

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

М. С. ГИЛЯРОВ

**СМЕНА УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ОСНОВНЫХ ГРУПП
ГУБОНОГИХ МНОГОНОЖЕК (*CHILOPODA*)**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 28 I 1948)

Почву можно рассматривать как среду перехода от водного образа жизни к наземному в процессе эволюции ряда групп беспозвоночных и, в частности, предков современных трахеат^(3, 4). Среди современных наземных членистоногих наиболее тесна связь с почвой у многоножек, высшие представители которых переходят и к открытому обитанию.

При эколого-морфологическом анализе основных особенностей различных групп многоножек можно выявить те основные тенденции эволюции многоножкообразных предков, которые реализовались в процессе формирования комплекса особенностей, характерных для насекомых.

Поскольку многоножки представляют собой не единый класс, а ряд классов⁽⁵⁾, для наших целей удобнее рассмотреть соотношение морфологических особенностей и условий существования для одной из более четко отграниченных групп. Таковыми могут служить *Chilopoda*, группа, выделенная еще Латрейлем в 1802 г. Разбор эволюции морфологических особенностей *Chilopoda* тем более интересен, что они представляют наиболее близкую к насекомым ветвь многоножек, причем некоторые авторы⁽⁶⁾ даже объединяли их с насекомыми в единый класс *Opisthoneata*.

Как справедливо замечает Аттемс⁽⁵⁾, для всех групп метамерных животных большее и изменчивое число сегментов при большей гомономности сегментов — признак более примитивный. К этой же точке зрения склоняется и В. Н. Беклемишев⁽¹⁾. Среди *Chilopoda* морфологически наиболее примитивны *Geophilomorpha*, характеризующиеся колеблющимся для разных видов числом сегментов (от 39 до 177), наименее нарушенной гомономностью туловищных сегментов, имеющих сходные размеры и строение, наличием стигм на всех сегментах, наименьшей дифференцированностью коксальной области, опиранием при движении на коготки, относительно слабым развитием органов чувств (отсутствие глаз) и т. д.

Geophilomorpha — типичные обитатели почвы, тесно связанные с ней во все периоды своего развития, способные уходить на сухое время года по ходам и скважинам почвы на глубину, уступающую лишь глубине ухода дождевых червей. Гомономное расчленение тела — признак не только морфологически более примитивный, но и адаптивный к условиям передвижения по ходам в почве организмов определенной размерной группы, к которой относятся и *Chilopoda*.

Если для мелких форм, к каковым относятся и наиболее примитивные из групп многоножек (*Symphyla*, *Paupoda*), являющиеся типичными

обитателями почвы, передвижение по ходам и скважинам почвы возможно и при незначительной расчлененности тела или даже при полном ее отсутствии, как у клещей, то для более крупных такое передвижение возможно только при червеобразно вытянутой форме.

Передвижение червеобразно вытянутых организмов со сплошными плотными покровами (необходимыми для защиты от поранений об острые минеральные частицы почвы) возможно в прихотливо извитых ходах почвы только для очень мелких и тонких форм, как, например, нематоды.

Для более крупных представителей *Metazoa*, обитающих в почве и имеющих червеобразную форму, характерно расчленение покровов на ряд сегментов*.

То, что гомономное расчленение червеобразного тела на ряд сегментов является не только примитивным морфологическим признаком, но при обитании в почве и адаптивным к условиям передвижения по скважинам, доказываются случаями вторичной сегментации у таких личинок насекомых, как *Cardiophorus* (2) или *Thereva*. Как адаптация к движению по ходам и скважинам почвы у многих геофилид (например *Himantaridae*) своеобразно дифференцируется последняя пара ног, претарзус которых, в отличие от остальных пар ног, утрачивает коготковидную форму и сильную хитинизацию. Эта пара направленных назад ног у всех геофилид дифференцируется в направлении осозательной функции, что легко наблюдать надвигающихся хвостовым концом вперед животных, т. е. эта пара ног несет такую же функцию, как церки почвенных насекомых.

