

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ  
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

ЭВОЛЮЦИОННАЯ  
МОРФОЛОГИЯ  
ЛИЧИНОК  
НАСЕКОМЫХ

*(отдельный оттиск)*

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1976

# СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЛИЧИНОК ЖУКОВ-ДРОВОСЕКОВ (COLEOPTERA, CERAMBYCIDAЕ)

М. Л. Данилевский

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова, г. Москва)

Сравнительное изучение строения пищеварительной системы жуков-дровосеков представляет значительный интерес, так как одним из основных направлений эволюции этого семейства явилась последовательная смена пищевого субстрата личинок — от разложившейся древесины у примитивных групп до живых тканей деревьев и травянистых растений у прогрессивных.

Описания анатомии личинок дровосеков появились в первой половине XIX в. Это были прежде всего работы Дюфура (Dufour, 1823—1825, 1843) с описаниями анатомии большого количества разнообразных видов насекомых и в том числе дровосеков. В современных работах строение кишечного тракта описывалось у *Prionus laticollis* Drury (Benham, 1970), *Ergates faber* L. (Dajoz, 1970), *Leptura cordigera* Füssly (Bugnion, 1933), *Tetropium gabrieli* Weise (Escherich, 1929), *Acanthocinus aedilis* L. (Kontkanen, 1932) и некоторых других видов. Однако немногочисленность описаний, а также неточности и некоторые расхождения в терминологии, использованной в отмеченных работах, затрудняют сравнительно-морфологический анализ.

Нами была поставлена цель описать строение кишечного тракта у личинок различных представителей жуков-дровосеков и выявить основной тип строения пищеварительной системы семейства, направление его эволюции и ряд характерных отклонений. Изучаемые роды дровосеков подобраны таким образом, чтобы по возможности представить все основные таксономические группировки семейства (в пределах фауны СССР).

Изучение морфологии кишечника проводилось под бинокуляром. Вскрывались личинки последних возрастов, фиксированные в 70%-ном спирте.

В качестве объектов были выбраны личинки следующих 55 видов дровосеков: подсемейство *Parandrinae* — *Parandra caspia* Mén.; подсемейство *Prioninae* — *Megopis scabricornis* Scop., *Ergates faber* L., *Callipogon relictus* Sem., *Prionus coriarius* L., *P. comarovi* Dohrn., *Macrotoma* sp. *Tragosoma depsarium* L.; подсемейство *Disteniinae* — *Distenia gracilis* Bless.; подсемейство *Lepturinae* — *Xylosteus caucasicola* Plav., *Leptorrhadium caucasicum* Kr., *Rhagium mordax* L., *Rhamnusium gracilicorne* Théry., *Toxotus cursor* L., *Stenocorus meridianus* L., *Evodinus interrogationis* L., *Acmaeops collaris* L., *Leptura dubia* Scop., *Strangalia quadrifasciata* L., *Necydalis major* L.; подсемейство *Aseminae* — *Criocephalus rusticus* L., *Megasemum quadricostulatum* Kr., *Asemum striatum* L., *Tetropium castaneum* L., *Drymochares starki* Ganglb.; подсемейство *Cerambycinae* — *Hesperophanes sericeus* F., *Trichoferus griseus* F., *Stromatium barbatum* F., *Cerambyx multiplicatus* Motsch., *Aeolesthes sarta* Sols., *Aromia moschata* L., *Hylotrupes bajulus* L., *Callidium coriaceum* Payk., *Pyrrhidium sanguineum* L., *Xylotrechus rusticus* L., *Clytus arietoides* Reitt., *Plagionotus arcuatus* L., *Chlorophorus varius* Müll., *Rhaphuma acutivittis* Kr., *Paraclytus sexguttatus* Ad.; подсемейство *Lamiinae* — *Dorcadion carinatum*

Pall., *Morimus verecundus* Fadl., *Monochamus urussovi* Fisch., *Mesosa myops* Dalm., *Acanthoderes clavipes* Schrnk., *Acanthocinus aedilis* L., *Saperda scalaris* L., *Phytoecis* sp.

Я приношу сердечную благодарность доктору биологических наук Б. М. Мамаеву за предоставление личиночного материала, а также всестороннюю помощь, оказанную мне при написании этой статьи.

## СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОГО ТРАКТА ЛИЧИНОК ДРОВОСЕКОВ В ОТДЕЛЬНЫХ ПОДСЕМЕЙСТВАХ

Строение кишечника у личинок различных жуков-дровосеков имеет много общих черт, поэтому описание кишечника у личинок первого подсемейства (*Parandrinae*) будет наиболее подробным. В остальных описаниях черты, характерные для всего семейства, повторяться не будут.

### СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОГО ТРАКТА У ЛИЧИНОК ПОДСЕМЕЙСТВА *PARANDRINAE*

Кишечник (рис. 1, 1) очень длинный, в 2,7 раза длиннее тела (таблица). Он отчетливо делится на три основных отдела: переднюю кишку (*stomodaeum*), среднюю (*mesenteron*) и заднюю (*proctodaeum*).

