

ФИЗИОЛОГИЯ

М. С. ГИЛЯРОВ

**КОЖНОЕ ДЫХАНИЕ ПОЧВЕННЫХ ЛИЧИНОК ДОЛГОНОЖЕК
P. TIPULA (TIPULIDAE, DIPTERA — NEMATOCERA) И УСЛОВИЯ
ДЫХАНИЯ В ПОЧВЕ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 23 I 1947)

Анализ условий существования почвенных животных показывает, что в почве возможно дыхание атмосферным кислородом при минимальной потере влаги на испарение, так как воздух в почве уже на незначительной глубине насыщен водяными парами (за исключением крайне сухих местностей⁽²⁾). Таким образом, по своим экологическим особенностям почва является средой как бы промежуточной между водной средой и поверхностью суши⁽¹⁾.

Благодаря высокой влажности почвенного воздуха в почве возможно существование организмов, дышащих всей поверхностью тела и чувствительных к высыханию (например, *Oligochaeta*). Даже почвенные насекомые оказываются требовательными к высокой влажности воздуха и очень чувствительны к высыханию.

Известное положение, сформулированное Мелланби⁽⁵⁾, что испарение влаги насекомыми происходит практически исключительно через трахейную систему, не может быть распространено на обитающих в почве личинок. Скорость потери влаги почвенными личинками и гибели их от высыхания превышает возможную потерю влаги через дыхальца. Исследования физиологических особенностей таких типичных обитателей почвы, как личинки *Elateridae*, показывают, что даже их мощный хитиновый панцырь не защищает их от высыхания, что кутикула этих личинок проницаема для воды и солей^(4, 8, 13, 14).

Проницаемость кутикулы почвенных личинок насекомых создает предпосылки для заключения о том, что у них и газообмен может совершаться через покровы тела. Существование мелких бестрахейных насекомых показывает, что при малом объеме тела диффузия через кутикулу достаточна для снабжения организма кислородом. Характерно, что такие бестрахейные формы, как, например, *Onychiuridae* (*Collembola*), являются обитателями именно почвы или близких по условиям увлажнения и температурному режиму субстратов, где угроза гибели от высыхания минимальна, причем оказывается, что бестрахейные формы более чувствительны к высыханию, чем трахейные⁽³⁾. Лишены трахей и некоторые имеющие очень тонкое и удлиненное тело личинки *Diptera*, например *Zelmira*⁽⁸⁾.

С целью выяснения вопроса о том, дышат ли поверхностью кожи почвенные насекомые, имеющие развитую трахейную систему и дыхальца, мной были поставлены специальные опыты. В качестве объекта для исследования мной были выбраны почвенные личинки долгоножек р. *Tipula* (*T. paludosa*). Эти личинки были выбраны, с одной

стороны, как типичные обитатели почвы, с другой стороны, — как формы, удобные для проведения опытов с закупоркой дыхалец с целью исключения трахейного дыхания. Следует учесть, что у этих личинок покровы плотные, кожистые, непрозрачные на большей части тела, причем водопроницаемость их не меньше, чем у большинства других почвенных личинок (*Bibio*, *Pterostichus*, *Agriotes*, *Aphodius*, *Euxoa* (13)).

Изоляция дыхалец у личинок *Tipula* облегчается тем, что они типично метапнеустичны, единственная пара дыхалец открывается на заднем конце тела, на дорзо-каудальной стороне последнего сегмента. Такое строение трахейной системы и прочность и эластич-

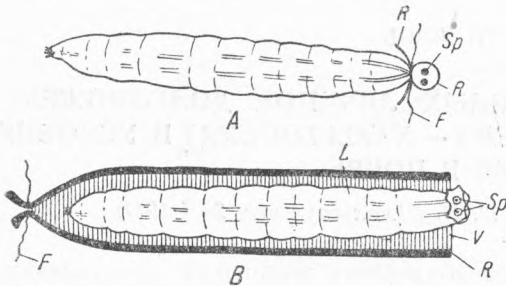


Рис. 1. Схематическое изображение подопытных личинок: А — опыт с исключением трахейного дыхания, В — опыт с исключением кожного дыхания

ность кожистых покровов позволяют выключать дыхальца путем перевязки заднего конца тела непосредственно перед дыхальцами. Проще осуществляется перетяжка, захватывающая анальные лопасти и задний отдел кишечника, но в некоторых случаях удается перетянуть трахеи, захватив петлей только стигмальное поле.