Хотя *Geophilomorpha* — группа с наиболее явственными признаками примитивной организации, непосредственное выведение от них всех групп *Chilopoda*, за исключением других *Epimorpha* (*Scolopendromorpha*), неправомочно. Однако, хотя *Anamorpha* (*Lithobiomorpha* и *Scutigeroformorpha*) и не могут быть выведены непосредственно от геофилид, несомненно их происхождение от сходных с ними по общему строению гомономно сегментированных предков.

Упрощение условий передвижения, переход от движения по извитым ходам к движению по поверхности твердого субстрата, делающий ненужным расчленение тела на такое большое число сегментов, приводит к уменьшению и стабилизации числа сегментов.

Для мелких форм многоножек, таких, например, как *Symphyla*, условия передвижения в скважинах почвы существенно не отличаются от передвижения по поверхности субстрата.

У более же крупных форм, у *Chilopoda*, уменьшение и стабилизация числа сегментов и тенденция к их интеграции развиваются при переходе от обитания непосредственно в ходах толщи почвы к обитанию в новых условиях.

Так, среди *Chilopoda* сколопендровые день проводят, укрывшись под камнями, в подстилке или зарывшись в землю, но активно охотятся ночью, выходя на поверхность почвы. Однако, судя по моим наблюдениям над остатками насекомых под камнями, под которыми живут сколопендры, можно предположить и их хищническую активность в микроспленях.

В соответствии с изменившимися в сравнении с геофилидами условиями передвижения, у сколопендровых меняются и общие черты организации, приспособительно к условиям обитания.

Количество туловищных сегментов уменьшается и стабилизируется (21 пара ходильных ног у всех типичных форм), причем строение коксальной области у них более приспособлено к быстрому передви-

* Тенденция к сегментации покровов наблюдается и у наиболее крупных из почвенных нематод — *Mermittidae*.

жению (большее слияние склеритов). Задняя пара ног, в связи с изменением условий передвижения, теряет свою чувствующую функцию, но зато приобретает функцию органов как защиты, так и опоры при зарывании в землю и заползании под камни. Базальный, самый мощный членик последней пары ног сколопендры несет на дорзальной поверхности сильно хитинизированные бугорки и отростки, служащие такими же опорными образованиями при зарывании в землю и заползании под укрытия, как псевдоцерки ведущих сходный образ жизни личинок жуужелиц р. *Carabus*. В соответствии с частыми выходами на поверхность у сколопендровых наблюдаются и другие особенности организации, находящие свое объяснение при допущении их происхождения от обитавших в почве форм. У них толще, по сравнению с *Geophilomorpha*, покровы и меньше количество стигм. Только у *Plutonium* (принадлежащего к *Cryptopidae*, во многом напоминающим геофилид) стигмы на всех сегментах с III до XXI, а например, у крымских *Scolopendra* лишь на IV, VI, IX, XI, XIII, XV и XVII сегментах. Уменьшение количества стигм, как и уплотнение покровов, — приспособление к более совершенной защите от высыхания, связанное с выходами сколопендровых на поверхность почвы. С выходами на поверхность почвы связано и прогрессивное развитие органов зрения — у сколопендрообразных, за исключением слепых *Cryptopidae*, имеется 4 глазка. Из *Chilopoda* = *Anamorpha* — *Lithobiomorpha* по образу жизни и по высоте морфологической организации приближаются к сколопендрообразным. Литобии также днем ведут скрытый образ жизни, ночью выходя на поверхность почвы.

Для литобиид характерно постоянное (обычно 15) число туловищных сегментов. Для литобиеобразных характерна анизотергия: сегменты I, III, V, VII, X, XII, XIV и XVI, у всех представителей лишённые дыхалец, оказываются значительно слабее развитыми, чем остальные, на части которых имеются дыхальца (у *Lithobius forficatus* на IV, VI, IX, XI, XIII, XV). *Lithobiomorpha* обнаруживают еще большую приспособленность к движению по поверхности субстрата, чем *Scolopendromorpha*. Ноги у *Lithobiomorpha* — заметно относительно длиннее, но точками опоры служат коготки. Последняя пара ног несет и ходильную и осязательную функции. Глазки развиты почти у всех форм, число их может достигать 30.

