

З. С. Кауфман

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ
И СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА
LITHOBIUS FORFICATUS L. (CHILOPODA)

[Z. S. KAUFMAN. POSTEMBRYONAL DEVELOPMENT AND STRUCTURE OF THE ALIMENTARY TRACT IN *LITHOBIUS FORFICATUS* L. (CHILOPODA)]

Первые описания пищеварительного тракта литобиид имеются у Тревирануса (Treviranus, 1817). Позже кишечник литобиид был описан с разной степенью полноты и точности рядом исследователей (Dufour, 1824; Plateau, 1876; Sograff, 1879; Зограф, 1880; Gibson-Carmichael, 1883—1885; Vogt und Jung, 1889—1894; Léger et Duboscq, 1902); однако эти исследования устарели, имеют фрагментарный характер и не всегда достаточно убедительны.

Объектом данной работы была многоножка *Lithobius forficatus* L. Взрослые многоножки добывались в Ботаническом саду Ленинградского университета. Личинки выводились в лабораторных условиях. Условия содержания и размножения литобиид в неволе, а также и техника исследования нами описываются в других работах (Кауфман, 1960, и др.). Следует лишь дополнить, что перед фиксацией кишечника взрослых многоножек в полость тела инъецировалась фиксирующая жидкость, которая уплотняет ткани и облегчает препаровку.

Первая стадия постэмбрионального периода развития литобиуса — фозтус — имеет еще неразвитую пищеварительную систему, несущую черты явно эмбрионального характера. Передняя кишка (или стомодеум) фозтуса начинается ротовой полостью и проходит до сегмента второй пары ходильных ног; она имеет вид тонкой, слегка расширенной на заднем конце трубки. Стомодеум одет в тонкую мышечную оболочку, состоящую из внутренних продольных и наружных кольцевых волокон. Эпителий стомодеума составляют мелкие призматические клетки с пузыревидным ядром в апикальной части. Границы клеток не ясны. В результате разной высоты клеток образуются четыре валика, идущие вдоль кишечника. Свободная поверхность эпителия покрыта тонкой хитиновой выстилкой. Стомодеум кончается уже образовавшимся кардиальным клапаном. Как передняя, так и задняя кишка на этой стадии уже открыты в среднюю кишку. На последующих стадиях развития передняя кишка не претерпевает существенных изменений.

Задняя кишка (проктодеум) фозтуса имеет сходное с передней гистологическое строение. Исключение составляет расположение мышечных слоев. Продольные волокна проходят поверх кольцевых. В сегменте седьмой пары ног задняя кишка соприкасается со средней. В этом же сегменте проктодеум образует петлю, которая сохраняется в течение почти всего периода анаморфного развития и является, очевидно, приспособлением к анаморфному типу развития. Эпителиальную стенку проктодеума образуют высокие (около 11 μ) цилиндрические клетки, с крупными (9 μ в диаметре)

ядрами. Как и в стомодеуме, стенки задней кишки фозтуса образуют четыре продольные складки, которые в районе ануса сглаживаются. Диаметр проктодеума составляет около 33 μ . В последних четырех стадиях постэмбрионального периода развития, проходящих по типу эпиморфоза, задняя кишка вытягивается в длину, лишаясь петли. Кроме увеличения в размере и в числе продольных складок (5—6), существенных гистологических изменений в проктодеуме также не наблюдается.

Средняя кишка вышедшей из яйцевой оболочки личинки имеет еще явно выраженный эмбриональный характер. Настоящего кишечного эпителия еще нет. Стенка кишечника представляет собой тонкий слой однородной и плохо красящейся плазмы, в которой неравномерно разбросаны редкие, но крупные ядра (около 3 μ в диаметре). От периферического синцития отходят плазматические тяжи, петли которых густо заполнены желтком

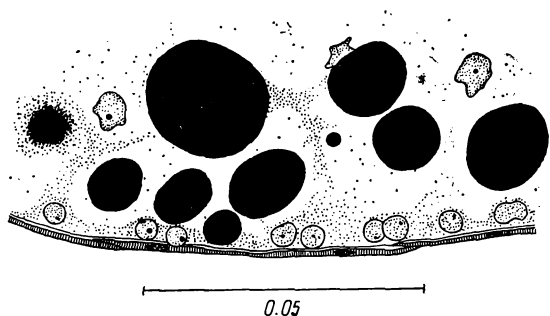


Рис. 1. Участок средней кишки на стадии фозтуса.

(рис. 1). В желтке часто встречаются отдельные клетки, выполняющие функции вителлофагов. Они имеют вытянутую, округлую или амeboидную форму. Хотя на этой стадии мезентерон представляет собой по существу синцитий, но на его концах, т. е. в местах, граничащих с передней и задней кишкой, имеются еще слабо дифференцированные, но вполне отчетливые бокаловидные клетки. Они особенно ясны в районе проктодеума.