Уже ориентировочные мои опыты (в 1944 г.) показали, что личинки с перетянутыми основаниями трахейных стволов живут и активны в течение

нескольких суток. В 1936 г. были поставлены более точные опыты с учетом потребления кислорода. Потребление кислорода личинками учитывалось в аппарате Варбурга*.

В каждый сосудик помещалась одна личинка, завернутая в завязанную с обеих сторон трубочку из марли (для предупреждения возможности ее заползания в секцию, содержащую 7% раствор КОН).

Сперва в течение 2 час. (с отсчетами через каждые 30 мин.) определялось нормальное потребление кислорода личинкой, а затем у нее изолировались дыхальца, и снова проводились определения потребления O_2 . Для изоляции дыхальца (рис. 1 А, sp.) смазывались мазью из смеси каучука с вазелином (1 часть каучука сварена в 4 частях вазелина), после чего на последний сегмент надевался тонкий сплошной резиновый колпачок (R), а затем поверх резины производилась тугая (до отказа) перетяжка ниткой. Температура в установке Варбурга поддерживалась $25^{\circ}C$.

Измерения интенсивности дыхания в течение 4 час. показали, что отклонения в потреблении O_2 в 30-минутные промежутки настолько незначительны, что при последних опытах продолжительность учетов была доведена до 2 час. (2 отсчета контрольных, 2—после выключения дыхалец).

Результаты опытов сведены в табл. 1. Поверхность личинки была вычислена по формуле (13) $S = kW^{2/3}$ (S — поверхность в mm^2 ; $k = 8$; W — вес личинки в мг), что приблизительно соответствует поверхности вытянувшейся личинки. Приведенные цифры показывают, что почвенные личинки *Tipula* способны к дыханию при выключении дыхалец, причем потребление кислорода через кожу варьирует у различных особей в пределах от 35 до 100% от нормально потребляемого количества. Интенсивность как кожного дыхания, так и дыхания вообще сильно варьирует у разных особей.

Для выяснения удельного значения трахейного дыхания через

* При выполнении описываемых опытов мне помогала Р. С. Персон.

дыхальца в общем дыхательном балансе личинок *Tipula* я поставил опыт с исключением кожного дыхания и сохранением дыхания

Таблица 1

Интенсивность кожного дыхания почвенных личинок долгоножек *Tipula* sp (a — контроль, b — кожное дыхание)

Дата опыта	№ личинки	Вес личинки в мг	Поверхность покровов в мм ²	Вариант опыта	Потребление O ₂			
					в мм ³ за 1 час	в мм ³ на 1 г живого веса личинки за 1 час	в мм ³ через 1 см ² поверхности в 1 час	в процентах к контролю
24 VII	2	90	160	a	17,68	196	11,7	100,0
				b	18,72	208		105,9
27 VII	3	78	148	a	23,92	306	5,6	100,0
				b	8,32	106		34,8
27 VII	4	270	332	a	79,04	292	17,5	100,0
				b	58,24	215		73,7
27 VII	5	280	344	a	58,24	208	10,6	100,0
				b	36,40	130		62,7
27 VII	6	450	472	a	78,26	176	6,4	100,0
				b	29,12	65		37,3
30 VII	9	610	568	a	125,8	206	10,4	100,0
				b	59,3	97		47,1
30 VII	10	700	632	a	46,8	67	6,9	100,0
				b	43,7	62		93,4
30 VII	11	410	472	a	97,4	237	7,5	100,0
				b	35,4	86		36,3

через дыхальца. Достигалось это следующим образом (рис. 1B). Прозрачная резиновая трубка с внутренним диаметром, немного

Таблица 2

Интенсивность дыхания личинок *Tipula* только через дыхальца, 27 VII 1946 г.

№ личинки	Вес личинки в г	Вариант	Потребление O ₂	
			мм ³ / час	в процентах к контролю
7	470	Контроль	87,36	100,0
		Дыхание через дыхальца	18,80	21,6
8	265	Контроль	49,14	100,0
		Дыхание через дыхальца	27,06	55,1

превышающим толщину тела личинки (R), наполнялась каучуково-вазелиновой мазью (V). После этого в трубку впускалась личинка (L). Когда личинка влезала в трубку настолько, что снаружи оставался только несущий дыхальца последний ее сегмент, трубка перед головным концом личинки перешнуровывалась (F). Таким образом почти вся поверхность тела личинки оказывалась изолированной от соприкосновения с воздухом, а дыхальца свободно выставлены наружу и дыхание через них не нарушено*.

Измерения дали следующие результаты (табл. 2).