В связи с обитанием в условиях, в которых бывает возможен некоторый дефицит влаги, у литобиид развиты коксальные железы, смачивающие поверхность, секрет которых к тому же гигроскопичен.

Наиболее освободившуюся от обитания в почве группу хилопод представляют *Scutigera*, группа, отличающаяся значительной сухоустойчивостью.

Скутигеры — наиболее приспособившиеся к открытому обитанию губоногие, бегающие по поверхности почвы не только ночью, но даже и днем в сухих местностях. Намечающаяся у литобиид дифференциация тергитов на макро- и микротергиты привела у *Scutigera* к редукции последних, остатки которых плотно прирастают к нижней стороне макротергитов. В результате у *Scutigera* на каждый макротергит приходится по 2 стернита, т.е. у *Scutigera* намечается тенденция к диплоподии.

Макротергиты срастаются между собой, обеспечивая высокую степень интеграции сегментов, несущих локомоторные конечности, что характерно для всех способных к быстрому движению форм.

У скутигер чрезвычайно длинные ноги, тазики длинные, сплошные цилиндрические (у геофилид лишь полуцилиндрические). Тарзальная область многочлениковая (за счет вторичного расчленения двучленной лапки). При беге *Scutigera* опираются не на коготки, как другие *Chilopoda*, а на всю лапку, как высшие насекомые. Коррелятивно

с органами движения прогрессивно развиваются органы чувств: антенны, имеющие большую длину, чем у всех других групп многоножек (до 400 члеников!), и напоминающие сложные глаза насекомых органы зрения (до 300 собранных в фасетки глазков).

Приспособлением к уменьшению потерь влаги за счет испарения в связи с открытым образом жизни можно объяснить специфичность строения трахейной системы *Scutigerae*, у которых имеется всего по одной паре стигм на каждом тергите. Стигмы открываются в полости, в которых берут начало многочисленные трахейные пучки. Такая общая полость — средство к снижению потери влаги при дыхании. Приведенное краткое сопоставление основных особенностей строения и условий обитания хилопод показывает, что усложнение их организации в морфологическом ряду: геофилообразные — сколопендрообразные и литобиеобразные — скутигерообразные соответствует изменениям условий существования в связи с переходом от почвенного к открытому образу жизни и носит адаптивный к ним характер.

В этом ряду намечаются многие тенденции, более полно реализующиеся у насекомых, благодаря чему в организации *Scutigera* имеется ряд черт параллельного сходства с высшими, открыто обитающими насекомыми как во внешней организации (слитность сегментов и олигомеризация, добавочное расчленение тарзальной области и стопохождение, сложные глаза и т. д.), так и во внутренней (развитие стомато-гастрического отдела нервной системы и т. д.).

Так же параллельны многие признаки обитающих в почве низших насекомых и признаки обитающих в тех же условиях низших многоножек (постантеннальный орган у *Symphyla* и у *Collembola*, хождение на коготках и т. д.).

Приведенные данные говорят в пользу представления о почве как о первичной среде обитания на суше трахейных членистоногих.

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

Поступило
27 I 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ В. Н. Беклемишев, Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, Сов. наука, М., 1946. ² М. С. Гиляров, ДАН, 36, № 8 (1942). ³ М. С. Гиляров, Зоол. журн., 23, № 4 (1944). ⁴ М. С. Гиляров, Тезисы докладов конфер. памяти акад. А. Н. Северцова, изд. АН СССР, М., 1946. ⁵ C. Attems, Kükenthals Handbuch der Zool., 4, Berlin u. Leipzig, 1926. ⁶ R. J. Pocock, Ann. and Magaz. Natural History, ser. 5, 20 (1887).