В стомодеальном и проктодеальном районах образуются весьма активные (особенно в последнем) очаги клеточной пролиферации, поставляющие часть клеточного материала будущей эпителиальной стенке кишечника. Но главная часть клеточной массы образуется из периферического синцития. При этом синцитиальные ядра начинают размножаться. Вокруг некоторых ядер обособляется участок плазмы. Эти обособившиеся участки имеют еще неправильную форму, с отростками, иногда соединяющимися с тяжами плазмы (рис. 2).

Одновременно с этим начинают растворяться и желточные шары. При этом в одних случаях идет дробление крупных шаров на мелкие, в других — желточные шары принимают губчатую структуру и распадаются, а иногда шары производят впечатление растворяющихся с краев.

Шары окрашиваются по Маллори в ярко-красный цвет, а вещество, полученное при их растворении, — в сине-голубой; края растворяющихся шаров имеют переходные цвета. Это указывает, возможно, на то, что растворение является ферментативным процессом. Желточные шары могут быть заключены и в плазму клеток, отделившихся от синцития. Постепенно идет увеличение количества клеток, обособившихся из синцития. Эти клетки окружаются и теряют отростки.

Следует заметить, что синцитий распадается на клетки не на всем протяжении, а в отдельных очагах, так что рядом с группой клеток может еще находиться обширный участок синцития. К концу стадии фозтуса или в следующей стадии происходит резорбция всего желтка. К этому же времени по всему мезентерону образуется клеточная стенка. Молодые клетки, кроме клеток, лежащих в районе проктодеума, начинают интенсивно абсорбировать вещество распавшихся желточных шаров. При этом плазма каждой клетки плотно загружается вакуолями этого вещества, которое посте-

пенно утилизируется клеткой. Появляется полость кишечника. Молодые клетки эпителия широки, невысоки, несколько сужены с полюсов; их свободные края округлены. Плазма этих клеток гомогенная, с неясной ячеистой структурой. Ядро расположено базально.

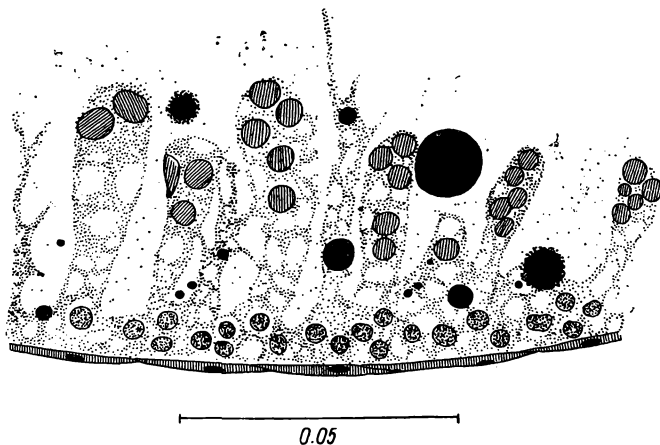


Рис. 2. Образование клеток средней кишки.

На этой стадии личинка переходит к активному питанию. При дальнейшем развитии значительно увеличивается число эпителиальных клеток, они становятся узкими и длинными. Полной смены кишечного эпителия не наблюдалось.

Передняя кишка, или пищевод, взрослого животного тянется до сегмента 2—3-й пары ног. Вначале пищевод имеет небольшой диаметр, который затем резко увеличивается (примерно до 200 μ). Эпителиальные клетки пищевода не имеют ясных границ. Ядра лежат в центре или в апикальной половине. Кутикулярная выстилка пищевода относительно толста и образует различные неровности, которые, по-видимому, служат для размельчения пищи. По направлению к кардиальному клапану эти неровности увеличиваются и переходят в 5—6 продольных складок разной высоты (рис. 3). В эти складки втягивается и эпителий. Перед кардиальным клапаном на кутикуле образуются небольшие, но острые хитиновые шипики, острием направленные к клапану. Эти шипики препятствуют обратному току пищи. Складки пищевода, несколько вдающиеся в просвет средней кишки, образуют небольшой кардиальный клапан. Расположение мышечных слоев такое же, как и у личинок [обратное расположение мышечных

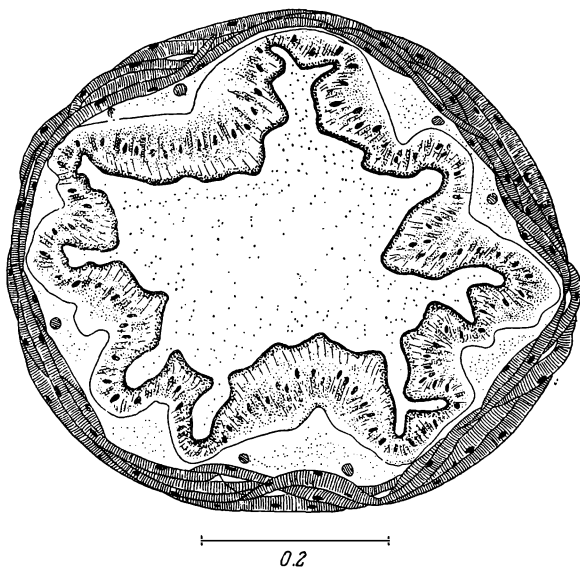


Рис. 3. Поперечный срез через середину передней кишки взрослого животного.