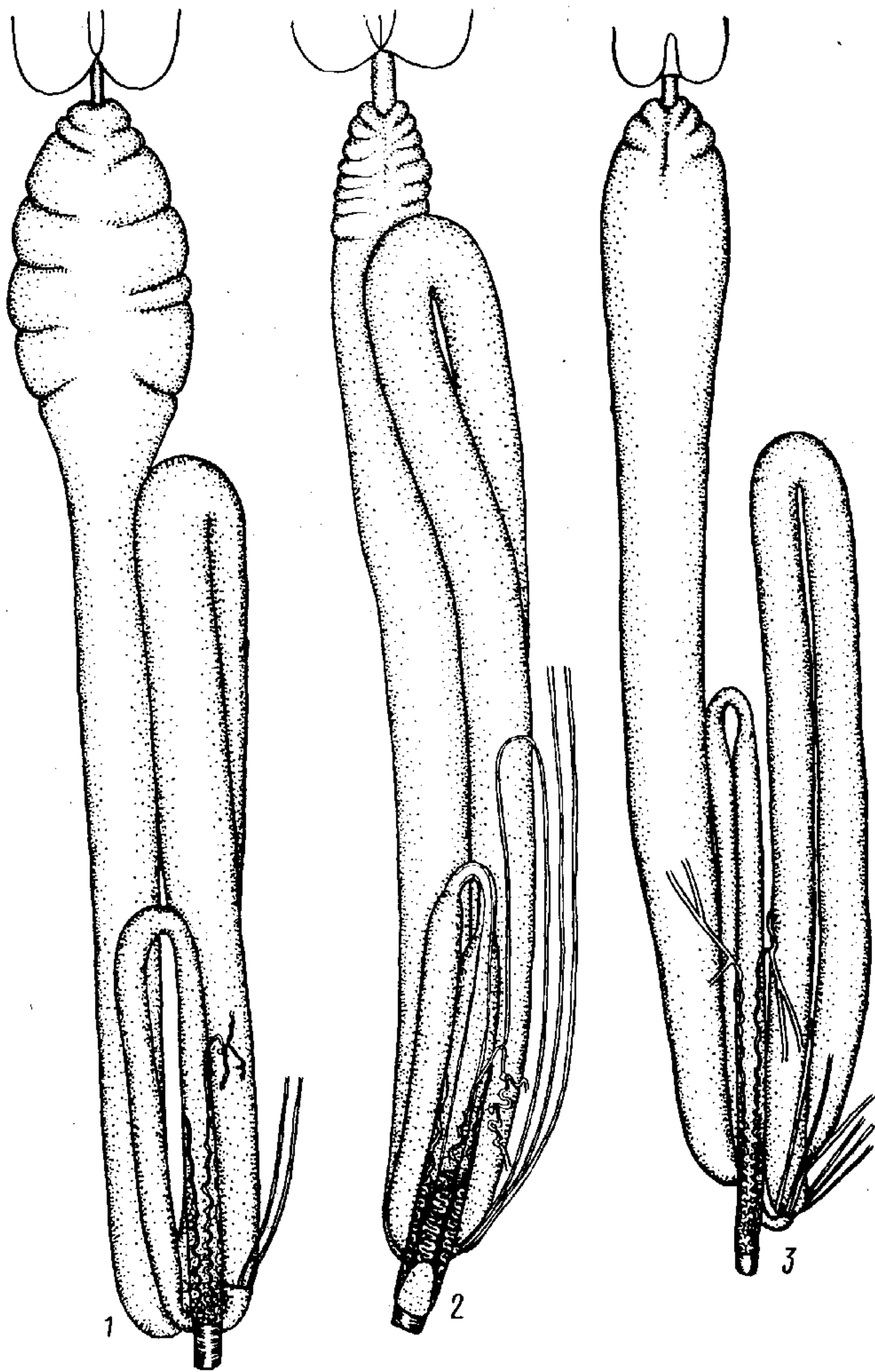
Передняя кишка представляет собой тонкую короткую цилиндрическую трубку и состоит из глотки (*pharynx*) и пищевода (*oesophagus*). Глотка находится внутри головной капсулы, к ее стенкам подходят многочисленные мышцы. Пищевод не имеет на конце никакого расширения, т. е. зоб здесь не выражен. Отсутствует также мышечный желудок (*proventriculus*).

Средняя кишка отделяется от передней кардиальным клапаном (*v. cardiaca*). Она образует в теле личинки две петли и является наиболее длинной частью кишечника. От кардиального клапана средняя кишка идет к заднему концу тела и на уровне 9-го сегмента брюшка поворачивает вперед, доходит до 2-го сегмента брюшка и снова поворачивает назад, заканчиваясь примерно на уровне 8-го брюшного сегмента. Спереди средняя кишка чрезвычайно толста и объемиста, имеет несколько боковых складок. На уровне 2-го сегмента брюшка, т. е. перед второй петлей, она резко сужается и далее на всем протяжении имеет примерно постоянный диаметр. Крипты на средней кишке отсутствуют. На всем протяжении (за исключением складчатого переднего конца) она имеет гладкую поверхность. Среднюю кишку можно разделить на два нечетко разграниченных отдела. Первый отдел имеет более толстые стенки, заметно отличающиеся по структуре от стенок второго отдела. Границей между ними служит область первого изгиба кишечника, таким образом второй отдел средней кишки значительно длиннее первого.

Задняя кишка отделяется от средней пилорическим клапаном (*v. pilorica*). В этом месте в кишечник на одном уровне вливаются 6 мальпигиевых сосудов. Каждый сосуд входит в кишку самостоятельно. Каких-либо выступов перед мальпигиевыми сосудами не имеется. 6 сосудов попарно сближены и таким образом входят в кишечник тремя группами, по два сосуда в каждой. Все сосуды имеют одинаковую толщину. За недостатком материала нам не удалось проследить ход сосудов в полости тела и выяснить их относительную длину. Все 6 сосудов криптонефрические.

Задняя кишка имеет средние размеры, составляя несколько менее  $\frac{1}{3}$  длины средней кишки. Задняя кишка состоит из двух отделов: тонкой кишки (*ileum*) и прямой кишки (*rectum*). Тонкая кишка сразу после пилорического клапана резко уменьшается в диаметре и поворачивает вперед, доходит примерно до середины 7-го сегмента брюшка и снова поворачивает назад. В районе этого изгиба резкая перетяжка отделяет тонкую кишку





**Рис. 1.** Пищеварительный канал личинок Parandrinae и Prioninae  
 1 — *Parandra caspia* Men.; 2 — *Megopis scabricornis* Scop.; 3 — *Ergates faber* L.

от прямой. Прямая кишка имеет значительно больший диаметр. Она без всяких изгибов идет к анальному отверстию и замыкается широким анальным сфинктером. Некоторые авторы (Woods, 1916; Potts, 1927) используют другую терминологию в описании задней кишки. В частности, под прямой кишкой подразумевается только короткий участок анального сфинктера, а остальную часть прямой кишки эти авторы называют толстой (colon). Однако мы сочли более удобным и естественным использовать терминологию, приведенную в руководстве Б. Н. Шванвича (1949).

Криптонефрия имеет место на прямой кишке. В конце первой трети к ней с противоположных сторон подходят по 3 мальпигиевых сосуда, причем здесь они также имеют одинаковую толщину. В каждой тройке сосуды последовательно сливаются, образуя единый ствол. Эти стволы проходят вдоль прямой кишки до начала ее последней трети. Здесь каждый ствол снова распадается на 3 сосуда, которые в тесном контакте со стенкой кишки проходят до анального сфинктера, изгибаясь широкими витками. 6 сосудов располагаются в толще перитонеальной оболочки, в промежутках между 6 тяжами продольных мышц. Сосуды нигде не проникают под слой кишечной мускулатуры и легко могут быть сняты с кишечной трубки вместе с перитонеальной оболочкой.

## СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОГО ТРАКТА У ЛИЧИНОК ПОДСЕМЕЙСТВА PRIONINAE

Личинки Prioninae обладают наиболее длинным кишечником (рис. 1, 2—3) в семействе Cerambycidae (таблица). Он примерно в 3 раза длиннее их тела. Строение кишечника в общем подобно кишечнику личинок Pa-  
gandrinae, однако имеются некоторые особенности.

