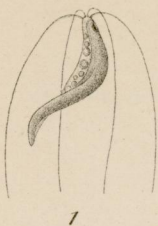
» 10. Жгуты *Spermatozopsis exsultans*; a—«Schnur», b—«Stiel». Апохр. 2 mm., ок. 18.

» 11. Начало дѣленія. Апохр. 2 mm., ок. 8.

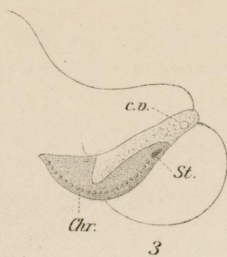
» 12. Конецъ дѣленія. Тоже увелич.

» 13. Начало деформаціи подѣ дѣйствіємъ амміака. Апохр. 2 mm., ок. 12.

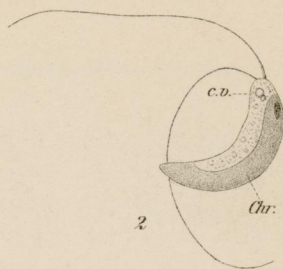
» 14. Дальнѣйшая стадія; одинъ изъ жгутовъ сброшенъ. Тоже увелич.



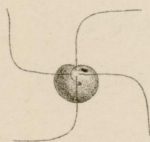
1



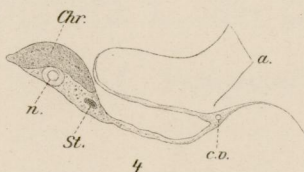
3



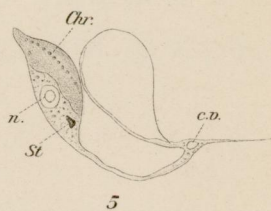
2



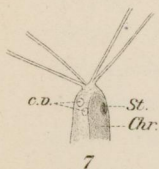
6



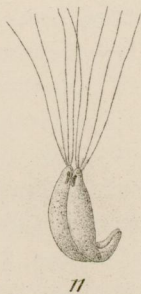
4



5



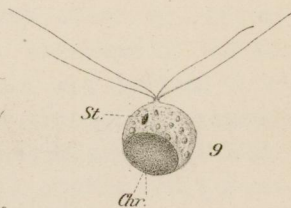
7



11



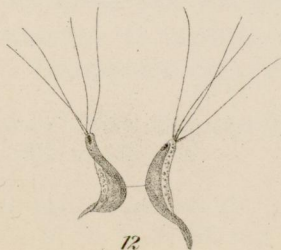
8



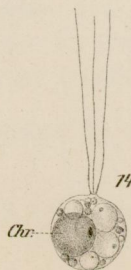
9



10



12



14



13

A. Korschakoff gez.

E. Laue lith.

**Orchis elegans Heuff. und deren Hybride mit Orchis coriophora L.
in der Flora Russlands.**

von K. Ugrinsky.

**Orchis elegans Heuff и его помѣси съ
Orchis coriophora L. въ русской флорѣ.**

К. А. Угринскій.

Встрѣчающійся въ окрестностяхъ Харькова *Orchis* изъ подрода *Euorchis* съ овальными клубнями, длинно-заостренными, вверхъ стоящими листьями и рыхлымъ длиннымъ соцаѣтіемъ пурпурно-лиловыхъ цвѣтовъ первоначально былъ опредѣленъ мѣстными систематиками, какъ *Orchis mascula* L. ¹⁾, съ которымъ наше растеніе въ дѣйствительности вовсе не сходно. Позже это растеніе фигурируетъ подъ именемъ *O. laxiflora* Lam ²⁾. Далѣе, въ 1910 г. опубликована моя замѣтка ³⁾, въ которой, затрудняясь отождествить наше растеніе съ какимъ-либо изъ 2-хъ сходныхъ западно-европейскихъ *Orchis*'овъ: *O. palustris* Jacq. или *O. laxiflora* Lam. (= *O. ensifolia* Vlll.), я констатировалъ, все же, относительно большее сходство съ послѣднимъ видомъ.

Въ послѣдующіе годы, съ одной стороны, наблюдавъ это растеніе русской флоры въ иныхъ мѣстахъ Харьковской губ., и получивъ гербарные экз. его изъ Крыма отъ И. В. Ванькова, изучивъ, наконецъ *O. laxiflora* гербарія Р. Фл. изд. Имп. Ак. Наукъ (изъ Полтавской губ.), съ другой стороны, въ результатѣ

¹⁾ Gromow. Enum. stirp. agri charcoviensis. Тр. О. Наукъ Х. Университета т. I. 1817. р. 136—154.

²⁾ Черняевъ, Conspectus etc. р. 62. № 1412; Наливайко, Списокъ и т. д. въ томѣ 33 Тр. О. И. Пр. при И. Х. Унив. р. 122 № 741.

³⁾ Угринскій, Критич. замѣтка и т. д. въ т. 43 Тр. О. Исп. Пр. при И. Х. Унив. 1910.

дальнѣйшаго обмѣна мнѣній съ двумя западно-европейскими специалистами: E. G. Samus въ Парижѣ и Dr. G. Keller въ Аарау, я составилъ себѣ, мнѣ кажется, опредѣленный взглядъ на систематическое положеніе нашего *Orchis*'а, и считаю цѣлесообразнымъ опубликовать свои выводы, и заодно описать наблюдавшіеся у насъ гибриды этого *Orchis*'а съ *O. coriophora* L.

I. *Orchis elegans* Heuffel.

Современные систематики расчленяютъ сборный видъ прежнихъ авторовъ *Orchis laxiflora* Lam. на нѣсколько меньшихъ единицъ; наиболѣе характерны слѣдующія: *O. ensifolia* Vill., *O. elegans* Heuff. и *O. palustris* Jacq. Намѣтитъ характеристики этихъ 3-хъ единицъ можно приблизительно слѣдующимъ образомъ.

***O. palustris* Jacq.**, повидимому, довольно хорошо характеризуется средней долей губы, превышающей боковую или, по крайней мѣрѣ, имъ равную. Листья у этого вида обыкновенно очень узкіе и немногочисленны, (—однако, бываютъ исключенія). Доли околоцв. короче, чѣмъ у *O. ensifolia* Vill.

Для ***O. ensifolia* Vill.** характерны: отсутствіе или слабое развитіе средней доли губы; бóльшая длина и оттопыренность долей околоцв.; бóльшая ширина листьевъ, которая часто бываетъ нѣсколько сближена у основанія стебля, отъ котораго они болѣе или менѣе отогнуты; шпора длинная и узкая, иногда изогнутая и на концѣ булавовидно вздутая; кисть *очень* рыхлая, немногочвѣтная. Цвѣтетъ этотъ видъ нѣсколько раньше *O. palustris* Jacq.

***O. elegans* Heuff.** отличается: губой сильно измѣнчивой, какъ въ отношеніи размѣровъ, такъ и въ отношеніи очертаній и въ частности развитія средней доли; въ отношеніи губы этотъ видъ обыкновенно бываетъ ближе къ *O. palustris* Jacq., но во всѣхъ остальныхъ отношеніяхъ никакъ не можетъ быть отождествляемъ съ послѣднимъ. Листья у *O. elegans* Heuff. еще шире, чѣмъ у *O. ensifolia* Vill., они разсѣяны по стеблю и достигаютъ основанія соцвѣтія. Кисть обыкновенно длинная (до 1 фута) и богата цвѣтами, собранными гораздо болѣе густо, чѣмъ у *O. ensifolia* Vill. *O. elegans* Heff. очерченъ, какъ будто, наименѣе полно, и этимъ объясняется тотъ фактъ, что нѣкоторые систе-

матики соединяють его съ *O. palustris* Jacq.¹⁾ Однако, самостоятельность *O. elegantis* Heuff. подчеркивается, по моему мнѣнію, отношеніемъ его ореала распространенія къ таковому *O. ensifoliae* Vill. и *O. palustris* Jacq. Именно, распротр. этихъ видовъ въ общемъ (по Gandoger'у Nov. Con. El. Eur. 1910. p. 462) таково: *O. ensifolia* Vill. и *O. palustris* Jacq обитаютъ въ средн. и южн. Европѣ, *O. elegans* Heuff—въ восточной. Наши русскія мѣстонахожденія являются продолженіемъ венгерскихъ.

Ни одинъ изъ видѣнныхъ мною экз. растенія южной Россіи не можетъ быть отождествленъ ни съ *O. ensifolia* Vill., ни съ *O. palustris* Jacq., но всѣ они принадлежатъ къ одному и тому жд типу, весьма близкому къ *O. elegans* Heuff или м. б. вполнѣ съ нимъ идентичному—таково мнѣніе Е. Г. Camus'a, D. G. Keller'a и мое. Растенія изъ Крыма слегка отличаются отъ растеній Харьковской губ. только въ томъ отношеніи, что прицвѣтники у нихъ развиты сильнѣе,—и въ этомъ смыслѣ крымскіе экз. еще ближе къ венгерскимъ. Вообще же говоря, всѣ извѣстные мнѣ экз. изъ Россіи имѣютъ полное основаніе именоваться ***O. elegans* Heuffel.**

Рисунокъ нашего р. помѣщенъ на таблицѣ, изображающей такимъ образомъ: *O. elegans* Heuff. изъ Харькова, *O. ensifolia* Vill. изъ Далмаціи и *O. palustris* Jacq. изъ Швейцаріи. Считаю, поэтому, излишнимъ иллюстрировать *habitus* нашего р., я прилагаю здѣсь только фотографію соцвѣтія и рисунокъ отдѣльнаго цвѣтка, какъ необходимое дополненіе къ упомянутой таблицѣ.

Гибриды *O. elegans* Heuff. съ *O. coriophora* L.

Еще въ 1906 году я нашелъ въ окр. с. Каменнаго Orichis, который, по моему мнѣнію, долженъ былъ быть опредѣленъ, какъ *O. elegans* × *coriophora*. Для увѣренности въ своемъ мнѣніи я посылалъ наше р. западно-европейскимъ специалистамъ, которые вполнѣ согласились съ моимъ опредѣленіемъ. Между посланными мною въ 1907 г. въ свѣжемъ видѣ Е. Г. Camus'у въ Парижѣ гибридами, оказался одинъ экз. съ нѣкоторыми особенностями, опираясь на которыя Е. Г. Camus предложилъ мнѣ назвать эту—новую по его мнѣнію—систематич. единицу и

¹⁾ Ascherson et Graebner in Synopsis d. mitteleurop. Fl. (Bd. III. p. 710—713), даютъ слѣдующую схему подчиненія этихъ системат. единицъ:
 № 982 (19) *O. laxiflorus* A. ensifolius { = *B. micrantha*.
 B. paluster { — *C. elegans*.

опубликовалъ отъ моего имени предварительный діагнозъ ея въ своей Monogr. d. Orchidées d'Europe etc. (1908. p. 230).

Впослѣдствіи я находилъ гибриды *O. elegans* × *coriophora* въ различныхъ мѣстахъ Харьк. губ., а въ послѣднее время они были найдены въ Крыму И. В. Ваньковымъ, любезно приславшимъ мнѣ на просмотръ свои сборы.

Оставляя пока открытымъ вопросъ относительно «гибридности» найденныхъ мною р.,—вопросъ, экспериментальнымъ рѣшеніемъ котораго я предполагаю заняться въ ближайшемъ будущемъ,—я ограничусь опубликованіемъ описанія упомянутыхъ гибридовъ.