слоев имеется из насекомых у *Ephemeridae* (Grandi, 1950), а из многоножек — у симфил (Tiegs, 1945) и у пауропод (Tiegs, 1947)]. Мышечная оболочка концевых областей пищевода отличается сильными сфинктерами. Пища, запертая сфинктерами в пищеводе, может размалываться благодаря мышечным сокращениям стенки пищевода (это можно наблюдать на вскрытых слабо наркотизированных животных). В районе кардиального клапана, как у геофиллюса (Кауфман, 1960) и у сколопендр (Balbiani, 1890), внутренние продольные мышечные тяжи проходят между кольцевыми волокнами и идут наружным слоем по средней и задней кишке.

Средняя кишка взрослого животного тянется до сегмента 11-й пары ног. Диаметр ее около 0.5 мм. Вдоль наружной стенки средней кишки проходит 35—40 продольных мышечных пучков, причем каждый пучок состоит, в большинстве случаев, из двух мышечных фибрилл. Под продольными мышцами лежит слой кольцевых. Такое расположение мышц средней кишки свойственно почти всем насекомым [кроме личинок комаров, средняя кишка которых вовсе не имеет мускулатуры (Брук, 1930)]; у пауропод мышечный слой этого участка имеет синцитиальное строение (Tiegs, 1947).

Изнутри средняя кишка литобиуса выстлана пищеварительным эпителием. Как и у *Peripatopsis* (Manton a. Heatley, 1937), геофилид (Кауфман, 1960), и сколопендр (Balbiani, 1890), эпителий кишечника литобиуса

разделен неглубокими пересекающимися бороздами на небольшие группы клеток, которые, однако, выражены менее отчетливо, чем у перипатопсиса и геофиллюса. На дне борозд, отделяющих друг от друга клеточные пучки, происходит усиленное размножение ядер, и, таким образом, эти борозды могут быть сравнены с регенерационными криптами насекомых. По краям клеточных пучков расположены более молодые клетки. Следует заметить, что в центральной части базальной половины клеточного пучка неоднократно встречались митозы; таким образом, и здесь происходит новообразование клеток. Эпителий средней кишки по своему клеточному составу имеет диморфный характер: он состоит из цилиндрических и бокаловидных клеток (рис. 4).

Такой диморфизм присущ и средней кишке перипатопсиса (Manton a. Heatley, 1937), геофиллюса (Кауфман, 1960), *Cryptops* (Balbiani, 1890), веснянок, поденок, гусениц бабочек (Шванвич, 1949) и коллемболы *Tetradontophora* (Juga, 1958), однако у коллемболы *Tomocerus* и *Linella* эпителий гомоморфный (Boelitz, 1933).

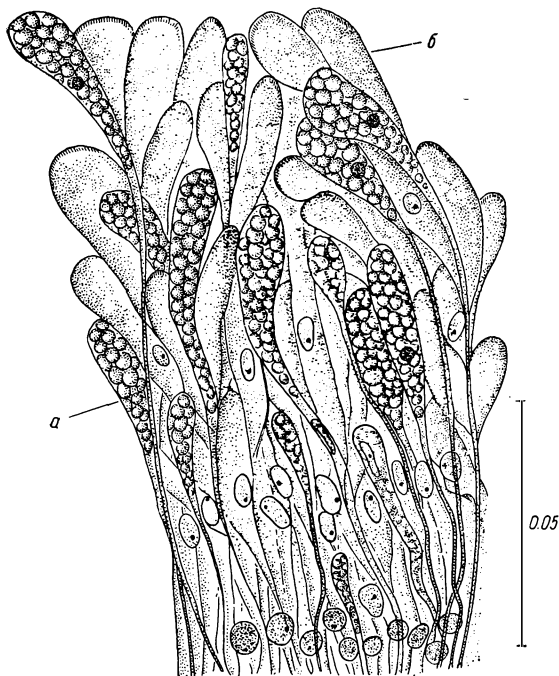


Рис. 4. Эпителий заднего конца средней кишки взрослого животного.

a — бокаловидная клетка; *b* — цилиндрическая клетка.