Передняя расширенная часть средней кишки сужается не резко, а наоборот — сравнительно плавно, и весь первый отдел средней кишки оказывается значительно толще второго. Мальпигиевы сосуды вливаются в пилорический отдел двумя группами, по три сосуда в каждой. Только у *Prionus comarovi* Dohrn. имеется та же картина, что и у *Pagandra caspia*, т. е. мальпигиевы сосуды образуют три группы по 2 сосуда. Мальпигиевы сосуды Prioninae образуют две морфологически различных серии. В первую серию входят 4 сосуда, расположенных с внешней стороны пилорического отдела. Свободные части этих сосудов совершают длинный путь в полости тела, достигая переднего конца средней кишки и снова возвращаясь назад. Во вторую серию входят 2 сосуда, расположенных на внутренней стороне пилорического отдела, ближе к прямой кишке. Эти сосуды несколько тоньше сосудов первой серии, а путь в полости тела у них очень короток. Более или менее сразу после пилорического отдела они подходят к прямой кишке для контакта. Слияние трех сосудов с образованием единого ствола здесь также происходит последовательно, причем сначала сливаются длинные сосуды, а потом к ним присоединяется короткий. Три сосуда, образующих единый ствол, являются именно теми сосудами, которые сгруппированы в тройку в пилорическом отделе. Правая тройка сосудов пилорического отдела подходит справа к прямой кишке.

Криптонефрия у Prioninae также развита очень слабо. Витки мальпигиевых сосудов на прямой кишке рыхлые и немногочисленные, а единый ствол мальпигиевых сосудов подходит к прямой кишке примерно на середине ее длины. Только у *Prionus comarovi* криптонефрия развита сравнительно хорошо. У *Ergates faber* были описаны свободные (не криптонефрические) мальпигиевы сосуды (Dajoz, 1970), что является очевидной ошибкой.

Прямая кишка Prioninae имеет средние, типичные для большинства дровосеков, размеры. Она примерно в 3 раза короче средней кишки. На дорсальной стороне прямой кишки перед анальным сфинктером расположен небольшой склеротизованный участок, отсутствующий во всех остальных подсемействах дровосеков. Мальпигиев сосуд, лежащий на дорсальной стороне прямой кишки, заканчивается перед этим участком или обходит его сбоку. У *Prionus comarovi* этот участок весьма велик, он занимает почти половину дорсальной поверхности прямой кишки. А у африканской *Macrotoma* sp. склеротизована вся дорсальная поверхность прямой кишки, и 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов располагаются на ее вентральной и боковых сторонах.

В литературе имеются сообщения о наличии у личинок некоторых Prioninae из трибы Macrotomini провентрикулюса. Этот орган указывается для *Macrotoma palmata* F. (Mansour, Mansour-Bek, 1934) и для *Mallo-  
don downesi* Hope (Duffy, 1957). Авторы первого сообщения приводят в своей работе хороший рисунок провентрикулюса без описания. Однако внешне строение этого органа оказывается абсолютно тождественно строению провентрикулюса *Stromatium fulvum* Vill., описанного нами ниже. Если принять во внимание уникальность наличия провентрикулюса у личинок дровосеков, такое совпадение кажется маловероятным и порождает сомнение в правильности определения авторами своего материала. Замечание Даффи, к сожалению, очень кратко, а приводимый им рисунок не дает никакого представления о рассматриваемом органе. У единственного имеющегося в нашем распоряжении представителя трибы Macrotomini —

Длина кишечника относительно длины тела и длина задней кишки относительно длины средней кишки

Исследованный вид	Отношение длины кишечника к длине тела	Отношение длины средней кишки к длине задней
<b>Parandrinae</b>		
<i>Parandra caspia</i>	2,7	3,3
<b>Prioninae</b>		
<i>Megopis scabricornis</i>	3,0	3,7
<i>Ergates faber</i>	3,0	2,4
<i>Prionus coriarius</i>	2,8	2,7
<i>Tragosoma depsarium</i>	2,5	3,4
<i>Prionus komarovi</i>	2,6	2,7
<b>Lepturinae</b>		
<i>Xylosteus caucasicola</i>	2,2	2,0
<i>Rhagium sycophanta</i>	2,4	3,5
<i>Toxotus cursor</i>	1,9	2,1
<i>Stenocorus meridianus</i>	2,0	3,8
<i>Acmaeops collaris</i>	2,0	4,5
<i>Evodinus interrogationis</i>	2,2	3,3
<i>Leptura dubia</i>	1,9	3,0
<i>Strangalia nigripes</i>	2,0	2,1
<i>Necydalis major</i>	2,0	2,5
<b>Disteniinae</b>		
<i>Distenia gracilis</i>	1,2	2,8
<b>Aseminae</b>		
<i>Asemum striatum</i>	2,0	2,6
<i>Megasemum quadricostulatum</i>	1,9	3,0
<i>Tetropium castaneum</i>	1,8	2,7
<i>Drymochares starki</i>	1,8	2,7
<b>Cerambycinae</b>		
<i>Trichoferus griseus</i>	2,2	2,8
<i>Hylotrupes bajulus</i>	2,8	2,2
<i>Cerambyx multiplicatus</i>	2,7	2,4
<i>Callidium coriaceum</i>	2,5	2,4
<i>Pyrrhidium sanguineum</i>	2,5	1,9
<i>Plagionotus arcuatus</i>	2,6	1,8
<i>Chlorophorus elaeagni</i>	1,8	2,2
<i>Paraelytus sexguttatus</i>	1,6	1,7
<b>Lamiinae</b>		
<i>Monochamus urussovi</i>	2,2	5,9
<i>Mesosa myops</i>	2,2	3,6
<i>Acanthocinus aedilis</i>	2,2	6,1
<i>Acanthoderes clavipes</i>	2,1	5,2
<i>Saperda scalaris</i>	2,1	6,9
<i>Phytoecia sp.</i>	1,8	5,1

африканской *Macrotoma sp.* провентрикулус отсутствует. Таким образом, вопрос о возможности наличия провентрикулуса у *Prioninae* остается для нас неясным.