Я различаю 3 типа:

1. Цвѣты и habitus, какъ у *O. parviflora* Chaub., отъ котораго наше р. почти не отличается—***O. pseudoparviflora* Ugr.** 1912 = *O. parviflora* in: К. Угринскій, Замѣтка о нѣкоторыхъ рѣдкихъ р. Харьк. флоры. Тр. О. Исп. Пр. при И. Харьк. Унив. т. 43. 1910. р. 9. № 20 а = *O. parviflora* in: К. Угринскій Мат. къ фл. Ахтырск. у. Харьк. г. Ч. I. Тр. О. Исп. Пр. при И. Х. Ун. 1912. р. 355 № 114. Рисунки: 1) tab. nostra II, 2) въ Иконографіи Орхидей Европы Dr. G. Keller'a.

Встрѣчается чаще другихъ гибридовъ на суховатыхъ лугахъ. Было найдено около: Васищева, Куряжа, Шпаковъ, Каменнаго; с. Чернетчины Ахт. у., и въ Крыму. Южн. берегъ—Лимены (въ герб. И. В. Ванькова).

2. Отличается отъ предыдущаго: 1) кистью болѣе рыхлой; 2) окраской цвѣтовъ, гораздо болѣе блѣдною, сходной съ окраской цвѣтовъ *O. elegantis* Heuff.; 3) наружными долями околоцв. отклоненными другъ отъ друга и не образующими шлема; 4) пятнышками на губѣ болѣе многочисленными, покрывающими большую часть губы—***O. Reinhardii*** ¹⁾ **Ugr.** 1908. in Camus, Monogr. des Orchidées d'Europe etc. p. 230. *O. Reinhardii* in: К. Угринскій Замѣтка о нѣк. рѣдк. р. Харьк. фл. (см. выше) р. 10. № 20 б. Рисунокъ—tab. nostra III.

Встрѣчается значительно рѣже: мною найдено нѣсколько экз. въ окр. с. Каменнаго, Харьк. уѣзда.

3. Цвѣты по величинѣ и окраскѣ и общій habitus растенія напоминаютъ *O. elegans* Heuff., чѣмъ оно и отличается отъ предыдущихъ. Губа очень крупная, округлая, съ большими боко-

¹⁾ Въ честь заслуженнаго профессора Людвигъ Васильевича Рейнгарда.

выми листьями, покрыта крупноватыми многочисл. пятнышками—**O. Kelleriana Ugr.** 1912. ¹⁾—*O. Reinhardii* in: К. Угринскій Матер. къ ф. Ахт. у. Ч. I. р. 354 № 113 (см. выше). Рисунокъ—tab. nostra V.

Найдено въ 2-хъ совершенно одинаковыхъ экз. на лугу р. Ворсклы около с. Чернетчины, Ахтыр. у., Харьк. г., 15 іюня 1911 г. въ полномъ цвѣту.

Гибридъ, собранный И. В. Ваньковымъ около д. Коккозъ въ Крыму не соотвѣтствуетъ, повидимому, въ точности ни одному изъ описанныхъ здѣсь, но относительно ближе къ *O. pseudoparviflora* Ugr.

¹⁾ Въ честь Dr. Gotfried Keller'a въ Аарау, извѣстнаго знатока орхидныхъ Европы.

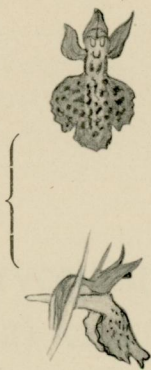
F. 3a.



F. 1a.



F. 4.



F. 4.



F. 1.



F. 2.



F. 3



Quelques observations sur la resistance des chenilles «*Galeria melonella*» pour le *Timotheebacille* (acidresistant)—*Grasbacillus* I Moeller.

Par M. Tzecknovitzer.

Объ отношеніи гусеницъ пчелиной моли (*Galeria melonella*) къ впрыскиванію кислотоупорнаго бацилла *Timotheebacillus* s. *Grasbacillus* I Moeller'a.

М. М. Цехновицеръ.

(Изъ лабораторіи сравнительной фізіологіи проф. Н. Ф. Б'блоусова).

По предложенію профессора Н. Ф. Б'блоусова мнѣ надлежало повторить извѣстные опыты С. И. Метальникова по иммунитету гусеницы *Galeria melonella* къ бацилле человеческого туберкулеза, но въ силу техническихъ условій, и также въ силу нѣкоторыхъ соображеній я не смогъ работать съ настоящимъ туберкулезомъ. Тогда показалось небезынтереснымъ выяснить отношеніе гусеницы *Galeria melonella* къ какому-нибудь изъ бациллъ родственныхъ туберкулезу, бациллу изъ кислотоупорной группы. И по совѣту д-ра С. С. Амираджиби я остановился на бациллѣ Тимофеевской травы, именуемомъ въ систематикѣ *Timotheebacillus* s. *Grasbacillus* I Moeller'a.

Биологическая характеристика этого микроба, по тѣмъ литературнымъ даннымъ, съ которыми я успѣлъ ознакомиться, представляется въ слѣдующемъ видѣ.

Въ 1898 году Moëller, исходя изъ предположенія, что и въ растительномъ мірѣ долженъ находиться аналогъ столь распространеннымъ въ царствѣ животныхъ варіациямъ *Bacillus tuber-*

culosis, выдѣлилъ изъ нѣкоторыхъ кормовыхъ травъ (*Alopecurus pratensis*, *Bromus erectus*) и въ томъ числѣ изъ Тимофеевской травы—*Phleum pratense*—бациллу того же имени *Timotheebacillus*.

Для полученія чистыхъ культуръ авторъ впрыскивалъ въ брюшную полость морскимъ свинкамъ экстрактъ «*Phleum pratense*» и по вскрытіи животныхъ въ различныхъ мѣстахъ тѣла въ небольшомъ количествѣ находилъ спирто- и кислотоустойчивыя бациллы. По внѣшнему виду это тонкія, иногда изогнутыя палочки отъ 1 до 4 μ . длины и отъ 0,2—до 0,4 μ . ширины, часто имѣющія по концамъ небольшія вздутія и ясно выраженную зернистость.

Будучи выдѣленъ на питательныя среды, бациллъ Тимофеевской травы даетъ ростъ колоній, хотя и напоминающій ростъ настоящаго туберкулеза, но все же отличный, какъ отъ послѣдняго, такъ и отъ всѣхъ другихъ бациллоу кислотопорной группы. Характерною особенностью *Grasbacillus*'а I является быстрота роста и при сравнительно низкихъ температурахъ. На такой средѣ, какъ асцитъ-агаръ, при 18° уже черезъ сутки появляется полный ростъ колоній, а черезъ 3 дня посѣвъ достигаетъ своего полного развитія. Форма бациллоу нѣсколько варьируетъ въ зависимости отъ среды. Такъ, напр.: культуры на сывороткѣ даютъ палочки утолщенныя и укороченныя, на молокѣ—длиннѣе, на желатинѣ—еще длиннѣе. Бульонъ не мутится, и бульонная культура безъ запаха меда, столь характернаго для истиннаго туберкулеза; индоловая реакція отрицательная. Молоко на 8-й день пріобрѣтаетъ кислую реакцію. При изслѣдованіи въ висячей каплѣ бациллъ оказывается неподвижнымъ. По Грамму красится.

Спирто- и кислотоустойчивость бацилла по нѣкоторымъ авторамъ (*Moeller*, *Potet* по *Степіопуло*) равна и даже превосходитъ устойчивость *Bacillus tuberculosis hominis*, хотя по *Степіопуло* смѣсь *Никитина* (acid. acet. glac.—спиртъ-ацетонъ) не обезцвѣчивая *Bacillus tuberculosis hominis* въ течение 15 минутъ, обезцвѣчиваетъ бациллъ Тимофеевской травы въ течение 1—3 минутъ.

Во всякомъ случаѣ устойчивость *Timotheebacillus*'а, повидимому, можно поставить въ связь съ наличностью въ бактерійной клѣткѣ восковой субстанции, каковая нѣкоторыми авторами (*Bulloch*, *Armand-Delille* по *Степіопуло*) опредѣленно констатируется. Нѣкоторымъ указаніемъ на химическое родство описываемаго микроба и *Bacillus tuberculosis hominis* служитъ препаратъ

«Тимофеинъ» такъ же получаемый изъ *Timotheebacillus*'а, какъ «Туберкулинъ» — изъ туберкулезныхъ бациллъ; при чемъ различіе между этими препаратами будто бы не столько качественное, сколько количественное. По Moeller'у «Тимофеинъ» оказываетъ на туберкулезныхъ человѣка и рогатый скотъ такое же дѣйствіе какъ и «Туберкулинъ», но только «Тимофеинъ» долженъ быть введенъ въ нѣсколько большихъ дозахъ. Но полное химическое тождество между *Timotheebacillus* и *Bacillus tuberculosis hominis*, повидимому, не имѣетъ мѣста; на это указываетъ хотя бы различное отношеніе этихъ двухъ микробовъ къ обезцвѣчивающей смѣси Никитина (Никитинъ, Стеріопуло), затѣмъ — различный характеръ прижизненной окраски этихъ микробовъ при употребленіи Эрлиховской *Neitralroht*. Пользованіе этой краскою подчеркиваетъ тотъ фактъ, что, въ то время какъ заглоченный фагоцитомъ кислотоупорный бациллъ Moeller'а окрашивается въ ярко-красный цвѣтъ, палочка настоящаго туберкулеза, въ тѣхъ же условіяхъ, остается или совершенно безцвѣтной, или пріобрѣтаетъ нѣжный соломенный оттѣнокъ.

Что касается болѣе подробныхъ представленій о химической структурѣ и составѣ *Grasbacillus*'а I, то таковыя по моимъ свѣдѣніямъ отсутствуютъ, ибо бациллъ Тимофеевской травы, какъ и многіе другіе бациллы изъ кислотоупорной группы, ни для кого почти не былъ, именно въ этомъ смыслѣ, предметомъ спеціальнаго подробнаго изученія.

Перехожу къ вопросу о патогенности этого микроба.

Патогенность есть біологическое свойство бактерійной клѣтки и какъ таковое она не можетъ быть охарактеризована никакими опредѣленными узкими рамками. Для сужденія о патогенности *Timotheebacillus*'а Moeller впрыскивалъ въ брюшную полость морскихъ свинокъ 3—4 куб. 8—10-дневной бульонной или молочной культуры этого микроба и наблюдалъ случаи смертельнаго исхода иногда уже даже черезъ 2 дня. По вскрытіи погибшихъ животныхъ, въ крови и различныхъ мѣстахъ тѣла были находимы палочки Тимофеевской травы или изолированныя, или въ кучкахъ. Приложенные къ одной изъ статей Moeller'а протоколы вскрытій погибшихъ черезъ 5 недѣль послѣ зараженія бациллою Тимофеевской травы морскихъ свинокъ подчеркиваютъ поразительное сходство наблюдаемыхъ поражений съ тѣми пораженіями, которыя вызываются коховской палочкой, съ образованіемъ кавернъ съ появленіемъ бугорковъ. Лидія Рабиновичъ, реферируя въ *Centralbl. f. Bact.* статьи Moeller'а,

подчеркиваетъ эту типичную формулу «Lungenkrankung mit Kavernenbildung». Гистологическое изслѣдованіе бугорковъ также обнаруживаетъ характерное строеніе туберкулезнаго бугорка съ гигантскими клѣтками и повсюду разсѣянными бациллами. Въ концѣ статьи Moeller указываетъ, что только опытный глазъ сможетъ отличить микроскопическую картину при *Timotheebacillus*'ъ и *Bacillus tuberculosis hominis*. А Любаршъ по свидѣтельству Moeller'a относительно кроликовъ выражается: положительно невозможно путемъ гистологическаго и микробактеріологическаго изслѣдованія отличить туберкулъ бацилла Тимофеевской травы отъ туберкула истиннаго туберкулеза. Впрочемъ, вообще, по вопросу о сравнительно-гистологическомъ діагнозѣ при туберкулезѣ и псевдотуберкулезѣ мнѣнія нѣсколько расходятся и преимущественно въ вопросѣ о характерѣ распада тканей при туберкулезномъ и псевдотуберкулезномъ пораженіяхъ. Нѣкоторые, какъ Hölscher, только при истинномъ туберкулезѣ указываютъ на казеозное перерожденіе, другіе, какъ Mayer, это перерожденіе констатируютъ и при псевдотуберкулезѣ; затѣмъ, нѣкоторые указываютъ на присутствіе и при псевдотуберкулезѣ Riesenzenien, другіе отрицаютъ это.