Цилиндрические клетки представляют собой тонкие и длинные колонки, суженные книзу. Апикальные концы клеток имеют более густую плазму и несут нежную исчерченность (рабдорий), которая, впрочем, не всегда видна. В нижней половине клетки имеется пузыревидное или овальное ядро с 1—2 ядрышками. Ядра крипт и более молодых клеток округлы, содержат больше хроматиновых зерен и темнее окрашиваются. Строение цилиндрических клеток зависит от их физиологического состояния. Так, во время покоя плазма клеток имеет однородную и ячеистую структуру. Ядро находится в нижней части клетки. Апикальный край клетки резко очерчен. Плазма содержит много хорошо окрашиваемых вакуолей, размер и количество которых могут варьировать. При этом вакуоли появляются сразу; процесса роста или слияния нескольких вакуолей в одну не наблюдалось. В нижней половине клетки вакуолей меньше, чем в апикальной. Прорвав свободный край клетки, вакуоль выливает свое содержимое в просвет кишечника; иногда вакуоли целиком попадают в просвет и там распадаются; наблюдались случаи распада вакуолей и прямо в плазме клетки.

Во время акта пищеварения апикальный край клетки принимает расплывчатое очертание, клетка вытягивается в длину, ядра передвигаются в верхнюю треть и заметно удлиняются. В плазме исчезают вакуоли и она хуже воспринимает краски. Между цилиндрическими клетками разбросаны одиночные бокаловидные. Особенно их много в районе, граничащем с задней кишкой. Бокаловидные, или секреторные, клетки состоят из округлой или овальной верхней части и длинной тонкой ножки. Апикальный край бокаловидной клетки никогда не несет рабдория. Ядро удлиненное или округлое, у молодых клеток оно расположено в ножке, у более старых — в верхней части ножки или в апикальной половине. Вся верхняя (широкая) часть клетки плотно набита небольшими вакуолями одинакового размера. Эти вакуоли красятся гематоксилинами Ганденгайна и Бемера, а по Маллори окрашиваются в ярко-красный цвет. Плазма широкой части и ножки воспринимает окраску несколько слабее.

Вакуоли появляются в еще совсем молодых клетках; количество их по мере увеличения клетки возрастает. Взрослая клетка редко доходит до просвета кишечника; бокаловидные клетки большей частью короче цилиндрических. При акте секреции содержимое вакуолей проходит между цилиндрическими клетками. После выделения секрета в плазме клетки заметны места прежних вакуолей. После питания литобиусов мучными червями, инъецированными нейтральротом, бокаловидные клетки не окрашивались и оставались бледно-желтыми пятнами на розовом фоне окрасившихся цилиндрических клеток.

В отношении клеточного состава эпителия средней кишки *Atelocerata* имеется большая, но разноречивая литература. Часть авторов утверждает, что кишечный эпителий состоит из цилиндрических клеток (Kowalewsky, 1887; Faussek, 1887, и др.); другие полагают, что кроме цилиндрических клеток имеются еще и бокаловидные (Verson, 1905; Deegener, 1909, и др.). Адлерц (Adlerz, 1890) предположил, что все клетки пищеварительного эпителия одинаковы, однако всё же наблюдаемое морфологическое различие может явиться следствием их различной физиологической деятельности в данный момент. Бухман (Buchmann, 1928), касаясь вопроса о клеточном составе мезентерона, полагал, что бокаловидные клетки кишечника гусениц являются не секреторными, а отработанными цилиндрическими клетками. После изучения большого количества препаратов кишечника геофилюса и литобиуса мы можем предположить, что у этих животных клетки эпителия средней кишки представлены двумя видами клеток, никогда не переходящими друг в друга и не являющимися различными фазами физиологической деятельности клеток одного типа.

Более того, бокаловидные клетки геофилюса и литобиуса в своем большинстве располагаются в каудальной части средней кишки и, как уже отмечалось, имеют иное происхождение.

Вокруг комка пищи, проходящего по средней кишке, образуется тонкая пленка — перитрофическая мембрана. Перитрофическая мембрана литобиид имеет слоистую структуру. Ее внутренний слой образуется клетками, расположенными в районе кардиального клапана. Остальные слои выделяются апикальными концами кишечного эпителия. Мембрана выделяется лишь в том месте эпителия, который соприкасается с пищевым комком. При этом апикальные концы клеток, состоящие из более плотной плазмы и рабдория, обволакивают комок. Несколько похожее образование

перитрофической мембраны наблюдалось у *Trichoptera* (Мартынов, 1903) и у шелковичных червей (Ertogroul, 1929). Вне акта питания у литобиуса перитрофическая мембрана не образуется.

Граница между средней и задней кишкой представлена кольцевой линией, за которой открываются ампулы двух мальпигиевых сосудов. Следует заметить, что Дайбер (Daiber, 1921) и Догель (1938) допустили неточность, указав, что у *Chilopoda* имеется две пары мальпигиевых сосудов. В действительности у губоногих их одна пара. Мальпигиевы сосуды представляют собой длинные и тонкие полые сосудики, образующие у места впадения в кишку небольшое расширение — ампулу.