Неточное описание кишечного тракта *Prionus laticollis* Druy. приводит Бенхэм (Benham, 1970). В его статье утверждается, что мальпигиевы со-



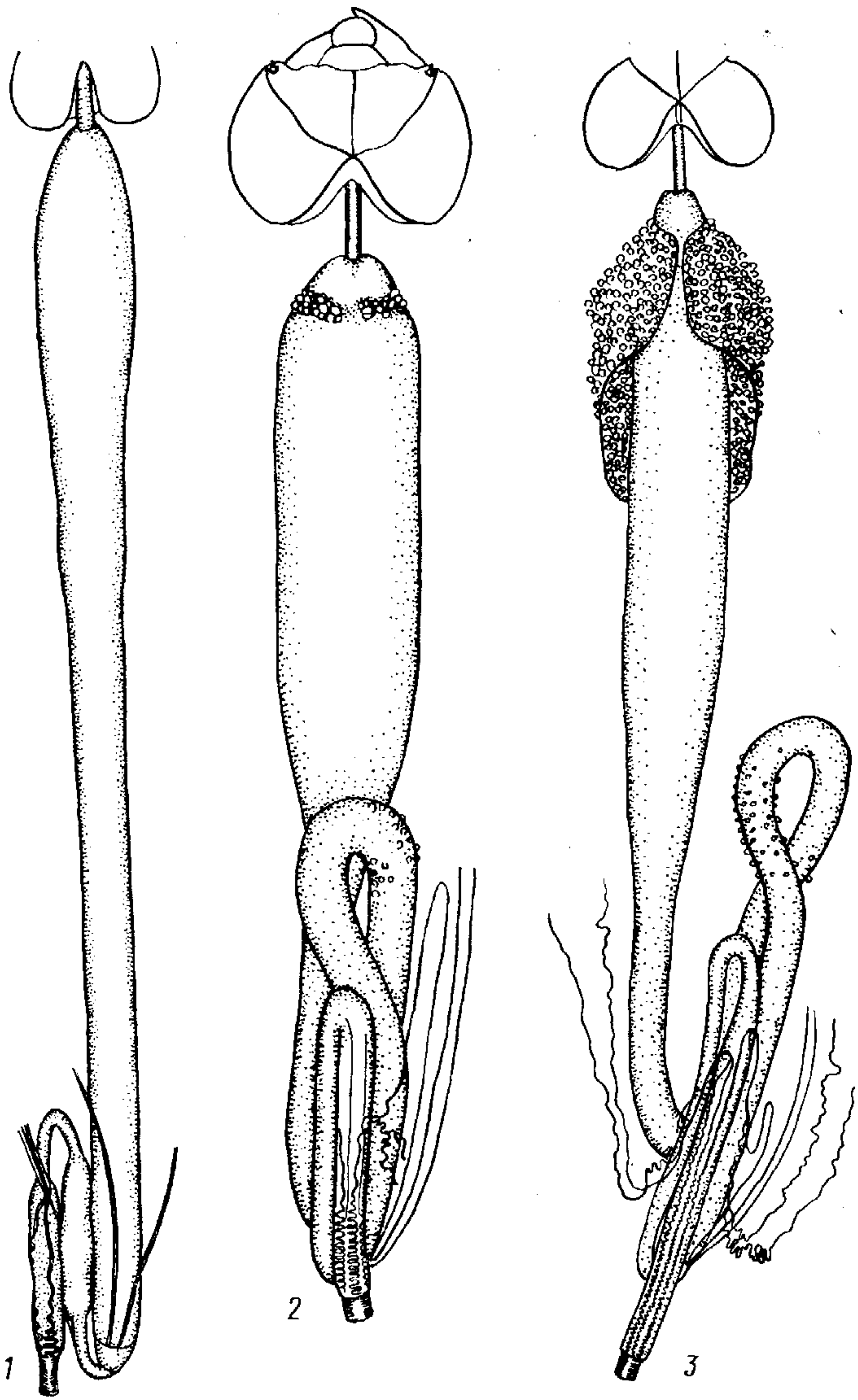


Рис. 2. Пищеварительный канал личинок Disteniinae и Lepturinae  
 1 — *Distenia gracilis* Bat.; 2 — *Leptura dubia* Scop.; 3 — *Necydalis major* L.

суды вливаются в кишечник в районе его первого изгиба, т. е. в конце первого отдела средней кишки, а криптонефрия показана не на прямой, а на тонкой кишке, т. е. на первом отделе задней кишки, что, очевидно, является ошибочным.

#### СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОГО ТРАКТА У ЛИЧИНОК ПОДСЕМЕЙСТВА LEPTURINAE

Кишечный тракт *Lepturinae* (рис. 2, 1—2) значительно короче, чем у представителей двух вышеописанных подсемейств. Он примерно в 2 раза длиннее тела. Но общий план строения остается тем же самым.

Для личинок *Lepturinae* также характерно отсутствие какой бы то ни было дифференциации пищевода, т. е. зоб и проventрикулос отсутствуют.

Из характерных особенностей Lepturinae надо прежде всего отметить наличие мицетомов в передней части средней кишки. Степень их развития неодинакова в разных группах. У таких родов, как *Evodinus* J. Lec. и *Stepocorus* F., мы вообще не обнаружили мицетомов на средней кишке. У *Leptura dubia*, у видов рода *Rhagium* F. мицетомы представлены в виде маленьких округлых крипт, лежащих по периметру переднего конца средней кишки. У *Rhamnusium* Latr., *Strangalia nigripes*, *Asmaeops* J. Lec. мицетомы, окружающие передний конец средней кишки, представлены крупными скоплениями гранул, причем каждое скопление в центре имеет связь с кишкой. Наконец, у *Xylosteus* Friv., *Leptorrhadium* Kr., *Toxotus* Zett. такие скопления гранул сильно увеличиваются в размерах и теряют связь с кишечником, свободно располагаясь в полости тела вокруг средней кишки. Исключительного размера мицетомы достигают у *Necydalis* L. (рис. 2, 2), образуя длинный чехол, покрывающий всю переднюю часть средней кишки. Здесь мицетомы также не связаны с кишечником. В средней части второго отдела средней кишки, т. е. в районе второго изгиба кишечника, имеются мелкие немногочисленные крипты.

Разделение мальпигиевых сосудов на две серии у Lepturinae также четко выражено. Сосуды первой серии также имеют примерно одинаковую длину, поворачивая назад у самого основания головы. Сосуды второй серии очень коротки и при образовании единого ствола присоединяются к нему последними. Криптонефрия у Lepturinae развита также очень слабо, хотя несколько сильнее, чем у Prioninae. Витки криптонефрических мальпигиевых сосудов остаются редкими и немногочисленными. Несколько более сильно криптонефрия развита у *Necydalis* L.

#### СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОГО ТРАКТА У ЛИЧИНОК ПОДСЕМЕЙСТВА DISTENIINAE

Совершенно иное строение кишечного тракта имеют Disteniinae (рис. 2, 3). В отличие от всех остальных дровосеков, у них прямая средняя кишка и вследствие этого кишечник необычно короткий. Он почти не превышает длину тела. Зоб и провентрикулюс отсутствуют. Мицетомов на передней части средней кишки нет. Средняя кишка разделяется на 2 отдела примерно одинаковой длины. Крипт на средней кишке нет. 6 мальпигиевых сосудов вливаются в пилорический отдел кишечника двумя группами, по 3 сосуда в каждой. Все сосуды имеют одинаковую толщину. Внутренние и средние сосуды каждой тройки достигают заднего края 4-го, а внешние — 5-го сегмента брюшка. При образовании единого ствола перед прямой кишкой 3 сосуда сливаются в одной точке. Задняя кишка имеет ту же форму, что и у остальных дровосеков. Она коротка по сравнению с длиной тела, но по отношению к длине кишечника имеет обычные для семейства размеры (таблица). Криптонефрия развита очень слабо.

#### СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОГО ТРАКТА ЛИЧИНОК ПОДСЕМЕЙСТВА ASEMINAE

Кишечник Aeminae (рис. 3, 1—2) устроен по тому же плану, что был подробно описан для *Parandra caspia*. Его относительная длина значительно меньше, чем у Prioninae и даже Lepturinae, не превышает длину тела более чем в 2 раза (таблица). Зоб и провентрикулюс отсутствуют.

Передняя часть средней кишки всегда имеет мицетомы, очень напоминающие аналогичные органы у Lepturinae. У Aemini они представлены двумя рядами мелких округлых крипт, расположенных по периметру кишечной трубки. У *Saphanini* имеется только один ряд таких крипт.

Очень характерно для Aeminae сильное развитие крипт в средней части второго отдела средней кишки. Они имеют форму вытянутых сосочков.



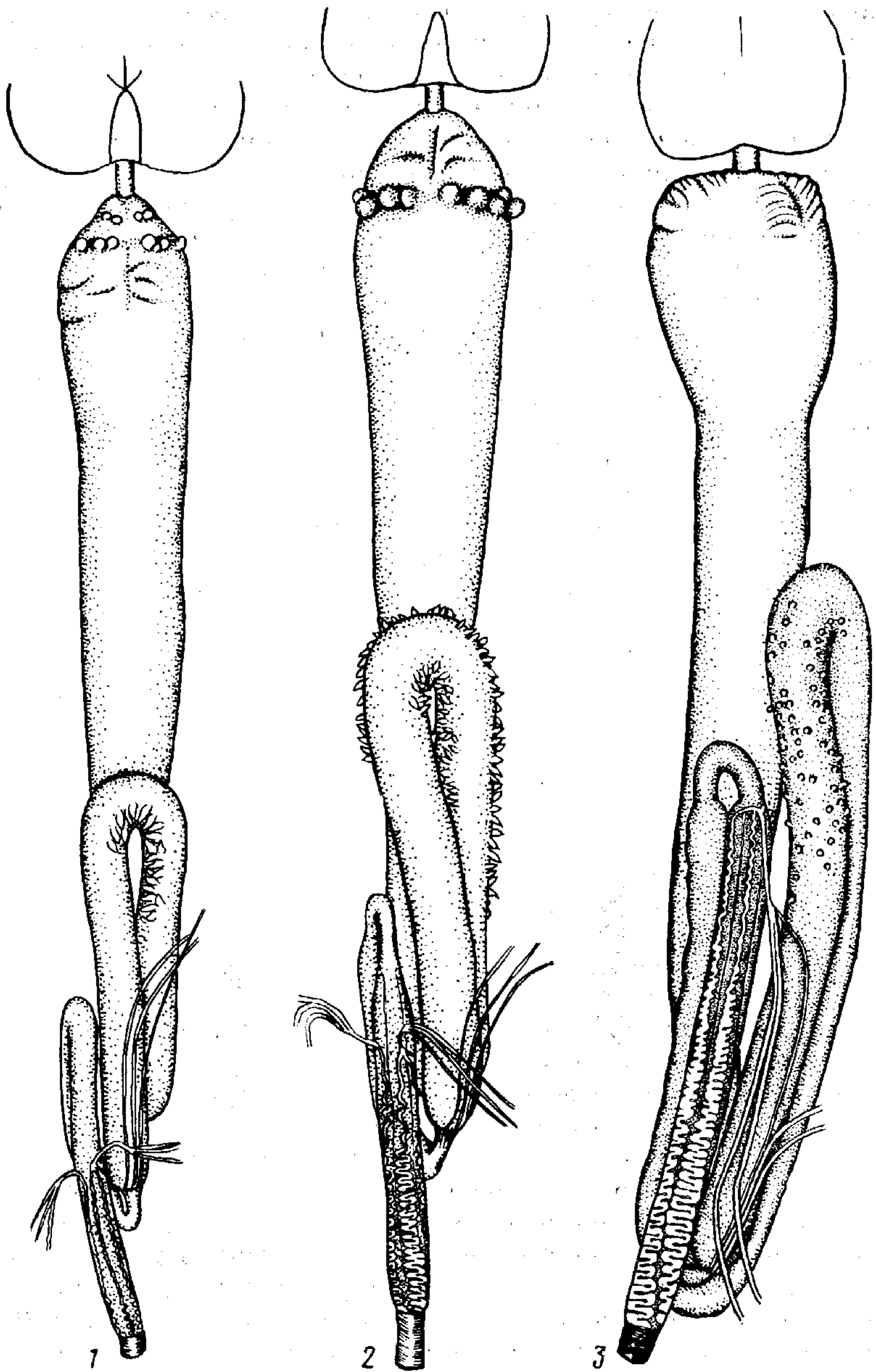


Рис. 3. Пищеварительный канал личинок Aseminae и Cerambycinae  
 1 — *Criocerhalus rusticus* L.; 2 — *Drymochares starki* Ganglb.; 3 — *Hylotrupes bajulus* L.

6 мальпигиевых сосудов сгруппированы по три при слиянии с пилорическим отделом кишечника. Разделение мальпигиевых сосудов на две серии не наблюдается. Они имеют одинаковую толщину, а разница по длине незначительна. Наиболее длинными являются средние сосуды каждой тройки. Они доходят до мицетомов на средней кишке и поворачивают назад. Сосуды, лежащие на внутренней стороне каждой тройки (именно они представляют собой вторую, короткую серию сосудов у других групп), имеют обычно среднюю длину. Третья короткая пара мальпигиевых сосудов оплетает крипты середины второго отдела средней кишки и затем поворачивает назад. При отсутствии диморфизма сосудов здесь отсутству-

ет очередность их слияний при образовании единого ствола. Все три сосуда сливаются в одной точке.