Наконецъ, есть авторы, какъ Normann и Morgenroht (по Mayer'у), которые совершенно не придають значеніе дифференціальному гистологическому діагнозу и неоспоримое свидѣтельство видятъ лишь въ клинической картинѣ болѣзни.

Такимъ образомъ, вопросъ о различеніи гистологическихъ картинъ у нѣкоторыхъ лабораторныхъ животныхъ при зараженіи ихъ настоящимъ туберкулезомъ и бациллою Тимофеевской травы, повидимому, не представляется рѣшеннымъ. Можно было бы еще дальнѣйшими ссылками иллюстрировать неопредѣленное состояніе вопроса о дифференціальномъ діагнозѣ, но въ этомъ нѣтъ необходимости, такъ какъ изложенное уже достаточно характеризуетъ неопредѣленность вопроса.

Резюмируя сказанное о бациллѣ Тимофеевской травы, я еще разъ подчеркиваю слѣдующія свойства: 1) энергичный ростъ при комнатной температурѣ, 2) наличность восковой субстанціи въ бактерійной клѣткѣ, 3) рѣзко выраженную спирто- и кислотоустойчивость и 4) патологическое воздѣйствіе на ткани нѣкоторыхъ животныхъ, сходное съ воздѣйствіемъ настоящаго туберкулеза.

Обращаюсь къ краткому изложенію исторіи вопроса объ иммунитетѣ гусеницъ *Galeria melonella* къ туберкулезнымъ бацилламъ.

Самая мысль о возможности иммунитета у гусениц пчелиной моли по отношенію къ бацилламъ человѣческаго туберкулеза принадлежитъ, какъ извѣстно, проф. И. И. Мечникову, наблюдавшему процессъ резорбированія бациллъ туберкулеза въ кишечникъ гусеницъ *Galeria melonella*.

Мысль эта была въ опредѣленной мѣрѣ разработана С. И. Метальниковымъ, и, какъ вопросъ иммунитета гусеницъ, такъ и ихъ біологія составили предметъ его диссертациі. Статьи С. И. Метальникова, помѣщенные въ русскихъ и иностранныхъ періодическихъ изданіяхъ въ теченіе 1903—1908 гг., привлекли къ себѣ общее вниманіе.

Сущность наблюденій С. И. Метальникова, касающихся иммунитета у гусеницъ по отношенію къ туберкулезу человѣческому, птичьему и рыбьему сводилась къ слѣдующему: 1) туберкулезные бациллы въ кишечникъ гусеницы хотя и подвергаются резорбированію, но наличность въ экскрементахъ гусеницъ большого числа вполне сохранившихся бациллъ не позволяетъ высказать что-либо опредѣленное о сущности этого резорбированія; 2) гусеницы обладаютъ безусловнымъ иммунитетомъ по отношенію къ бацилламъ человѣческаго и птичьяго туберкулеза; и иммунитетъ этотъ обусловленъ, съ одной стороны, фагоцитарной реакціей организма, съ другой—наличностью раствореннаго въ крови у гусеницы фермента,—повидимому, липазы; ферментъ этотъ, находясь въ растворенномъ состояніи въ крови, обуславливаетъ бактериолитическія свойства крови гусеницъ и *in vivo* и *in vitro*; туберкулезные бациллы, подвергшіеся дѣйствию крови гусеницъ въ опредѣленномъ разведеніи (до 1:20) претерпѣваютъ цѣлый рядъ морфологическихъ измѣненій, ведущихъ къ переходу хорошо красящихся бациллъ въ безформенныя массы буровато-темнаго пигмента. Наличности всѣхъ этихъ явленій гусеница обязана своей невосприимчивостью къ туберкулезу.

Неспособность же гусеницы при низкихъ температурахъ противостоять инъекціи рыбьяго туберкулеза находитъ свое объясненіе въ исключительной энергіи роста, свойственной этимъ микробамъ при низкихъ температурахъ.

Таково краткое изложеніе результатовъ наблюденій С. И. Метальникова.

Работы его по опубликованіи привлекли вниманіе къ себѣ другихъ изслѣдователей.

Въ 1908 году появилась статья прив.-доц. Петербургскаго университета В. Н. Константиновича. Этотъ изслѣдователь пред-

принялъ работу съ цѣлью провѣрить наблюденія С. И. Метальникова и пришелъ къ тѣмъ заключеніямъ, что палочки бугорчатки, находясь въ кишечникѣ гусеницы *Galeria melonella* въ теченіе даже 10 дней, не погибаютъ въ ней и не теряютъ своей вирулентности. Будучи же введены въ полость тѣла личинки, палочки *t. b. s.*, даже предварительно умершвленные, долго не исчезаютъ изъ организма личинки. «Не мѣшая нормальному ходу жизни, онѣ преемственно открываются въ куколкѣ и бабочкѣ. Такимъ образомъ, о быстрой гибели этихъ палочекъ въ организмѣ личинки не можетъ быть и рѣчи».

На эту работу, противорѣчащую опубликованнымъ ранѣе наблюденіямъ, С. И. Метальниковъ въ свое время отвѣчалъ, но такъ какъ знакомить съ этою полемикой не входитъ сейчасъ въ мою задачу, то я перехожу къ послѣдней извѣстной мнѣ работѣ относительно иммунитета гусеницъ—диссертациі д-ра В. И. Недригайлова—«Опытъ изученія иммунитета у гусеницъ пчелиной моли». Я говорю «послѣдней работѣ» потому, что болѣе не знаю ни на русскомъ, ни на иностранномъ языкахъ работъ, посвященныхъ иммунитету гусеницъ *Galeria melonella*. По крайней мѣрѣ, списокъ литературы, приложенный къ диссертациі д-ра В. И. Недригайлова, не указываетъ болѣе ни одной такой работы.

Помимо общихъ выводовъ, работа В. И. Недригайлова содержитъ интересныя указанія и наблюденія. Къ числу таковыхъ можетъ быть отнесено, напр., слѣдующее: авторъ подмѣтилъ, что тѣ 32 вида микробовъ, съ которыми онъ работалъ, могутъ, по ихъ отношенію къ гусеницѣ *Galeria*, быть раздѣлены на три группы: 1) группу непатогенныхъ безусловно, 2) группу непатогенныхъ условно, въ зависимости отъ количества впрыснутыхъ бациллоу, и 3) группу патогенную, и, что особенно интересно, что опаснѣйшіе микробы для человѣка являются совершенно безвредными для гусеницъ, а безобидные сапрофиты, какъ *bac. subtilis*, оказываютъ смертельное дѣйствіе на нихъ. Авторъ полагаетъ возможнымъ поставить въ связь смертельность инфекціи съ энергіей роста бациллъ.

Интересъ представляетъ констатированіе въ крови у гусеницъ какихъ то термостабильныхъ веществъ, которыя обуславливаютъ собою деформированіе какъ патогенныхъ, такъ и непатогенныхъ для гусеницы микробовъ. Вещества эти не разрушаются при нагрѣваніи даже до 80° 85° С. и это заставляетъ сомнѣваться въ возможности ихъ идентичности съ липазой, разрушающей, какъ извѣстно, при 72° 73° С.

Въ своей работѣ д-ръ В. И. Недригайловъ, примѣняя всѣ приемы современной бактериологической техники, въ концѣ-концовъ приходитъ къ тому мнѣнію, что при наличности всѣхъ этихъ приемовъ нельзя въ крови у гусеницъ обнаружить присутствіе «веществъ, которыя у высшихъ животныхъ принимаютъ участіе въ явленіяхъ невосприимчивости: комплементовъ, бактериолитическихъ и гемолитическихъ амбоцепторовъ, опсониновъ, аглутининовъ и антитоксиновъ». Иммуитетъ гусеницъ обусловленъ фагоцитозомъ, а гибель ихъ непосредственно вреднымъ вліяніемъ эндотоксиновъ патогенныхъ микробовъ на лейкоциты гусеницъ. Въ послѣднемъ же находитъ свое объясненіе и гибель гусеницъ, въ случаѣ инъецированія имъ арахнолизина, яда кобры и сыворотки холоднокровныхъ.

Вотъ въ какомъ видѣ, въ общемъ, представляется вопросъ объ иммуитетѣ гусеницъ *Galeria melonella* въ работахъ спеціально посвященныхъ этому вопросу.

Краткое резюмэ этихъ работъ позволяетъ сдѣлать тотъ общій выводъ, что существуютъ факты, но нѣтъ къ нимъ объясненія, что, въ частности, сущность иммуитета по отношенію къ туберкулезу остается невыясненною.

Какъ я уже указалъ, мои небольшія наблюденія коснулись отношенія гусеницъ къ кислотоупорному бациллу *Timotheebacillus*, бациллу Тимофеевской травы. У С. И. Метальникова въ одной изъ статей есть упоминаніе о томъ, что, работая съ туберкулезомъ, попутно впрыснувъ гусеницамъ эмульсію Вас. Rabinovitsch, онъ наблюдалъ выздоровленіе гусеницъ при наличности фагоцитарной реакціи организма. Я поставилъ себѣ цѣлью, именно въ параллель съ наблюденіями С. И. Метальникова по настоящему туберкулезу, прослѣдить послѣдовательность морфологическихъ измѣненій бацилла Тимофеевской травы въ брюшной полости у гусеницъ, которыхъ я заражалъ этимъ микробомъ по методу С. И. Метальникова.

Самыя наблюденія производились по слѣдующей схемѣ.

Приготовлялась эмульсія съ культуры на агарѣ или сывороткѣ—1 петля на 1 куб. физиологическаго раствора 0,85%. Одна, двѣ капли полученной эмульсіи стерильной пастеровской пипеткой вводились въ брюшную полость гусеницъ, и изолированная гусеница оставлялась подъ наблюденіемъ при комнатной температурѣ. Эти температурныя условія опыта вполне подходили къ свойствамъ *Grasbacillus*'а I, который, какъ я уже отмѣтилъ, хорошо растетъ при комнатной температурѣ, и, слѣдова-

тельно, этими условіями опыта его природной енергіи роста не ставилось никакихъ препятствій.

Наоборотъ, фагоцитарная самозащита гусеницъ наличностью такой температуры при опытахъ сильно понижалась.

И, тѣмъ не менѣе, гусеницы свободно переносили инъекцію и, хотя медленно, но все же совершали свой жизненный циклъ развитія, послѣдовательно превращаясь въ куколку и бабочку.

Культуры *Grasbacillus*'а, которыя я получалъ изъ Бактеріологическаго Института Харьковскаго Медицинскаго О-ва отъ д-ра Л. М. Бегама, брались начиная съ 3-х-дневнаго, недѣльных и болѣе старшаго возраста, по преимуществу на сывороткѣ, такъ какъ мнѣ показалось, что бациллы, выращенные на этой средѣ легче эмульгируются и являются болѣе устойчивыми при обработкѣ реактивами, тѣмъ болѣе, что первоначально взятая мною разводка не могли характеризоваться особою устойчивостью. Эмульсии, приготовляемая мною растираніемъ петлею, не были тонкими, но, принимая во вниманіе наблюденія В. И. Недригайлова о губительномъ воздѣйствіи на гусеницъ воздушныхъ микробовъ, я опасался, во избѣжаніе загрязненія, вводить лишнюю операцію въ процессъ приготовленія эмульсии. Кромѣ того, я старался поставить опыты полностью такъ, какъ Метальниковъ и думаю, что именно грубость эмульсии дала возможность получить на гистологическихъ препаратахъ Метальникову по отношенію къ туберкулезу, а мнѣ по отношенію къ *Timotheebacillus*'у, такія рѣзкія картины массовой деформации бациллъ.