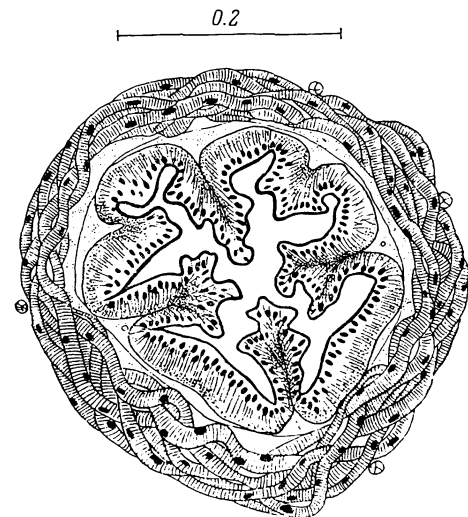


Рис. 5. Поперечный срез через середину задней кишки взрослого животного.

Эпителиальная выстилка ампул несколько отличается от таковой мальпигиевых сосудов. Клетки, составляющие ампулу, уже и длиннее, причем ядра находятся в базальной части. Клетки эпителия сосудов кубические, с более ясными границами, особенно в базальной части, но апикальные концы, однако, размыты. Рабдория, которого наблюдал Пальм (Palm, 1954) в мальпигиевых сосудах литобиид и геофилид, мы не обнаружили; не наблюдался он и в мальпигиевых сосудах сколопендр (Wang a. Wu, 1947).

Задняя кишка литобиуса имеет форму короткой и прямой трубки, диаметр которой составляет около 350 μ . Она состоит из тех же слоев, что и предыдущие отделы пищеварительного тракта. Мышечные слои расположены так же, как и в средней кишке, однако они, особенно кольцевые, достигают здесь большой мощности. Клетки эпителия весьма похожи на таковые пищевода, однако они почти в 2 раза крупнее (высота клеток передней кишки — около 28 μ , задней — 57 μ). На плоскостных препаратах удастся заметить, что основания клеток шестиугольные. В переднем конце задней кишки эпителий образует четыре крупных складки и две поменьше, идущие вдоль всей внутренней поверхности. В передней трети задней кишки складки, очевидно для увеличения поверхности, образуют неровные края (рис. 5), которые, однако, в области ануса сглаживаются.

Пространство между сторонами складок заполнено соединительной тканью, в которой лежат длинные трахейные ветви. Эти трахеи берут начало от двух крупных стволов, идущих к кишке от последней пары стигм.

В месте стыка средней и задней кишок продольные складки изгибаются по направлению к центру просвета кишечника, образуя пилорический клапан. Сужение этого клапана сильным сфинктером может совершенно закрывать вход в заднюю кишку. По своему строению пилорический клапан литобиуса лишь в деталях отличается от такового геофилюса и криптопса.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Рассматривая сдвиги, происходящие во время закладки органов (гетерохронии), Менерт (Mehnert, 1897, 1898) разработал учение о ретардациях и акцелерациях, причем он связывал явление гетерохронии с процессами прогрессивного и регрессивного развития органов. По Менерту, прогрессирующие органы закладываются рано, и развитие их идет быстрее (акцелерация), а редуцированные имеют замедленное развитие и закладываются позднее нормальных органов (ретардация). Однако изучение развития дыхательной (Кауфман, 1959) и пищеварительной систем (Зограф, 1883) геофилюса и литобиуса показывает, что утверждение Менерта о том, что поздняя закладка органа является свидетельством его редукции, не всегда можно считать справедливым. Действительно, хотя у геофилид и литобиид как пищеварительная, так и трахейная система сильно запаздывают в развитии, их образование отнесено на постэмбриональный период онтогенеза. Однако трахейная и пищеварительная системы хилопод, конечно, не находятся в состоянии филогенетической редукции. На несостоятельность положения Менерта о ретардациях указывал и Северцов (1939), ссылаясь на развитие конечностей у безногих ящериц.