Форма криптонефрических участков мальпигиевых сосудов *Aseminae* имеет своеобразный характер. У них, за исключением рода *Drymochares* Muls., сосуды образуют на прямой кишке частые, многочисленные изгибы, но с очень маленькой амплитудой; при небольшом увеличении создается впечатление прямой и очень толстой линии. Только перед самым сфинктером сосуды начинают изгибаться реже и с большим размахом. У *Drymochares* криптонефрия имеет обычную для дровосеков форму, т. е. изгибы сосудов имеют большую амплитуду, но сжаты значительно сильнее, чем у *Lepturinae*. Контакт общего ствола мальпигиевых сосудов с прямой кишкой происходит примерно на середине ее длины.

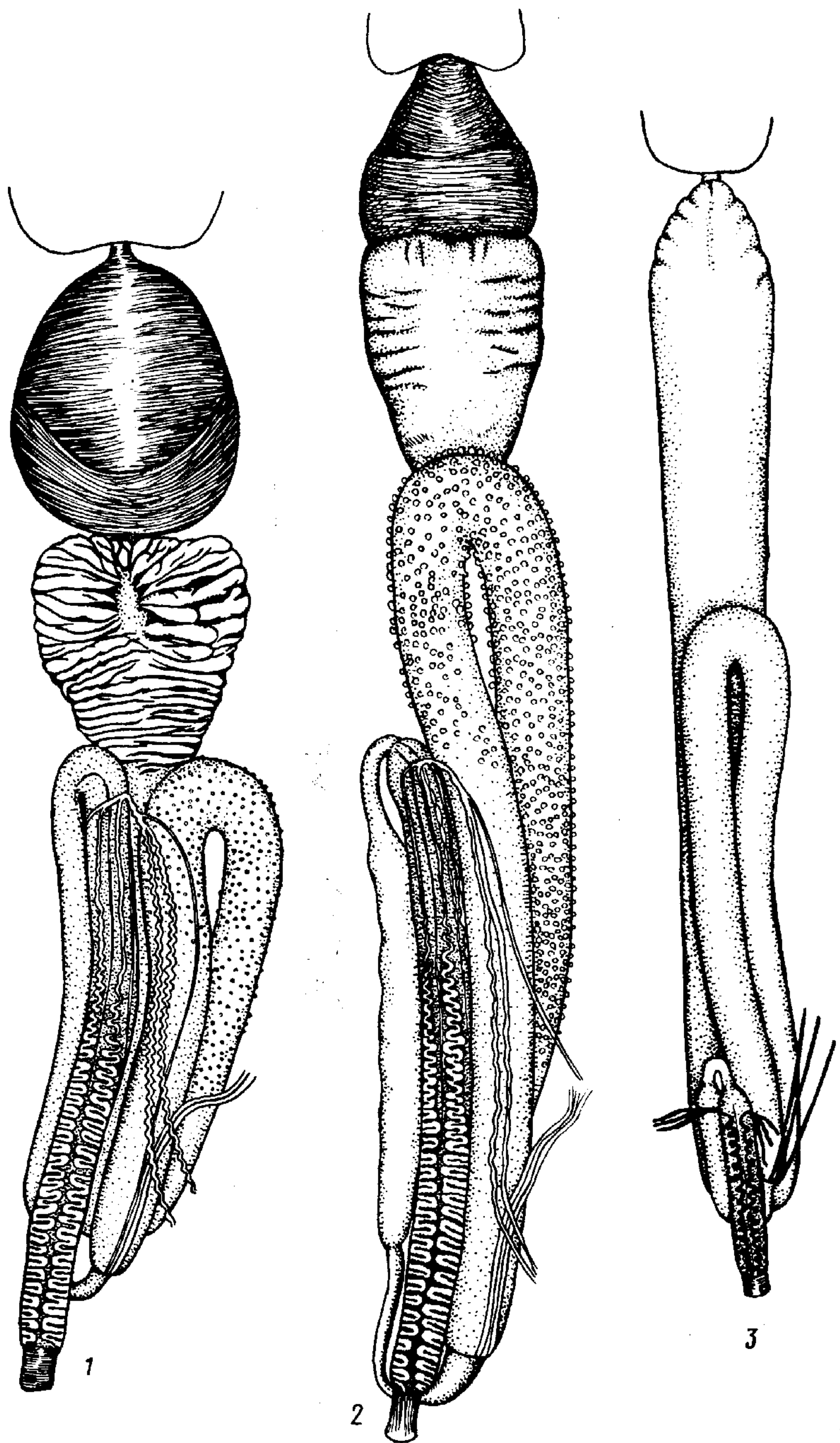
### СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОГО ТРАКТА ЛИЧИНОК ПОДСЕМЕЙСТВА CERAMBYCINAE

Кишечный тракт *Cerambycinae* (рис. 3, 3; 4, 1—2) устроен по тому же плану, что и у *Prioninae*. По длине он также приближается к длине кишечника представителей этого подсемейства, часто превышая длину тела личинки почти в три раза (таблица).

В отличие от всех исследованных нами личинок дровосеков подсемейство *Cerambycinae* имеет группу родов, обладающих развитым зобом и слабодифференцированным проventрикулюсом. Этот орган обнаружен нами только у двух видов: *Stromatium barbatum* и *Hesperophanes sericeus*, но, несомненно, должен присутствовать и еще у некоторых близких к ним групп. Роды *Stromatium* Serv. и *Hesperophanes* Muls. отнесены Н. Н. Плавильщиковым (1940) к трибе *Hesperophanini*. Третий и последний представитель этой трибы в фауне СССР — род *Trichoferus* Woll., но его личинки лишены зоба и проventрикулюса. Строение этих органов у *Stromatium* и у *Hesperophanes* в общем сходно и, как было указано выше, внешне совершенно соответствует рисунку, приведенному без описания Мансуром и Мансур-Беком (1934) для *Macrotoma palmata*. Зоб представляет собой сильное расширение заднего отдела пищевода. Его стенки снабжены сильными кольцевыми мышцами, а выходное отверстие — сфинктером. Задняя половина зоба имеет гораздо более мощную мускулатуру и представляет собой слабо дифференцированный проventрикулюс. У *H. sericeus* полость проventрикулюса отделена от полости зоба двумя поперечными складками эпителия — одной дорсальной и одной вентральной. Внутренняя поверхность проventрикулюса здесь имеет многочисленные (около 20) неглубокие продольные складки, однако никаких зубцов или пучков щетинок нет. Интима проventрикулюса несет поперечные ряды микроскопических шипиков. У *S. barbatum* нет складок, разделяющих полость зоба и проventрикулюса. Многочисленные продольные складки также отсутствуют, имеется только одна глубокая продольная складка на дорсальной стенке проventрикулюса. Микроскопические шипики здесь гораздо гуще и крупнее. Они заходят в полость зоба, хотя и располагаются там значительно реже. Выходное отверстие проventрикулюса у обоих видов имеет многочисленные внутренние складки. Интересно отметить, что содержимое проventрикулюса представлено довольно крупными частицами древесины, в то время как средняя кишка сразу за кардиальным клапаном наполнена мельчайшей кашицеобразной массой.