Техника приготовленія препаратовъ была слѣдующая:

Мазки—обычно фиксировались, обычно окрашивались по Zühl'ю на т. в. с., но только Метиленовая синька замѣнялась Гензеновскимъ гематоксилиномъ, какъ болѣе постоянною краскою.

Кромѣ того, для ясной дифференцировки препаратъ проводился черезъ ацетонъ, скипидаръ и ксилолъ. Кусочки тканей для срѣзовъ подвергались предварительной фиксаціи. Такъ какъ абсолютный спиртъ при извѣстныхъ условіяхъ при долговременномъ воздѣйствіи можетъ оказывать понижающее вліяніе на устойчивость бациллъ, то я постарался въ процессѣ фиксирования избѣгнуть спирта. По указанію уважаемаго профессора Н. Ф. Бѣлоусова я остановился на слѣдующей схемѣ фиксаціи: 10% водный формалинъ 3 часа, ацетонъ—3 часа, ацетонъ-скипидаръ 1 часъ, скипидаръ—2 часа и парафинъ легко и тугоплавкій. Гусеница, предназначенная для гистологическаго изслѣдованія, умерщвлялась предварительно въ формалинѣ, затѣмъ,

по возможности стерильно вскрывалась и вырѣзанные пораженные кусочки тканей въ такомъ видѣ проходили черезъ фиксирующія среды. Окраска срѣзовъ также производилась по Zihl'ю съ прогреваніемъ, съ обезцвѣченіемъ H_2SO_4 и спиртомъ и съ послѣдовательнымъ проведеніемъ черезъ дифференцирующіе и просвѣтляющіе реактивы.

Примѣняя указанную технику, я сталъ слѣдить за развитіемъ взаимоотношеній организма гусеницы и вводимого микроба. Систематически приготовляемые препараты, мазки и срѣзы, по изслѣдованіи ихъ подъ микроскопомъ, позволяютъ нарисовать слѣдующую схематическую картину благопріятно протекающей инъекціи.

Непосредственно за впрыскиваніемъ одной, двухъ капель густой бактерійной эмульсіи гусеница на это замѣтно не реагируетъ. Она также быстро и живо ползаетъ, также энергично и ловко увертывается при попыткѣ схватыванія ея пинцетомъ. Но уже черезъ короткое время, такъ, въ среднемъ черезъ $1/4$ часа, гусеница переходитъ какъ бы въ состояніе покоя, въ которомъ можетъ пробыть довольно долго. Часто черезъ день, черезъ два можно найти наблюдаемую гусеницу въ томъ же положеніи, въ какомъ ее раньше оставилъ наблюдатель (комнатная температура). Препараты крови показываютъ, что съ наступленіемъ покоя приблизительно совпадаетъ начало проявленія активности со стороны защитительныхъ элементовъ крови гусеницы. Кровь, взятая черезъ $1/4$ часа послѣ инъекціи, при изслѣдованіи подъ микроскопомъ, даетъ картину проявленія положительнаго химіотаксиса лейкоцитовъ и возникающаго фагоцитоза. Но фагоцитозъ выраженъ еще очень слабо и часто попадаютъ въ полѣ зрѣнія нормальныя незаглоченныя бациллы между форменными элементами крови.

По истеченіи часа, двухъ и трехъ кровь на мазкахъ даетъ уже картину рѣзко выраженнаго заглатыванія бациллоу. Можно было наблюдать лейкоциты, заключающіе въ себѣ по нѣскольку хорошо красящихся по Zihl'ю бациллоу, при чемъ внѣ форменныхъ элементовъ бациллы уже находимы почти не были, и можно съ большою вѣроятностью высказать предположеніе, что по истеченіи трехъ—четырехъ часовъ при комнатной температурѣ (условія опыта) вся хорошо эмульгированная частью инъецированного матеріала захватывалась лейкоцитами. Судьбу крупной взвѣси употребляемой эмульсіи оказалось возможнымъ прослѣ-

дить на гистологическихъ препаратахъ, о чемъ я еще имѣю упомянуть.

Въ условіяхъ моихъ наблюденій, по истеченіи въ среднемъ трехъ часовъ, лейкоциты вполнѣ проявляли свои химіотаксическія свойства; но въ этихъ же условіяхъ черезъ такой промежутокъ времени деформация бациллъ внутри лейкоцитовъ, повидимому, еще не имѣетъ мѣста. Ни черезъ 3 часа, ни даже черезъ 24 часа эта деформация не является рѣзко выраженной. Правда, иногда оказывалось возможнымъ встрѣтить въ одномъ и томъ же лейкоцитѣ, рядомъ съ нормальными, нѣсколько укороченныя палочки, но при общемъ непостоянствѣ такого морфологическаго признака, какъ длина бактерійнаго тѣла, трудно опредѣленно поставить въ связь наличность кое-гдѣ встрѣчающихся нѣсколько укороченныхъ бациллъ съ проявленіемъ внутриклеточнаго пищеваренія. Нужно подчеркнуть еще при этомъ вполнѣ нормальную окрашиваемость укороченныхъ бациллъ.

Систематически приготовляемые препараты крови черезъ день, два, три... и т. д. на 8-ой, 9-ый, 10-ый день давали въ полѣ зрѣнія картины фагоцитоза съ нормальными, хорошо красящимися и нормальной длины бациллами, но во всякомъ случаѣ, въ условіяхъ наблюденій, въ среднемъ черезъ два дня уже начинали попадаться въ крови фагоциты, содержащіе въ себѣ вмѣсто палочекъ—родъ капельнообразныхъ включеній, хорошо воспринимающихъ фуксинъ и не отдающихъ его при дальнѣйшей обработкѣ; иногда можно было подмѣтить вмѣсто сформировавшихся капелекъ еще не совсѣмъ слившіяся бациллы. Я говорю «въ среднемъ черезъ 2 дня» потому, что опредѣленно вполнѣ указать на начало возникновенія подобныхъ измѣненій бациллъ я не могу. Думаю, впрочемъ, что поскольку фагоцитозъ есть біологическая реакція организма, постольку онъ зависитъ отъ общаго біотонуса этого организма, и здѣсь возможны всякія неподдающіяся учету колебанія, которыя въ данномъ случаѣ обусловлены интенсивностью жизненныхъ процессовъ, протекающихъ въ организмѣ гусеницы—обмѣнъ веществъ, газообмѣнъ и колебаніями въ условіяхъ окружающей среды—комнатная температура.

Черезъ 2—3 дня препараты крови стали въ полѣ зрѣнія давать картины сліянія отдѣльныхъ лейкоцитовъ въ большія многоядерныя клѣтки «Plasmodien» по Метальникову. Это сліяніе происходило въ количествѣ отъ 2—3 и даже до 30—35-ти, какъ это зарисовано на прилагаемой таблицѣ. (Рис. II).

Въ этихъ громадныхъ клѣткахъ процессъ резорбированія бациллоу былъ гораздо болѣе ясно выраженъ и въ нихъ деформацио бактерій гораздо легче было прослѣдить во всей ея послѣдовательности.

А ходъ этой деформацио по моимъ наблюденіямъ такой. Сначала, значитъ въ среднемъ на 3-ій день, намѣчается начальная стадія измѣненія заглоченныхъ бациллъ. Именно, нѣсколько бациллъ попавшихъ въ одну и ту же вакуоль лейкоцита и располагавшихся ранѣ совершенно независимо другъ отъ друга, теперь оказываются такъ близко лежащими одна около другой, что часто невозможно прослѣдить отдѣльно каждую до конца. Бациллы теряютъ свою индивидуальность и вмѣсто нормальной длины палочекъ онѣ являются наблюдателю уже очень сильно укороченными, часто въ $\frac{1}{4}$ первоначальной длины, иногда положительно точками, хорошо еще воспринимающими окраску фуксиномъ. Можно отмѣтить также утолщеніе палочекъ, какъ одинъ изъ признаковъ протекающей деформацио.

С. И. Метальниковъ указываетъ, какъ на самую первую стадію измѣненія туберкулезныхъ бациллъ—обращеніе ихъ въ круглыя блестящія тѣльца и говоритъ, что это съ трудомъ можетъ быть подмѣчено и что только при повторномъ систематическомъ просматриваніи своихъ препаратовъ онъ получилъ увѣренность въ томъ, что эти тѣльца есть ничто иное, какъ видоизмѣненные бациллы. Можетъ быть со мною случилось то же, что первоначально и съ С. И. Метальниковымъ, и я просмотрѣлъ эту стадію, но теперь наличность ея я отмѣтить не могу.

Далѣе черезъ пять дней послѣ инъекціи какъ отдѣльные лейкоциты, такъ и слившіеся «Plasmodien» заключали въ себѣ круглыя или просто неправильной формы включенія, хорошо впитывающія фуксинъ и устойчивыя по отношенію къ кислотѣ и алкоголю. На прилагаемой таблицѣ есть подобнаго рода мѣста. Хотя бы, напр., рис. II, с.: на рисункѣ изображена 13-тиядерная клѣтка, содержащая въ себѣ 2 рода включеній—съ одной стороны бациллы еще сохранившіе свою форму, съ другой—два капельнообразныхъ включенія, окрашенныхъ фуксиномъ. Въ этихъ послѣднихъ можно подмѣтить разницу въ интенсивности окраски: именно, одно изъ нихъ нѣсколько темнѣе другого.

Эти два включенія, какъ утверждаетъ о таковыхъ С. И. Метальниковъ по отношенію къ истинному туберкулезу и какъ полагаю я по отношенію къ микробу, съ которымъ я работалъ,

эти два включенія представляют собою умерщвленные, резорбировавшіяся и слившіяся бациллы. Если спросить—а почему же въ той же гигантской клѣткѣ рядомъ съ этими включеніями лежатъ и сохранившія свою форму бациллы?—то на это можетъ служить отвѣтомъ, во-первыхъ, указаніе на индивидуальныя колебанія въ резистентности бациллъ, а во-вторыхъ—на основное свойство клѣтки отвѣчать болѣе сильной реакціей на болѣе сильное возбужденіе. А скопленія бациллъ въ данномъ случаѣ являются болѣе сильнымъ возбудителемъ, чѣмъ изолированныя бактерійныя тѣла.

Наконецъ, приготовляя препаратъ крови черезъ 8—9 дней можно наблюдать, что заключенныя въ лейкоцитахъ включенія, при обработкѣ фуксиномъ Zihl'я, уже не принимаютъ нормальнаго цвѣта фуксина, а являютъ постепенный переходъ цвѣтовъ отъ яснаго краснаго черезъ коричнево-красный, буровато-красный, бурый къ явно-темному цвѣту. И въ препаратахъ черезъ 10 дней такія темнаго цвѣта включенія представляютъ почти обычное явленіе.

Описанный переходъ нормально красящихся изолированныхъ палочекъ въ безформенныя темныя массы я иллюстрировалъ прилагаемою таблицей, гдѣ на рис. I и II нарисованы мѣста съ препаратовъ крови (I и II). Но особенно демонстративно протекаетъ этотъ переходъ въ мѣстахъ большихъ бактерійныхъ скопленій, и въ этихъ пунктахъ процессъ оказалось возможнымъ прослѣдить на гистологическихъ препаратахъ, изъ которыхъ нѣкоторые наиболѣе рѣзкіе также зарисованы мною. (Рисунки III, IV, V, VI и VII).