Эпителий средней кишки литобиид имеет двойственный зачаток: средняя часть мезентерона образуется за счет синцития, тонкой пленкой покрывающего желток. Эта синцитиальная пленка является, по-видимому, первичной желточной энтодермой, из которой образуется часть дефинитивного эпителия средней кишки; вторая ее часть берет начало из районов, граничащих со стомодеумом и проктодеумом. Здесь образуются небольшие кольцевидные зоны весьма оживленной клеточной пролиферации. Особенно сильная пролиферация происходит в проктодеальном районе. Гистогенез мезентерона литобиуса в самых общих чертах сходен с таковым у *Scelopendra dalmatica* C. Koch и *Sc. cingulata* Latr. (Heumons, 1901), но заметно отличается от гистогенеза у яванской сколопендры *Rhysida*, яйца которой богаты желтком. У этой сколопендры дефинитивная энтодерма происходит путем отделения клеток из зоны пролиферации, находящейся на заднем конце зародышевой полоски. Эти клетки принимают характер эпителиальной пластинки, одной стороной прилегающей к желточной энтодерме. Эта пластинка и есть зачаток кишечной энтодермы. Желточная энтодерма не принимает участия в образовании эпителия средней кишки (Иванов, 1940). Интересно заметить, что у геофил, по образу жизни и некоторым анатомическим особенностям стоящих несомненно ближе к литобиидам, чем к другим группам губоногих, средняя кишка формируется также в постэмбриональном периоде развития животного, причем ее образование происходит за счет желточных клеток, путем прямого перехода желточной энтодермы в дефинитивную (Зограф, 1883). Образование кишечной энтодермы из желточной имеет место в онтогенезе симфил (Tiegs, 1945) и пауропод (Tiegs, 1947). Частичное образование кишечной энтодермы за счет желточных клеток происходит у *Thysanura* (Шаров, 1953) и *Odonata* (Tschurpoff, 1904), причем вторым источником кишечного эпителия являются эктодермальные клетки стомодеума и проктодеума.

Жизнь в условиях открытой поверхности сопряжена с постоянным дефицитом влаги. Понятно, что для тех членистоногих, которые перешли к наземному образу жизни, необходима выработка адаптаций к со-

хранению влаги в организме. В связи с этим рассмотрим некоторые морфофизиологические адаптации. Так, известно, что первично водные формы членистоногих не имеют мальпигиевых сосудов. Экскреторными органами этих животных служат антеннальные и максиллярные железы (видоизмененные целомодукты). При переходе к наземному образу жизни нефридиальные органы сменились мальпигиевыми сосудами. Возникновение мальпигиевых сосудов явилось филогенетической реакцией кишечника

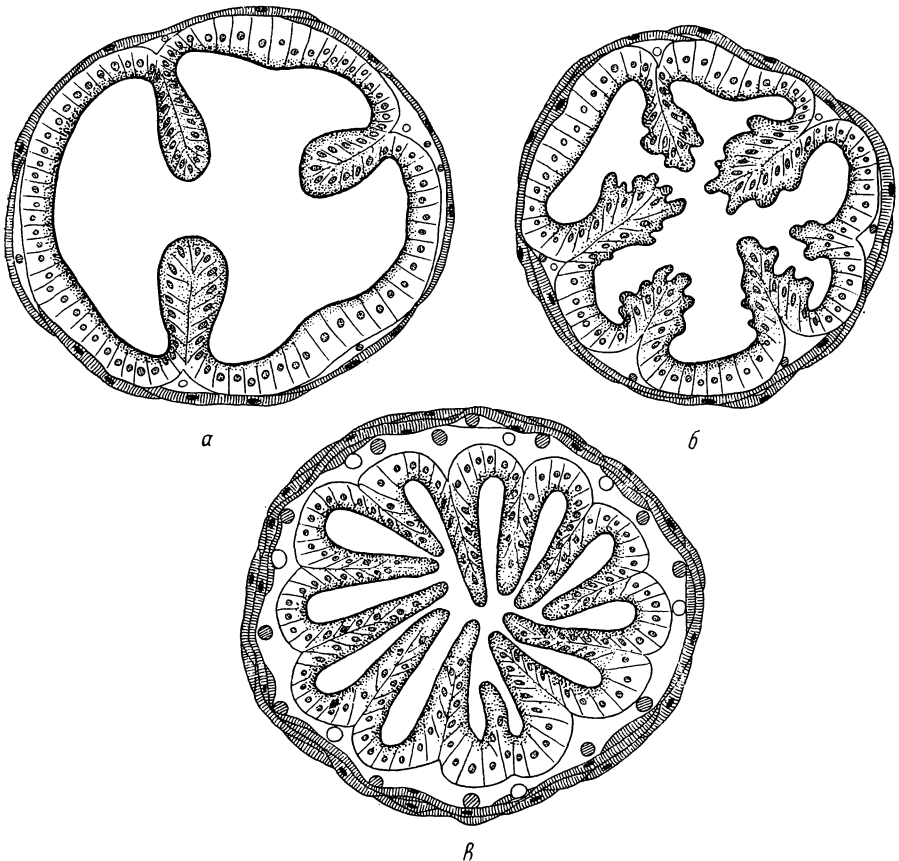


Рис. 6. Сравнение величины внутренней поверхности задней кишки у разных *Chilopoda*.
 а — *Geophilus proximus* Koch; б — *Lithobius forficatus* L.; в — *Cryptops punctatus* Koch (Balbiani, 1890).