У остальных представителей этого подсемейства передняя кишка имеет то же недифференцированное строение, что и у других дровосеков. В руководстве Б. Н. Шванвича (1949) имеется указание на наличие проventрикулюса у личинок рода *Cerambyx* L., но указание на источник этих сведений отсутствует. Нами у личинок этого рода проventрикулюс не обнаружен.





**Рис. 4.** Пищеварительный канал личинок Cerambycinae и Lamiinae  
 1 — *Stromatium barbatus* F.; 2 — *Hesperophanes sericeus* F.; 3 — *Saperda scalaris* L.

Передняя часть средней кишки Cerambycinae имеет обычно довольно сильно развитые морщины (особенно у Cerambyx). У личинок рода *Chlorophorus* Chevг. здесь имеются 4 симметрично расположенных выступа, в которые заходит полость кишки. Чрезвычайное развитие морщинистости на переднем конце средней кишки наблюдается у *Stromatium barbatus*. Мицетомы на передней части средней кишки ни у одного из исследованных видов этого подсемейства обнаружены не были. Однако в литературе имеются сведения о наличии симбиоза с грибами в трибах *Trichomisini*, *Til-*



lomorphini и у одного представителя Cerambycini (Dialeges pauper Pasc.) (Schomann, 1937). В средней части второго отдела средней кишки располагаются более или менее многочисленные крипты. В этом отношении резко выделяются личинки, снабженные провентрикулюсом. У них крипты покрывают очень большой участок средней кишки, чрезвычайно густы и многочисленны.

Мальпигиевы сосуды впадают в пилорический отдел кишечника двумя группами, по три сосуда в каждой. Они четко разделяются на две серии: 4 сосуда первой серии толстые и длинные, они достигают переднего конца средней кишки; 2 сосуда второй серии тонкие и короткие, более или менее сразу от пилорического отдела они идут к прямой кишке. Сосуды второй серии лежат с внутренней стороны каждой тройки, ближе к прямой кишке. Правый сосуд второй серии может лежать как над средней кишкой, так и под ней. Разные положения наблюдаются даже в пределах одного вида. При образовании единого ствола мальпигиевы сосуды сливаются последовательно. Сначала сливаются два сосуда первой серии, потом к ним присоединяется сосуд второй серии.

Появившиеся в литературе описания отклонений от этой схемы не заслуживают доверия. Дюфур (Dufour, 1843) утверждал, что у Cerambyx каждая тройка мальпигиевых сосудов вливается в пилорический отдел в одной точке. Мы не обнаружили у Cerambyx такой ситуации. В каждой тройке сосуды тесно сближены, однако входят в кишечник самостоятельно. У *Xystocera globosa* были описаны только 4 мальпигиевых сосуда (Mansour, Mansour-Bek, 1934), что является очевидным недоразумением.

Криптонефрия у Cerambycinae развита очень сильно. Единые стволы мальпигиевых сосудов подходят к самому началу прямой кишки. Изгибы сосудов на прямой кишке очень многочисленны и плотно уложены, формируя сплошной чехол, по меньшей мере, в задней половине прямой кишки. Сама задняя кишка имеет обычные для семейства размеры.

#### СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОГО ТРАКТА ЛИЧИНОК ДРОВОСЕКОВ ПОДСЕМЕЙСТВА LAMIINAE

Кишечник личинок Laminae (рис. 4, 3) устроен в общем по тому же плану, что и у Prioninae. Он сравнительно короток, превышая длину тела личинки примерно в 2 раза (таблица).

Передняя кишка не образует ни зоба, ни провентрикулюса.

Мицетомы на передней части средней кишки отсутствуют. Крипт на средней кишке также нет.

Мальпигиевы сосуды вливаются в пилорический отдел кишечника двумя группами, по 3 сосуда в каждой. Иногда сосуды каждой группы могут быть широко раздвинуты (*Mesosa*). Сосуды не разделяются на две серии. Они имеют одинаковую толщину и почти равны по длине. Наиболее длинными являются средние сосуды в каждой тройке. Наиболее короткой обычно является внутренняя пара сосудов, но все сосуды заходят далеко вперед перед петлей второго отдела средней кишки. При образовании единого ствола все три сосуда сливаются в одной точке. Ствол подходит к прямой кишке примерно на середине ее длины.

Очень характерна для Laminae чрезвычайно короткая задняя кишка. Можно предположить, что несмотря на довольно плотные витки криптонефрических мальпигиевых сосудов, эффективность криптонефрического аппарата, по-видимому, довольно слабая.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, заключая вышеприведенные описания, можно сделать следующие выводы. В целом для личинок дровосеков характерен длинный пищеварительный тракт, четырехкратно изогнутый в полости тела. Разделение кишечника на отделы и относительное расположение изгибов строго постоянны, за исключением *Disteniinae*, имеющих прямую среднюю кишку, что лишний раз подтверждает мнение многих авторов о необходимости выделения этой своеобразной группы в отдельное семейство. Наибольшая длина кишечника свойственна подсемействам *Parandrinae*, *Prioninae*, *Cerambycinae*, что, возможно, находится в связи с малой питательностью пищевого субстрата личинок этих групп. *Parandrinae* и *Prioninae* питаются гнилой древесиной на последних стадиях ее разложения, тогда как для *Cerambycinae* характерно питание очень сухой, мертвой древесиной, главным образом лиственных пород. Наоборот, *Aseminae* и особенно *Lamiinae* обладают сравнительно коротким кишечником. Личинки этих групп живут обычно в сравнительно свежей, влажной древесине, а последние часто и в живых тканях различных растений. Очень короткий кишечник *Disteniinae*, питающихся разложившейся древесиной, нельзя сравнивать с остальными дровосеками, так как близкородственные связи этой группы с *Cerambycidae* остаются сомнительными.

Для личинок дровосеков характерна простая передняя кишка, без зоба и провентрикулюса. Исключение составляют некоторые роды *Cerambycinae* (*Stromatium*, *Hesperophanes*), имеющие объемистый зоб и слабо дифференцированный провентрикулюс. Окончательное решение вопроса о наличии провентрикулюса у некоторых *Prioninae* нуждается в дополнительных исследованиях. Развитый зоб и слабо дифференцированный провентрикулюс описаны для имаго *Tetraopes tetraophthalmus* Forst. из подсемейства *Lamiinae* (Judd, 1949). Однако это не дает основания делать такое же заключение о личинке, так как известно, что даже при хорошо развитом провентрикулюсе имаго личинка может не иметь почти никаких следов этого органа (Beal, 1927; Nusslin, 1911). Вообще у имаго дровосеков, как и у листоедов, провентрикулюс обычно отсутствует. Может быть развит только тонкостенный растяжимый зоб (Thiel, 1936; Bugnion, 1933; Valfour-Brown, 1944; Fortin, 1949). Наоборот, для имаго короедов и слоников характерен сильно развитый провентрикулюс, имеющий ряд глубоко дифференцированных структур, делающих возможным составление по ним определительных ключей.