Долженъ упомянуть, что при микроскопическомъ изслѣдованіи брюшной полости умерщвленной и вскрытой гусеницы, буквально точно такъ же, какъ это явствуетъ изъ описанія С. И. Метальникова, бросаются въ глаза черныя точки большей или меньшей величины, въ большемъ или меньшемъ количествѣ разсѣяанныя по стѣнкамъ брюшной полости.

При попыткѣ изолировать какую-нибудь изъ этихъ точекъ, она легко покидаетъ пунктъ своего прикрѣпленія; ее можно перенести на предметное стекло и изслѣдовать подъ микроскопомъ, предварительно раздавивши, можно безъ труда убѣдиться, что эта точка, этотъ бугорокъ состоитъ изъ громаднаго количества кислотоупорныхъ бациллъ, расположенныхъ среди форменныхъ элементовъ крови. Чтобы ближе изслѣдовать эти бугорки, гораздо лучше прибѣгнуть къ приѣмамъ гистологи-

ческой техники. Такъ поступалъ С. И. Метальниковъ, такъ работалъ и я.

Какъ уже упоминалось, вводимая мною эмульсія не была тонкою и всегда содержала болѣе или менѣе грубую взвѣсь. Можно легко себѣ представить, что, будучи введена въ полость тѣла гусеницы, эта эмульсія не цѣликомъ поддавалась силѣ кровяного тока и, что частицы грубой взвѣси, по чисто физическимъ причинамъ, оставались неподвижными въ брюшной полости, въ пространствахъ жирового тѣла, между петлями кишки слюнной железы и, наконецъ, на внутренней поверхности брюшной полости.

Оставшись временно неподвижными, эти скопленія бактерій дѣлаются предметомъ ожесточеннаго нападенія клѣтокъ крови, и гистологическіе препараты соотвѣтствующихъ мѣстъ выясняютъ послѣдовательно слѣдующую картину защиты организма въ тканяхъ.

Черезъ 2—3 часа послѣ инъекціи въ эндотеліи брюшной стѣнки замѣчаются фиксированными какъ отдѣльные лейкоциты, заглотившіе бациллъ, такъ и сравнительно крупные комки бациллъ. Химіотаксисъ лейкоцитовъ еще не выраженъ рѣзко, хотя, повидимому, можно отмѣтить бактерійныя скопленія, какъ центръ, къ которому со всѣхъ сторонъ устремлены лейкоциты, оставшіеся въ тѣхъ мѣстахъ эндотелія, гдѣ ихъ захватила фиксація формалиномъ.

Но черезъ 2 дня на 3-ій срѣзы даютъ гораздо болѣе опредѣленныя отношенія бациллъ и тканей. Повсюду въ эндотеліи брюшной полости появляются гигантскія клѣтки изъ слившихся лейкоцитовъ, включающія въ себѣ крупныя скопленія бациллъ, и, кромѣ того, опредѣленно намѣчается процессъ изоляціи этихъ какъ бы очаговъ заразы отъ здоровыхъ непораженныхъ мѣстъ тканей. Важно отмѣтить, что въ этомъ процессѣ изоляціи принимаютъ главное, можно сказать, исключительное участіе форменные элементы крови. Въ то время, какъ на препаратахъ крови возможны были подраздѣленія кровяныхъ тѣлецъ на способные къ фагоцитозу—крупные лейкоциты и неспособные—лимфоциты, гистологическіе срѣзы даютъ возможность указать на защитительную функцію лимфоцитовъ.

Эти клѣтки съ громаднымъ ядромъ, жадно впитывающимъ гематоксилинъ, подчиняясь закону положительнаго химіотаксиса, отовсюду устремляются къ тѣмъ пунктамъ, гдѣ расположены гигантскія клѣтки—«Plasmodien», поглотившія бактерійныя массы.

Эта своего рода защитная цѣпь, въ образованіи которой не исключается, конечно, участіе и настоящихъ фагоцитовъ, все болѣе сѣужается, вплоть до того момента, пока вплотную не подойдетъ къ гигантской клѣткѣ. Начиная съ этого момента особенно интересно подмѣчать процессъ видоизмѣненія лимфоцитовъ, которые изъ клѣтокъ съ громаднымъ ядромъ и небольшимъ пояскомъ протоплазмы преобразовываются въ длинныя веретенообразныя клѣтки, плотно соединяющіяся другъ съ другомъ и образующія въ послѣдствіи родъ непроницаемой герметической оболочки вокругъ чужеродныхъ бактерій. Такому же метаморфозу подлежатъ и находящіеся среди лимфоцитовъ лейкоциты. Если срѣзь прошелъ черезъ сѣти ретикулярной ткани, то оставшаяся масса лимфо- и лейкоцитовъ лежитъ какъ бы въ утолщенныхъ сѣтяхъ этой ткани.

Препараты на 3-ій день (рис. № III) даютъ такія стадіи описаннаго процесса, когда кровяныя тѣльца въ почти еще нормальномъ своемъ видѣ, располагаясь вплотную другъ около друга, въ большомъ количествѣ окружаютъ гигантскія клѣтки. Въ этотъ періодъ скопленія лимфоцитовъ представляютъ собою какъ бы скопленіе однихъ ядеръ и потому препараты этого періода при совершенно той же самой обработкѣ и выдержкѣ, какъ и послѣдующіе, имѣютъ видъ гораздо болѣе густо окрашенныхъ, чѣмъ послѣдніе.

Но съ теченіемъ времени та же самая обработка препаратовъ даетъ дифференціальную окраску интересующихъ наблюдателя элементовъ. Уже на 5-ый день (рисунокъ IV), препаратъ даетъ возможность подмѣтить измѣненіе въ слившейся массѣ лимфоцитовъ и именно въ томъ смыслѣ, что въ ней начинаютъ ясно дифференцироваться ядра; сами же клѣтки еще сохраняютъ свою обычную форму, хотя кое-гдѣ внутреннія изъ нихъ подъ вліяніемъ напора расположенныхъ по периферіи принимаютъ форму нѣсколько изогнутую, удлиненную смотря по необходимости (рис. IV). Подобное измѣненіе формы подчеркиваетъ необычайную пластичность этихъ элементовъ. На дальнѣйшихъ препаратахъ видоизмѣняющіеся лимфо- и лейкоциты уже до того дѣлаются непохожи на нормальные, что тотъ, кто не имѣлъ случая лично прослѣдить всю послѣдовательность ихъ измѣненія никакъ не рѣшится признать за таковые эти длинныя изогнутыя клѣтки, плотно прилегающія другъ къ другу и образующія родъ герметически закрытой камеры для залегающихъ внутри слившихся фагоцитовъ. (Рисун. V, на 6-ой, 7-ой день). Въ такомъ

видѣ представляются лимфо- и лейкоциты на препаратахъ, ну, хотя бы начиная съ 6-го, 7-го дней и далѣе, какъ это можно видѣть на прилагаемыхъ рисункахъ.

Итакъ, я описалъ постепенность образованія тѣхъ капсулъ, которыя въ законченномъ видѣ наблюдаетъ изслѣдователь на срѣзахъ позднихъ стадій. Возвращаюсь къ тому, какими представляются на срѣзахъ бактеріи.

Разсматривая при небольшомъ увеличеніи гистологическій препаратъ, приготовленный черезъ 2 дня послѣ инъекціи, можно увидѣть въ полѣ зрѣнія среди нормальной ткани, слабо окрашенной гематоксилиномъ, небольшіе кружочки съ густой гематоксилиновой окраской по периферіи и съ неясно краснымъ центральнымъ пятномъ. Разсматривая это же мѣсто съ иммерзійной линзой можно убѣдиться, что этотъ кружокъ представляетъ собою уже описанную капсулу, содержащую въ центрѣ массу хорошо окрасившихся и нормального вида бациллъ; но одновременно съ этими палочками, въ той или иной части плазмодія, должно отмѣтить сплошныя мѣста, окрашенныя фуксиномъ или нормально, или нѣсколько темнѣе. (Рисун. III). Препаратъ черезъ три дня также даетъ рядомъ съ сохранившимися палочками каплеобразныя включенія, хорошо воспринявшія фуксинъ. На срѣзахъ болѣе позднихъ стадій послѣдовательно можно прослѣдить переходъ окраски отъ краснаго къ темному цвѣтамъ. Этотъ переходъ цвѣтовъ подчеркивается сравненіемъ прилагаемыхъ рисунковъ, хотя бы рисунка III съ рисунками VI, VII. Въ то время какъ рисунокъ III-й позволяетъ различить въ одной и той же капсулѣ и цѣльныя палочки и начальную стадію ихъ сліянія, при чемъ эта начальная стадія представлена въ видѣ массы ясно красной и коричнево-красной, рисунки VI и VII-й представляютъ изображенія болѣе позднихъ стадій описываемаго процесса, и здѣсь легко отмѣтить въ началѣ темно-красный и темно-коричневый оттѣнокъ окраски слившихся бациллярныхъ включеній, а затѣмъ и ясно выраженный темно-бурый цвѣтъ этихъ включеній. (Рисунки VI и VII).

На такихъ срѣзахъ, которые сдѣланы черезъ 10—12 дней послѣ инъекціи, въ центрѣ капсулы расположены совершенно безформенныя громадныя включенія совершенно темнаго цвѣта. (Рисунки VI, VII). Никто никогда въ первый разъ посмотрѣвъ на эти темныя пятна не поставитъ въ связь ихъ присутствіе съ инъекціей кислотоупорной бактеріи. Но опять-таки эти темныя массы, какъ утверждалъ это С. И. Метальниковъ относительно

Bacillus tuberculosis и какъ нахожу возможнымъ принять я относительно *Grasbacillus* I Moller'a, эти темныя массы есть мертвыя, резорбированныя и слившіяся бациллы.

Такимъ образомъ зарисованные мною какъ препараты крови гусеницъ, такъ и, въ гораздо болѣе рѣзкой степени, гистологическіе препараты, согласно между собою и вполне опредѣленно характеризуютъ процессъ разрушенія кислотоупорной палочки, съ которою я работалъ, форменными элементами крови *Galeria melonella*. Именно, введенныя въ полость тѣла гусеницы въ видѣ густой эмульсіи, кислотоупорныя бациллы, теряя постепенно нормальную форму и способность нормальной окрашиваемости, превращаются въ сплошныя слившіяся темныя массы—«бураго пигмента» по С. И. Метальникову.

Дальнѣйшая судьба этого пигмента по Метальникову опредѣляется дѣятельностью перикардіальныхъ клѣтокъ, которыя, какъ указываютъ изслѣдованія Ковалевскаго, обладаютъ выдѣлительными функціями. Но это меня уже не интересовало, такъ какъ моею задачею являлось выяснитъ лишь подвергаются ли измѣненію и какому именно кислотоупорныя бациллы въ брюшной полости у гусеницъ *Galeria melonella*. Выяснивши это, я счелъ свою задачу выполненною тѣмъ болѣе, что процессы усвоенія и разсасыванія, протекающіе внутри мезодермальныхъ элементовъ крови, какъ и вообще процессы внутриклѣточного пищеваренія, представляются слишкомъ сложными, чтобы такъ или иначе характеризовать ихъ ссылкой на наполненіе перикардіальныхъ клѣтокъ бурымъ пигментомъ.

Если въ лейкоцитахъ гусеницы *Galeria melonella*, заглотившихъ массы кислотоупорныхъ бациллъ, имѣетъ мѣсто усвоеніе и разсасываніе подходящаго матеріала и неразсасываніе неподходящаго, то должно подразумѣвать здѣсь же наличность обратнаго выведенія этихъ негодныхъ къ усвоенію частицъ изъ лейкоцитовъ въ кровяную плазму и затѣмъ уже послѣдующее захватываніе этихъ пищевыхъ отбросовъ перикардіальными клѣтками съ цѣлью выведенія этихъ отбросовъ изъ организма гусеницы.