на переход к наземному образу жизни (Догель, 1938; Беклемишев, 1952). Одновременно с появлением мальпигиевых сосудов получила развитие и задняя кишка. Действительно, у водных членистоногих задняя кишка большей частью коротка и ограничена анальным сегментом, а иногда и вовсе отсутствует. Функция задней кишки первичноводных членистоногих заключается главным образом в выведении экскрементов. Лишь с появлением мальпигиевых сосудов ее строение значительно усложняется и функции ее расширяются — она становится и органом, реабсорбирующим воду (Eidmann, 1922; Wigglesworth, 1932), т. е. в задней кишке происходит оттягивание воды из экскретов, поступающих из мальпигиевых сосудов и из экскрементов. Таким образом, реабсорбирующая функция задней кишки может объяснить впадение мальпигиевых сосудов в заднюю кишку, а не вывод их наружу, как это имеет место в случае целомодуктов. В этой

связи интересно явление криптонефрии (т. е. тесный контакт между концами мальпигиевых сосудов и стенками задней кишки), которое развито у наземных жуков-листоедов (*Haltica*, *Galerucella*) и отсутствует у водных (*Donacia*) (Шванвич, 1949).

Замену нефридиев на мальпигиевы сосуды несомненно следует рассматривать как адаптацию к жизни в условиях открытой поверхности (Гиляров, 1959). Сравнивая между собой строение задней кишки животных из зон с различной насыщенностью влагой, можно получить интересный морфологический ряд, демонстрирующий у *Opisthoneata* эволюцию задней кишки в свете ее новоприобретенной функции — всасывание воды (рис. 6). Так, у геофилид, настоящих геобионтов, живущих в условиях достаточной влажности, задняя кишка имеет еще незначительное увеличение поверхности, всасывающей воду, — три гладкостенные складки, идущие вдоль внутренней поверхности кишечника.

У литобийд, живущих в подстилке, где количество влаги несомненно уступает таковой в почве, задняя кишка уже имеет 4—6 продольных складок, причем эти складки несут неровную поверхность, увеличивающую реабсорбирующую способность. Задняя кишка сколопендр, местообитанием которых является поверхность почвы, имеет уже 14—16 продольных складок, значительно увеличивающих внутреннюю поверхность кишечника. Чрезвычайно большой сложности развития достигла задняя кишка у насекомых, для которых вопрос удержания влаги в организме имеет большое значение. Она у них длинна и состоит из нескольких отделов. Кроме продольных складок, встречаются выросты и сосочки, вдающиеся в кишечник. Предполагают (Wigglesworth, 1932), что функция ректальных желез, находящихся в заднем отрезке кишки, состоит в активном отсасывании воды из экскрементов. Задняя кишка всех изученных хилопод, как и многих насекомых, обильно снабжена трахеями. От последней пары стигм к задней кишке хилопод подходит по крупному трахейному стволу. Нам представляется возможным рассматривать эти трахеи не только как орган дыхания, но и как орган, регулирующий количество воды в организме; через эти трахеи, очевидно, происходит испарение излишней для организма воды.

Таким образом, пример возникновения и эволюции функции реабсорбции воды задней кишкой *Atelocerata*, в связи с переходом животных к наземному образу жизни, дает хорошую иллюстрацию принципа расширения функций, развитого Плате (Plate, 1939).

ЛИТЕРАТУРА

- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. «Советская наука», М.: 1—665.
- Б р у к Р. 1930. К вопросу о питании личинок комаров. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 60, 1: 15—27.
- Г и л я р о в М. С. 1959. Закономерности изменений морфологических особенностей членистоногих при переходе к наземному образу жизни. Тр. Инст. морфолог. животных АН СССР, 27: 118—133.
- Д о г е л ь В. А. 1938. Сравнительная анатомия беспозвоночных, ч. I, Учпедгиз: 1—583.
- З о г р а ф Н. 1880. Анатомия *Lithobius forficatus*. Изв. Общ. любит. естествознан., антрополог. и этнограф., XXXII, 2: 1—34.
- З о г р а ф Н. 1883. Материалы к познанию эмбрионального развития *Geophilus ferrugineus* L. K. и *Geophilus proximus* L. K. Изв. Общ. любит. естествознан., антрополог. и этнограф., XLIII, 1: 1—77.
- И в а н о в П. П. 1940. Эмбриональное развитие сколопендры в связи с эмбриологией и морфологией *Tracheata*. Изв. АН СССР, сер. биол., 6: 831—861.
- К а у ф м а н З. С. 1959. Строение стигм многоножки *Geophilus proxima* C. K. Koch. (*Chilopoda*). ДАН СССР, 129, 3: 698—701.
- К а у ф м а н З. С. 1960. Строение кишечного тракта *Geophilus proximus* C. L. Koch. ДАН СССР, 135, 5: 212—214.