Средняя кишка у всех личинок дровосеков отчетливо делится на два отдела. Первый отдел имеет больший диаметр, более толстые стенки и никогда не несет крипт (не считая мицетомы). Границы этого отдела находятся в районе первого изгиба кишечника. Второй отдел значительно длиннее первого, тонкостенный, меньшего диаметра, и у представителей *Lepturinae*, *Aseminae* и *Cerambycinae* имеет более или менее многочисленные крипты. Передняя часть средней кишки *Lepturinae* и *Aseminae* окружена мицетомами, содержащими симбиотические дрожжи, которые обеспечивают организм личинки витаминами группы В (Buchner, 1928; Koch, 1960). Такие симбионты встречаются не только у дровосеков, они имеются и у личинок слоников, точильщиков, златок.

Мальпигиевы сосуды издавна привлекали внимание исследователей. Уже Дюфуром они были изучены у *Prionus*, *Ergates*, *Rhagium*, *Leptura*, *Spondylus*, *Hylotrupes*, *Cerambyx*, *Agomia*, *Rhopalopus*, *Plagionotus*, *Lamia*, *Acanthocinus*, *Saperda*, (Dufour, 1843). Все дровосеки имеют 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов, вливающих в пилорический отдел кишечника самостоятельно, обычно двумя группами по 3 сосуда. У *Prioninae*, *Lepturinae*, *Cerambycinae* сосуды разделяются на две серии: 4 длинных и толстых и 2 коротких и тонких сосуда. У *Aseminae* и *Lamiinae* такая разница в строении сосудов не выражена. При образовании



единого ствола диморфные сосуды сливаются последовательно, мономорфные — в одной точке. На прямой кишке каждый сосуд снова распадается на три. Наиболее сильно криптонефрия развита у *Cerambycinae*, что, возможно, связано с большой сухостью среды их обитания и необходимостью экономить влагу.

Интересно, что, несмотря на такое единство строения мальпигиевой системы, ближайшие родственники дровосеков — листоеды, а также слоники обнаруживают значительное разнообразие формы и даже количества мальпигиевых сосудов (Stammer, 1934). Возможно, это связано с большим разнообразием экологических ниш, занимаемых личинками этих семейств.

## ЛИТЕРАТУРА

- Плавильщиков Н. Н. 1940. Жуки-дровосеки, ч. 2. — В кн. «Фауна СССР. Жесткокрылые», 22. М.—Л.
- Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. «Советская наука». М.—Л.
- Balfour-Brown F. 1944. The proventriculus of the Coleoptera (Adephaga) and other insects — a study in evolution.— J. Roy. mikrosk. Soc., 64: 68—117.
- Beal J. A. 1927. The development of the proventriculus of *Pityogenes hopkinsi* Swaine.— Ann. Entomol. Soc. America, 20, 4: 522—539.
- Benham G. S. 1970. Gross morphology and transformation of the digestive tract of *Prionus laticollis* (Coleoptera: Cerambycidae).— Ann. Entomol. Soc. America, 63, 5: 1413—1419.
- Buchner P. 1928. Ho!znahrung und Symbiose. Berlin.
- Bugnion E. 1—33. La *Leptura cordigera* biologie, anatomie, physiologie.— Mem. Soc. Vaudoise sci. natur., 4, 6: 329—359.
- Dajoz R. 1970. Quelques caractères morphologique et anatomique de la larve d'*Ergates faber* L. (Coleoptera, Cerambycidae).— Ann. Soc. Entomol. France, 6 (2): 417—423.
- Duffy E. A. J. 1957. A monograph of the immature stages of African timber beetles (Cerambycidae). London.
- Dufour L. 1823—1825. Recherches anatomique sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères.— Ann. sci. natur., 1, 2: 462—482, 1, 3: 215—242, 1, 4: 476—491.
- Dufour L. 1843. Mémoire sur les vaisseaux biliaires ou le foie des insects.— Ann. sci. natur., 2, 19: 145—182.
- Eaton C. B. 1942. The anatomy and histology of the preventriculus of *Ips radiatae* Hopkins.— Ann. Entomol. Soc. America, 35 (1): 41—49.
- Escherich K. 1929. *Tetropium gabricli* Weise und *Tetropium fuscum* F. Ein Beitrag zu ihrer Lebensgeschichte und Lebensgemeinschaft.— Z. angew. Entomol., 15, 1: 232—334.
- Fortin B. 1949. Etude histologique du tube digestif de la larve d'*Hylurgopinus rufipes* Eich. (Scolytides, Coléoptères).— Naturalist. Canad., 76: 142—180.
- Judd W. W. 1949. The proventriculus region of *Tetraopes tetraophthalmus* Forst. (Coleoptera, Cerambycidae).— Canad. J. Res., 27, 4: 195—199.
- Koch A. 1960. Intracellular symbiosis in insects.— Annual Rev. Microbiol., 14: 121—140.
- Kontkanen P. 1932. On the larval digestive tract of *Acanthocinus aedilis* L. (Coleoptera, Cerambycidae).— Ann. Bot. Soc. Zool.— Bot. Fenn. «Vanamo», 12, 4: 91—98.
- Mansour K., Mansour-Bek J. J. 1934. On the digestion of wood by insects.— Brit. J. Exper. Biol., 11: 243—256.
- Nusslin O. 1911. Phylogenie und System der Borkenkäfer.— Z. wiss. Insektenbiol., 7: 1—9—112, 145—156, 248—255.
- Plateau F. 1874. Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes.— Mem. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci., 41: 1—124.
- Potts S. F. 1927. The alimentary canal of the Mexican been beetle.— Ohio J. Sci., 27: 127—137.
- Schomann H. 1937. Die Symbiose der Borkenkäfer.— Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 32: 542—612.
- Stammer H. J. 1934. Bau und Bedeutung der Malpighischen Gefäße der Coleopteren.— Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 29: 197—217.
- Thiel H. 1936. Vergleichende Untersuchungen zu den Vormägen von Käfern.— Z. wiss. Zool., 147: 395—432.
- Woods W. S. 1916. The malpighian vessels of *Haltica bimarginata* Say. (Coleoptera).— Ann. Entomol. Soc. America, 9: 391—406.