Этотъ самый фактъ выбрасыванія лейкоцитами «бураго пигмента» нуждается въ спеціальномъ наблюденіи и доказательствѣ. Проф. И. И. Мечниковъ въ своемъ трактатѣ по иммунитету не упоминаетъ ни объ одномъ наблюденіи, которое бы подтверждало фактъ выдѣленія живыми лейкоцитами разъ захваченнаго бактерійнаго матеріала. Да и достаточно трудно

представить, чтобы бациллярныя включенія, перейдя въ стадію бурого пигмента и будучи заключенными въ центрѣ почти герметическихъ капсулъ, могли покидать эти капсулы.

Принявъ это, надо признать возможность постепеннаго разрушенія капсулы и слѣдующій уже за этимъ выходъ пигмента изъ лейкоцитарныхъ «Plasmodein», а это требуетъ опять таки доказательства. Можетъ быть проще считать, что и въ лейкоцитахъ *Galeria melonella*, какъ и въ другихъ примѣрахъ естественнаго иммунитета, имѣетъ мѣсто, хотя и очень медленно протекающій, но все же процессъ постепеннаго и полного высасыванія заключенныхъ кислотоупорныхъ бациллъ.

Такимъ образомъ, судьба бурого пигмента уже сама по себѣ могла бы составить предметъ специальныхъ наблюденій.

Итакъ, самые общіе выводы, какіе можно сдѣлать изъ моего настоящаго сообщенія представляются въ слѣдующемъ видѣ.

I. Гусеница *Galeria melonella* въ условіяхъ опыта (комнатная температура) невосприимчива къ зараженію ея кислотоупорной палочкой *Timotheebacillus* s. *Grasbacillus* I Moëller'a.

II. Характеръ самозащиты организма гусеницы *Galeria melonella* при зараженіи ея *Grasbacillus* I совершенно такой же самый, какъ и при зараженіи ея настоящимъ туберкулезомъ.

III. Послѣдовательность и характеръ резорбированія въ лейкоцитахъ гусеницы *Galeria melonella* *Timotheebacillus*'а почти совершенно таковы же, какъ и характеръ и послѣдовательность резорбированія палочки человѣческаго туберкулеза.

На этомъ я могъ бы и окончить мое настоящее сообщеніе, но мнѣ хочется сдѣлать нѣсколько замѣчаній общаго характера.

Считаю возможнымъ привести здѣсь выдержку изъ статьи г. Cornet & A. Meyer (Handbuch Kolle-Wassermanu) «Tuberculose», касающуюся вопроса о химическомъ составѣ туберкулезныхъ бациллъ.

«Das Alkohol-Aetherextract beträgt ca. ein Viertel des Trockengewichts der Bacillenmasse (Hammerschlag 26,20/o Klebs 220/o, de Schwenitz & Dorset 370/o, R. Koch, Aronson 20—250/o, Ruppel 8—10 bis zu 25—260/o).

Es besteht zu etwa 170/o aus *freien Fettsäuren* (de Schweinitz & Dorset, Aronson) zum bei weitem grözten Teil aus Verbindungen von Fettsäuren mit höheren, wasserunlöslichen Alkoholen,

also *Wachs*. Die frühere Berechnung dieser Substanz als «Fett» lässt sich nicht aufrecht erhalten, da kein Glycerin—Fette sind Fettsäure—Glycerinäther—wohl aber ein höherer Alkohol nachgewiesen ist (Aronson, bestätigt von Ruppel). Derselbe giebt nicht die Cholestearinreaktion».

Эта выдержка позволяет считать за установленное—наличность въ клѣткѣ туберкулезной палочки не жировой, а именно восковой субстанции. Наличие таковой же восковой субстанции, какъ я уже упоминалъ, констатирована Bulloch'омъ (по Steriопуло) для *Timothcebacillus'a*. Вѣроятно варіаціи этой восковой субстанции въ той или иной степени свойственны и другимъ бацилламъ кислотоупорной группы.

Итакъ, слѣдовательно, констатируется весьма своеобразное разрушеніе нѣкоторыхъ бактерій съ восковой субстанціей въ бактерійной клѣткѣ (изъ кислотоупорной группы *Bac tuberculosis hominis, avium, piscium* (при подходящей t^0), затѣмъ *Bac. Li. Rabinovitch* и *Timotheebacillus*) въ лейкоцитахъ гусеницы пчелиной моли, насѣкомаго, питающагося исключительно вощиной, какъ о томъ свидѣтельствуеъ его біологія. Схема такова: гусеница питается вощиной, а ея лейкоциты резорбируютъ восковую субстанцію бактерій. Невольно напрашивается мысль о возможности сходства процессовъ, протекающихъ въ пищеварительномъ трактѣ и внутри лейкоцитовъ крови у гусеницъ. Въ такомъ случаѣ сильно способствовало бы выясненію химизма внутри лейкоцитарнаго разрушенія бациллъ знакомство съ фізіологіей пищеваренія гусеницъ.

Обращаясь по этому поводу къ даннымъ С. И. Метальникова можно найти тамъ такія свѣдѣнія.

Вошина содержитъ 60% чистаго воску, экскременты гусеницъ содержатъ 28% его же (чист. воску). Слѣдовательно, безъ 2% половина воску проходитъ черезъ кишечникъ гусеницы неусвоенною. Уже одно это даетъ поводъ задать вопросъ въ какой собственно степени усваивается воскъ организмомъ гусеницы.

Тѣмъ болѣе, что специфическаго фермента для воска въ пищеварительномъ каналѣ у гусеницъ С. И. Метальниковымъ не обнаружено. Найдены протеолитическій ферментъ, лабъ-ферментъ и липаза. На послѣдней собственно сосредоточенъ весь интересъ. Эта экстрагированная изъ кишечника липаза, расщепляя монобутиринъ, не расщепляетъ воскъ ни въ нейтральныхъ, ни въ щелочныхъ экстрактахъ. Какое же основаніе полагать, что именно липаза, будучи растворена въ крови гусе-

ницъ, обусловливаетъ собою разрушеніе бациллъ, содержащихъ восковую субстанцію? Общность температурныхъ границъ, въ которыхъ проявляются (72°) свойства крови гусеницъ деформировать туберкулезные бациллы и липазы—расщеплять неиры? Но, во-первыхъ, повидимому, температурная граница въ 72° 73° для крови гусеницъ не такъ уже опредѣленна. У В. И. Недригайлова указаны цифры до 90° С., когда все-таки кровь гусеницъ хотя и въ слабой степени, но все же деформировала какъ патогенныя такъ и непатогенныя для гусеницъ бациллы.

А во вторыхъ, вѣдь это именно о ферментахъ Э. Фишеръ, характеризуя ихъ, выражается въ томъ смыслѣ, что если какая-либо энзима дѣйствуетъ на какое-нибудь вещество, то молекула этой энзимы такъ подходитъ къ молекулѣ этого вещества, какъ ключъ подходитъ къ замку.—Специфичность ферментовъ, по нашимъ современнымъ представленіямъ о нихъ, это самая характерная ихъ черта. Если дисахаридъ, состоящій изъ 2-хъ монозъ безъ воды и полисахаридъ, состоящій изъ нѣсколькихъ монозъ безъ воды,—вещества, разнящіяся въ химическомъ смыслѣ не качественною, но количественною структурою,—если эти вещества каждое для своего расщепленія требуютъ специфическаго фермента, дисахаридъ—инвертазы, а полисахаридъ—діастазы, то какъ же можно полагать, что такія совершенно отличныя другъ отъ друга вещества, какъ жиръ и воскъ, могутъ расщепляться подъ дѣйствіемъ одного и того же фермента?

Какъ связать между собою гипотезу объ исключительной роли липазы при описанномъ своеобразномъ разрушеніи кислотоупорныхъ бациллъ въ крови у гусеницъ *Galeria melonella* съ тѣмъ фактомъ, что наличность липазы въ старыхъ культурахъ туберкулезныхъ бациллъ установлена (*Carrière*), но никто еще, сколько мнѣ извѣстно, не указывалъ, что бациллы этихъ старыхъ культуръ хотя бы отчасти видоизмѣняются такъ, какъ это имѣетъ мѣсто въ лейкоцитахъ гусеницы?

Упомяну еще о попыткѣ С. И. Метальникова поставить въ связь у нѣкоторыхъ высшихъ животныхъ величину липолитическаго индекса крови и бактериолитическую силу сыворотки по отношенію къ бацилле туберкулеза. Цифры таковы:

	Pouvoir lipasique	Бактеріол. сила сыворотки
Морская свинка	4	самая слабая
Лошадь	13	самая сильная
Крыса	14	самая сильная

Собака	16	средняя
Кроликъ	16	средняя
Угорь	24	самая слабая

Какъ легко замѣтить изъ этого сопоставленія, величина липолическаго индекса вовсе не идетъ въ параллель съ величиной бактериолитической силы сыворотки у этихъ животныхъ и, слѣдовательно, эта попытка С. И. Метальникова не даетъ ничего, опредѣленно говорящаго въ пользу липазы.

Наконецъ, высказываясь по вопросу о гипотетической роли липазы при поражении туберкулезомъ животнаго организма, нельзя обойти молчаніемъ послѣднюю совмѣстную работу трехъ авторовъ—А. Н. Борисякъ, Н. О. Зиберъ, С. И. Метальниковъ. «Къ вопросу объ иммунизации противъ туберкулеза», помѣщенную въ XI томѣ «Извѣстій С.-Петербургской Біологической Лабораторіи». Интересъ представляетъ въ данномъ случаѣ—подтверждаетъ ли эта работа и, если подтверждаетъ, то въ какой степени первоначально высказанную С. И. Метальниковымъ гипотезу о роли липазы при туберкулезѣ.

Сами авторы начинаютъ свою статью напоминаніемъ о «какомъ-то началѣ, или ферментѣ» (не называя липазу), которое обусловливаетъ собою невосприимчивость къ туберкулезу. Они высказываютъ предположеніе, что если послѣ туберкулезной инъекціи въ организмъ животнаго появляется воскорасщепляющее начало, какъ о томъ свидѣлствуютъ работы Bergl'я, то можно надѣяться повысить содержаніе этого начала въ организмъ животнаго путемъ соотвѣтствующей иммунизации. Здѣсь не мѣсто подробному изложенію этой работы и сопоставленію количества опытовъ и численнаго результата въ нихъ съ тѣми выводами, которые дѣлаютъ авторы. Просто, предположивши, что ожиданія авторовъ оправдались, что имъ удалось, иммунизируя соотвѣтственнымъ образомъ животныхъ, повысить въ крови этихъ животныхъ содержаніе какого-то анти-туберкулезнаго начала, все-таки нельзя увидѣть въ такомъ результатѣ рѣшительно ничего говорящаго въ пользу первоначальной гипотезы о роли и значеніи именно липазы.

Такимъ образомъ, мнѣ представляется, что гипотеза объ исключительной роли липазы при иммунитѣ у гусеницъ *Galeria melonella* противъ кислотоупорныхъ бациллъ (и, слѣдов., противъ *Bac. tuberculosis*) въ значительной своей части не покоится на экспериментальныхъ точныхъ данныхъ. Несомнѣнно, однако, что существуетъ какая-то связь, какъ говоритъ и С. И. Метальни-

ковъ, между способностью организма противостоять туберкулезу и жировымъ обмѣномъ, но сущность этой связи не установлена.

Но если не липаза, то что же именно обуславливаетъ наличность иммунитета къ туберкулезу у гусеницъ пчелиной моли?—На этотъ вопросъ, кажется, въ настоящее время нѣтъ отвѣта. Здѣсь мы стоимъ передъ интимнѣйшей стороной жизни клѣтки, передъ тѣми таинственными процессами, полное познание которыхъ представляетъ собою идеаль біологіи. Насколько удается приблизиться къ этому идеалу—покажетъ будущее.