Цифры табл. 2 показывают, что поступление кислорода через дыхальца далеко не покрывает нормального его потребления личинкой. Подопытные личинки (27 VII) были перенесены в термостат с температурой 11°. Личинки, находившиеся в трубочках с вазелином и

* Личинки в трубках передвигаться не могли, но по их телу непрерывно проходили волнообразные сокращения мышц.

дышавшие через дыхальца, уже через 2 суток (29 VII) оказались погибшими. Личинки же с закупоренными дыхальцами, содержащиеся в тех же условиях (также без пищи), жили свыше 14 суток (на 14-е сутки погибла лишь одна личинка). Исследование интенсивности их кожного дыхания через 3 суток после изоляции дыхалец и перетяжки трахейных стволов показало, что у одних личинок интенсивность дыхания даже несколько возросла по сравнению с первыми часами после изоляции дыхалец (с 29 до 58 мм³ в час), у двух других — несколько снизилась (с 58 до 49 мм³ в час).

Продолжительность жизни личинок при одном лишь кожном дыхании и их скорая гибель при дыхании только через дыхальца, а также большее потребление кислорода через покровы показывают, что, хотя нормально дыхание совершается, повидимому, обоими способами, кожное дыхание имеет превалирующее значение*.

Из насекомых, обладающих развитой трахейной системой и функционирующими дыхальцами, кожное дыхание отмечалось лишь для водных форм**, например для личинок плавунцов⁽⁶⁾ и водолюбов⁽¹¹⁾. Однако в опытах с личинками водолюба оказывалось, что потребление O₂ из насыщенной кислородом воды не превышает 20% потребности. Кожное воздушное дыхание почвенных форм обеспечивает значительно большее потребление O₂ (до 100% нормы), что связано с большим содержанием кислорода в почвенном воздухе⁽⁷⁾, чем в воде.

Личинки *Tipula paludosa* с перетянутым ниткой задним концом тела в проведенных мною в 1944 г. опытах в сосудах с азрируемой водой жили больше суток, в сосудах с насыщенным водяными парами воздухом — свыше 4 суток, а в сосуде с кипяченой водой погибали через 2 часа ($t=18-22^{\circ}$).

Переход от обитания в воде к обитанию в почве, благодаря улучшению условий кожного дыхания, делает мыслимым такой переход даже для форм с дифференцированными органами водного дыхания. Таков, вероятно, был вторичный переход к наземному образу жизни предков почвенных форм личинок *Tipula*: локомоторные анальные лопасти почвенных типулид можно рассматривать как гомологи анальных жабер водных представителей этого рода⁽¹⁰⁾, приобретшие в связи с изменением условий среды новую функцию.

Обитание в среде, в которой не требуется выработки сложных приспособлений к защите от высыхания, делает возможным наличие проницаемых покровов, используемых организмом как дыхательная поверхность при дыхании кислородом воздуха.

Лаборатория морфологии беспозвоночных
Института эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступила
23 I 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. С. Гиляров, Зоол. журн., **23**, № 4 (1944). ² А. Ф. Лебедев, Почвенные и грунтовые воды, Изд. АН СССР, М.—Л., 1936. ³ W. M. Davies, J. Exp. Biol., **6**, 79 (1928). ⁴ A. C. Evans, Nature, No. 3844, 21 (1940). ⁵ K. Mellanby, Biol. Rev. **10**, No. 3, 317 (1935). ⁶ A. Raffy, C. R. Soc. Biol., **106**, 900 (1931). ⁷ E. J. Russel, Soil Conditions and Plant Growth, L., 1932. ⁸ R. Schulze, Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., **48**, 433 (1924). ⁹ W. Subklew, Z. Morphol. u. Oekol. d. Tiere, **28**, 184 (1934). ¹⁰ R. Wardle, Proc. Zool. Soc., London, **1**, 25 (1926). ¹¹ H. Weber, Handb. d. Entomologie, Jena, 1933. ¹² V. B. Wigglesworth, Biol. Rev., **6**, No. 2, 181 (1931). ¹³ V. B. Wigglesworth, J. Exp. Biol., **21**, No. 3—4, 97 (1945). ¹⁴ C. E. Woodworth, J. Agric. Res., **57**, 229 (1933). ¹⁵ G. Fraenkel and V. B. Herford, J. Exp. Biol., **15**, No. 2, 266 (1938).

* Выделение CO₂ через кутикулу должно происходить легче, чем потребление O₂⁽¹²⁾.

** А также для личинки *Calliphora erythrocephala*⁽¹⁵⁾.