Я высказалъ свои апріорныя замѣчанія относительно гипотезы С. И. Метальникова о роли липазы, высказалъ потому, что они напрашиваются сами собою при знакомствѣ съ тѣми заманчивыми перспективами, которыя открываются работами С. И. Метальникова. Но долженъ сказать, что не чувствуя еще подъ собою настоящей теоретической почвы, я пока слагаю съ себя обязанность болѣе фундаментальной аргументаціи высказанныхъ замѣчаній.

Надѣясь въ будущемъ еще вернуться къ заинтересовавшимъ меня фактамъ, я пока съ тѣмъ большимъ удовольствіемъ ознакомился бы съ указаніями лицъ компетентныхъ въ этомъ вопросѣ.

Заканчивая свое сообщеніе, я имѣю удовольствіе выразить мою большую благодарность многоуважаемому профессору Н. Ф. Бѣлоусову за предложенную тему и постоянное руководство, и Администраціи Бактеріологическаго Института Харьковскаго Медицинскаго О-ва—за культуры *Grasbacillus*'a I и питательныя среды, получавшіяся мною изъ Института и за непосредственные совѣты и указанія, какіе я получалъ въ теченіе моей работы отъ членовъ этой Администраціи.

Февраль. 1913.

Л и т е р а т у р а.

I. С. Метальниковъ. Экспериментальныя изслѣдованія надъ пчелиной молью. Диссерт.

II. С. Метальниковъ. Къ вопросу объ иммунитѣ по отношенію къ туберкулезной инфекціи. Арх. Біол. Наукъ. Т. XII и XIII.

III.—Die Tuberculose bei der Bienenmotte. Centreb. f. Bact. Bd. XLI Heft. 1 и 2 1906 г.

IV. В. Н. Константиновичъ. Объ отношеніи личинокъ пчелиной моли къ бугорчатковымъ палочкамъ. Русскій Врачъ, 1908 г. № 3.

V. В. И. Недригайловъ. Опытъ изученія иммунитета у гусеницъ пчелиной моли (*Galeria melonella*). Диссерт. 1909 г.

VI. Статьи Moeller'a: 1) Deutsche Medic. Wochenschr. 1898 г. № 24. 2) Centr. Bl. f. Bact. 1899 г. I Alt. Bd. XXV. 3) Centr. Bl. f. Bact. 1901 г. Bd. XXX.

VII. Hölscher. Ueber die Differenz der histologischen Wirkung von Tuberkel-bacillen u anderen diesen aenlichen saeurenfesten Bacillen. Münch. Med. Wochenschr. 1901 г. № 38.

VIII. Mayer. Zur histologischen Differential-Diagnose der sauerfesten Bact. aus. der Tuberkulose-Gruppe. Virchow's Archiv. 1900 г.

IX. Стеріопуло. О туберкулезныхъ бациллахъ и т. д. Диссертация. 1908 г.

X. Cornet и Meyer. «Tuberculose» Handbuch Kolle-Wassermann.

XI. А. Н. Борисякъ, Н. О. Зиберъ, С. И. Метальниковъ. «Къ вопросу объ иммунизации противъ туберкулеза». Извѣстія С.-П.-Б. Біол. Лабораторіи 1910 г. Т. XI.

XII. Мечниковъ. Объ иммунитѣ. 1903 г.

Объясненіе къ рисункамъ.

Всѣ рисунки исполнены съ рисовальной камерой Reichert'a.

Рис. I. Отдѣльные и въ небольшомъ числѣ слившіеся фагоциты содержатъ въ себѣ включенія, состоящія изъ кислотоупорныхъ бациллъ, находящихся въ различныхъ стадіяхъ разрушенія. Объективъ Immers X, окуляръ 4. Reichert. *a, b*—деформация бациллъ не выражена рѣзко; *c*—деформирующіяся бациллы собраны въ почти компактную массу; *d*—часть бациллъ еще сохраняетъ форму, часть уже слилась въ сплошную каплю; *e, f, g, h, i*—фагоциты съ каплеобразными включеніями деформировавшихся бациллъ. Цвѣтъ включенія въ *e* и *g* еще ясно красный, въ *f*—одно включеніе красное, а другое коричнево-красное, въ *h*—красновато-бурое и въ *i*—ясно темное.

Рис. II. Гигантскія клѣтки изъ слившихся фагоцитовъ съ бациллярными включеніями различныхъ стадій разрушенія. Объективъ Immers X, окуляръ 4. Reichert. *a*—30-тиядерная клѣтка, *b*—11-тиядерная, *c*—13-тиядерная клѣтка, содержащая какъ сохранившія свою форму бациллы, такъ и безформенныя включенія, состоящія изъ слившихся бациллъ.

Срѣзы стѣнки брюшной полости гусеницы въ разное время послѣ инъекціи.

Рис. III—на 3-й день послѣ инъекціи. Въ центрѣ капсулы среди слившихся фагоцитовъ массы бактерій, изъ которыхъ нѣкоторыя еще сохраняютъ нормальную форму, значительная же часть слилась уже въ безформенную массу, частью окрасившуюся фуксиномъ Zühl'a нормально въ красный цвѣтъ, частью принявшую цвѣтъ коричневый. По периферіи капсулы расположены сплошныя массы слившихся и не ясно дифференцированныхъ лимфо- и лейкоцитовъ. *Объект. Immers. X. Ок. 4.*

Рис. IV—на 5-й день послѣ инъекціи; *рис. V*—на 6-й, 7-й день послѣ инъекціи. Бактерійныя включенія въ центрѣ капсулъ уже не позволяютъ отличить отдѣльныхъ палочекъ, а представлены безформенными массами, красящимися еще нормально въ красный цвѣтъ съ нѣкоторымъ переходомъ къ темному. Клѣтки формирующія капсулу позволяютъ ясно отличить ядра и протоплазму и въ зависимости отъ положенія имѣютъ или нормальный видъ клѣтокъ крови, или принимаютъ вытянутую изогнутую форму. *Объект. Immers. X. Ок. 2.*

Рис. VI и *Рис. VII*—черезъ 10—12 дней послѣ инъекціи. Позднѣйшая стадія разрушенія кислотоупорныхъ палочекъ. Бациллы представлены въ капсулахъ въ видѣ безформенныхъ массъ темно-бурого цвѣта. *Объективъ Immes. X. Окуляръ 2. Reichert.*

Вопрос о том, как и почему возникли и развивались различные формы государственной власти, является одним из самых важных и сложных вопросов политической науки. В настоящее время существует несколько основных теорий, объясняющих происхождение государства.

Одна из самых известных теорий — это теория насилия, согласно которой государство возникло в результате завоевания одного племени другим. Другая теория — это теория договора, которая предполагает, что государство было создано по взаимному согласию отдельных людей или племен.

Вопрос о том, как и почему возникли и развивались различные формы государственной власти, является одним из самых важных и сложных вопросов политической науки. В настоящее время существует несколько основных теорий, объясняющих происхождение государства.

Одна из самых известных теорий — это теория насилия, согласно которой государство возникло в результате завоевания одного племени другим. Другая теория — это теория договора, которая предполагает, что государство было создано по взаимному согласию отдельных людей или племен.

Вопрос о том, как и почему возникли и развивались различные формы государственной власти, является одним из самых важных и сложных вопросов политической науки.

В настоящее время существует несколько основных теорий, объясняющих происхождение государства. Одна из самых известных теорий — это теория насилия, согласно которой государство возникло в результате завоевания одного племени другим.

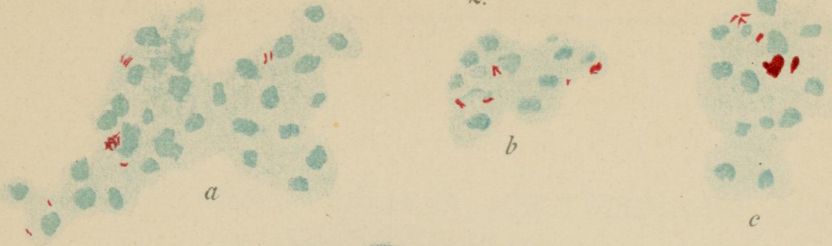
Другая теория — это теория договора, которая предполагает, что государство было создано по взаимному согласию отдельных людей или племен.

Организация и развитие государства

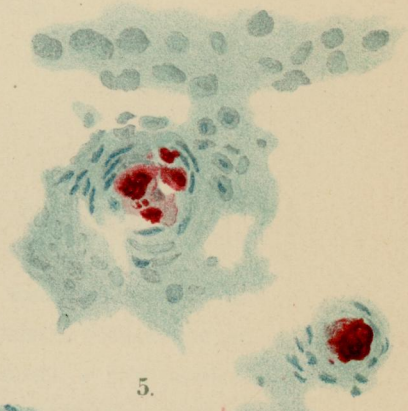
1.



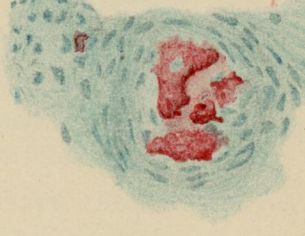
2.



4.



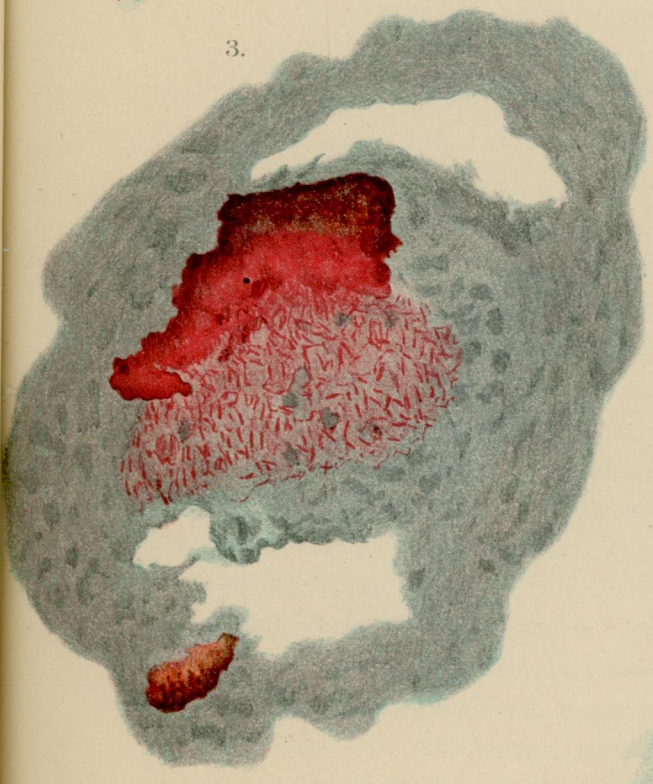
5.



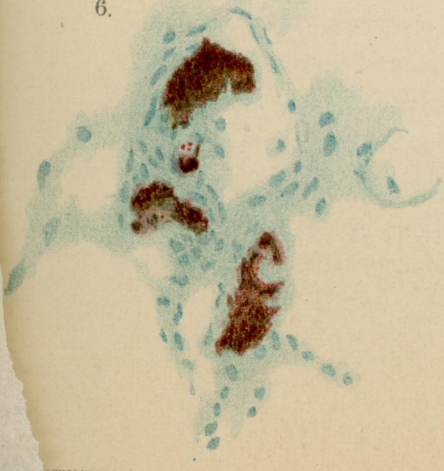
7.



3.



6.



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 асфиксії.

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 воздухѣ. 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 обусловливается 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 фізіологическаго, 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 происхожденіе 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

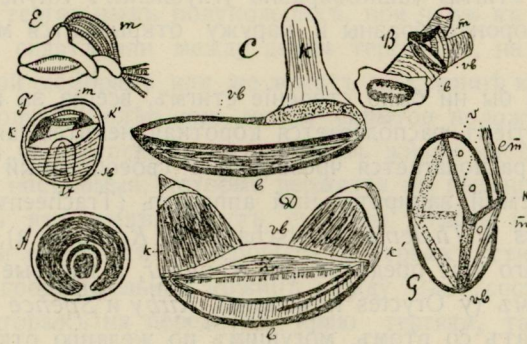


Рис. 1 (изъ *Landois* и *Packard*'a).

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— отверстіе, 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 запирательной лентѣ располагается своими широкими основаніями одна или двѣ кегли (k , k') или конуса.

Эти три хитиновыя части тѣсно связаны другъ съ другомъ и устроены такимъ образомъ, что въ состояніи недѣятельности запирательная лента въ силу своей упругости удалена отъ запирательной 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 компанентъ запирательного аппарата—запирательный мускулъ.

Въ каждомъ запирательномъ аппаратѣ большинства *Insecta* существуетъ только одинъ мускулъ, состояшій, 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 запирательного аппарата при помощи сухожилій. Одна мускульная головка располагается всегда на верхушкѣ или запирательного рычага, или запирательной 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 запирательной 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 запирательную ленту, благодаря чему послѣдняя приблизится къ запирательной 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 запирательного аппарата—и лишь у сравнительно небольшого числа насѣ-

комыхъ въ раскрытіи запирательнаго аппарата принимаетъ участіе специальный мускулъ.

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

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

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

Запирательные 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 жабры, которыя представляютъ выросты внѣшнихъ покрововъ—жаберныя пластинки съ развѣтвленными въ нихъ трахеями. У личинокъ Libellulidae и др. развиваются особые, продольные выросты прямой кишки—ректальныя жабры 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 коемъ 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.

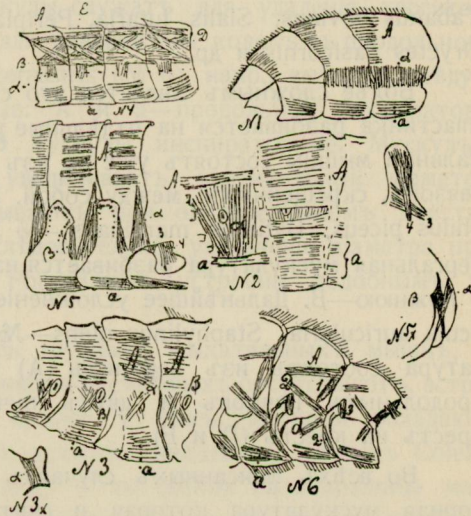


Рис. 2. Мускулатура по Plateau.

- № 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 протяжении 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 большею 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 *Ephemera* 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) прямыя продольныя дорзальныя и 4) косыя дорзальныя. 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*. Bibliotheka 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 физиологію *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 стерженецъ, 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 обусловливается 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*, *Grabner* 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'a, 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 сръзъ 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.

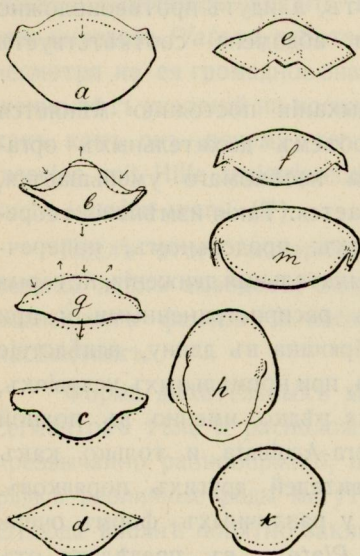


Рис. 3. Поперечные сръззы черезъ абдомень.

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 тэнидій.

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 *Sorg'y* (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'a* 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'a*, 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. Собственные 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 получаютъ 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,

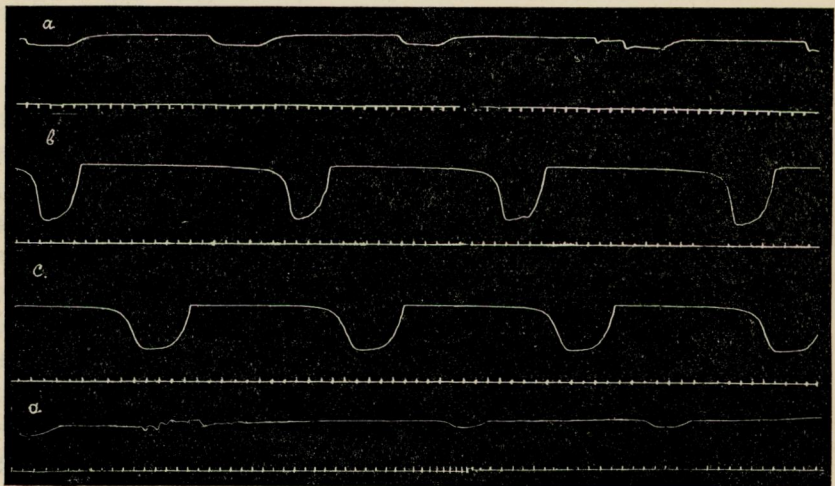


Рис. 4¹⁾.

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;

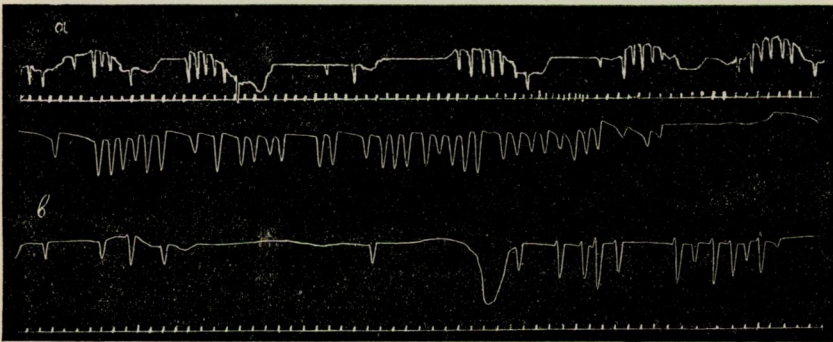


Рис. 5.

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

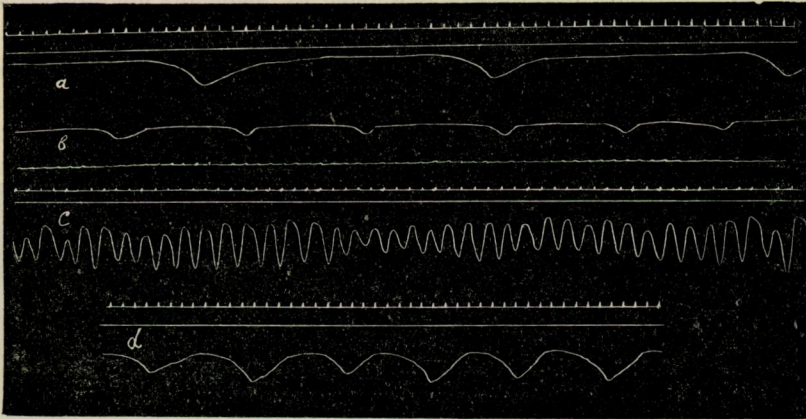


Рис. 6.

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 д 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,

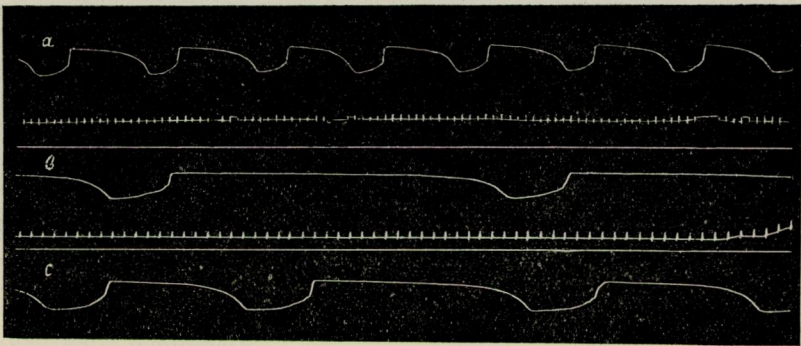


Рис. 7.

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-

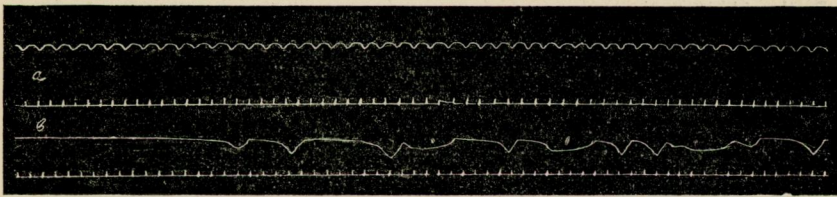


Рис. 8.

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 приэтомъ 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 леля-
щаго насѣкомаго.

Производятъ ли насѣкомыя дыхательныя движенія во время
лѣта, или нѣтъ? Если дышутъ, то такъ же, какъ и насѣкомое
не лелящее, 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 свѣту, при помощи антеннъ и задерживаетъ его въ своемъ густомъ волосяномъ покровѣ; такъ какъ у этихъ животныхъ нѣтъ ни жабръ, ни кишечнаго дыханія, то *Deibel* думаетъ, что органами дыханія у нихъ являются сами антенны.

Что касается дыханія насѣкомыхъ во время полета, то тутъ извѣстно еще меньше и различные авторы, занимавшіеся этимъ вопросомъ, приходили къ различнымъ выводамъ.

Treviranus (1831 г.), наблюдая пчелъ, пришелъ къ тому заключенію, что во время полета дыхательныя движенія сохраняются, но мѣняютъ свое мѣсто. Именно: съ абдомена они переходятъ на грудь, гдѣ они осуществляются благодаря движенію крыльевъ, мускулатура которыхъ, служащая для поднятія и опусканія ихъ, вмѣстѣ съ тѣмъ благодаря своему положенію попеременно расширяетъ и уменьшаетъ грудную полость (болѣе подробно объ этомъ см. страницу 196), т. е. вызываетъ экспирацію и инспирацію, при чемъ первая соотвѣтствуетъ поднятію крыльевъ, вторая—ихъ опусканію. При полетѣ, конечно, крылья непрерывно и очень быстро движутся и обусловливаютъ непрерывную вентиляцію трахейной системы.

Что касается абдомена, то его дыхательныя движенія во время полета совершенно прекращаются. При прекращеніи полета наступаетъ обратное: дыхательныя движенія груди исчезаютъ и на смѣну имъ приходятъ обычныя абдоминальныя движенія.

Newport (1836 г.) изслѣдовалъ *Bombus*, *Vespa*, *Vanessa* и нѣкоторыхъ другихъ и пришелъ къ тому заключенію, что при полетѣ у насѣкомыхъ существуетъ такой же пріемъ, какъ и у птицъ. Когда насѣкомое готовится къ полету, стигмы широко открыты для акта вдыханія, и воздухъ, врываясь въ нихъ, движется по трахеямъ всего тѣла, расширяя воздушныя мѣшки и дѣлая тѣло насѣкомаго удѣльно «болѣе легкимъ». Въ моментъ отлета стигмы закрываются, дыхательныя движенія исчезаютъ и насѣкомое совершаетъ сильный и продолжительный полетъ «безъ большаго напряженія мышцъ».

Burmeister (1832 г.) думалъ, что передъ полетомъ абдомень сжимается и остается такимъ во все время полета, такъ-что послѣдній совершается въ фазѣ экспираціи. Надъ майскимъ жукомъ онъ наблюдалъ, что передъ полетомъ животное начинаетъ все болѣе и болѣе учащать свои дыхательныя движенія и передъ самымъ полетомъ все тѣло приходитъ въ

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, удлинняется, 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
 respiration 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 respiration. 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 Hydrophilen. 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 Népe 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 Coléoptères. 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.