- Мартынов А. 1903. Происхождение околопищевых оболочек у личинок Trichoptera. Изв. Общ. любит. естествознан., 98, М.: 1—6.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—591.
- Шаров А. Г. 1953. Развитие щетинохвосток (Thysanura, Apterygota) в связи с проблемой филогении насекомых. Тр. Инст. морфолог. животных АН СССР, 8: 63—127.
- Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. Изд. «Советская наука», М.—Л.: 1—829.
- Adlerz G. 1890. Om digestionssekretionen jemte nagra dermed sammanhangande fenomen hos insekter och Myriopoder. Bihag K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, 16, Afd. IV, 2: 1—51.
- Balbani E. G. 1890. Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. Arch. zool. expér. génér., 2 ser., 8: 1—77.
- Boelitz Er. 1933. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Collembolen. Zoolog. Jahrb., Anat. u. Ontog., 57, 3: 375—432.
- Buchmann W. W. 1928. Zur Ernährungsphysiologie normales und hungernder Pyrausta-Raupen. I. Über die Zellveränderungen im Mitteldarm während der Sekretion. Zool. Anz., 79, 7—8: 223—243.
- Daiber M. 1921. Myriapoda. Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere herausgeg. von Ar. Lang.: 376—414.
- Deegener 1909. Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. Deilephila euphorbiae L. Arch. f. Naturgeschichte, 75, 1: 71—109.
- Dufour L. 1824. Recherches anatomiques sur le Lithobius forficatus et la Scutigera lineata. Ann. Sci. natur., II: 81—99.
- Eidmann H., 1922. Die Durchlässigkeit des Chitins bei osmotischen Vergängen. Biol. Centralbl., 42: 429—434.
- Ertogroul T. 1929. Sur l'origine de la membrane peritrophique chez le ver à soie. Compt. Rend. Acad. Sci., 188, 9: 652—654.
- Faussek V. 1887. Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., 45, 4: 694—712.
- Gibson-Carmichael Es. 1883—1885. Notes on the anatomy of the Myriapoda. Proc. Royal. Physic. Soc. Edinburgh, VIII: 377—381.
- Grandi M. 1950—1951. Contributio allo studio degli «Efemeroidi» italiani. XIV. Morfologia ed istologia dell'apparato digerente degli szadi preimmaginali, subimmaginali ed immaginali di vari generi e specie. Boll. Ist. entom. Bologna, 18: 58—92.
- Heymons R. 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, 33: 1—244.
- Jura C. 1958. Przewod pokarmowy Tetrodontophora bielensis Waga (Collembola) i regeneracja nadtunka jelita strodkowego. Polskie pismo entom., 27, 7: 85—89.
- Kowalewsky A. 1887. Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., 45: 542—594.
- Léger L. et O. Duboscq. 1902. Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes. Arch. zool. expér. et génér., 3-e ser., X, 3: 36—42.
- Manton S. M. and N. Heatley, 1937. Studies on the Onychophora. II. The feeding, digestion, excretion and food storage of Peripatopsis. Philos. trans. Royal Soc. London, ser. B, 227, 546: 441—464.
- Mehner Ern. 1897. Kainogenese, eine gesetzmässige Abänderung der embryonalen Entfaltung in Folge von erblicher Uebertragung in der Phylogenese erworbener Eigenthümlichkeiten. Morphologische Arbeiten herausgeg. von. G. Schwalbe, 7, 1: 1—152.
- Mehner Ern. 1898. Biomechanik erschlossen aus dem Principe der Organogenese. Jena: 1—177.
- Palm N. B. 1954. The elimination of injected vital dyes from the blood in Myriapods. Arkiv för Zool., 6, 14: 219—246.
- Plateau, 1939. Deszendenztheorie. Handwörterbuch der Naturwissensch., II: 989—1042.
- Plateau F. 1876. Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique. Sci., des lettres et des beaux-arts de Belgique, XLII: 1—94.
- Sograff, 1879. Vorläufige Mitteilungen über die Organisation der Myriapoden. Zool. Anz., 11, 8: 16—18.
- Tiegs O. W., 1945. The post-embryonic development of Hanseniella agilis (Symphyla). Quart. Journ. Micr. Sci., 85, II—III: 191—328.
- Tiegs O. W. 1947. The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of Pauropus silvaticus. Quart. Journ. Micr. Sci., 88, II: 165—267; 88, III: 275—336.
- Treviranus. 1817. Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts, II: 18—54.

- Tschupröff E. 1904. Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz., 27 : 29—34.
- Verson E. 1905. Zur Entwicklung des Verdauungskanal bei *Bombyx mori*. Zeitschr. f. wiss. Zool., 82 : 523—600.
- Vogt C. und Em. Jung. 1889—1894. Myriapoden. Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, II : 87—134.
- Wang T. and H. Wu. 1947. On the structure of the malpighian tubes of the centipede and their excretion of uric acid. Sinensia, 18, 1—6 : 1—12.
- Wigglesworth V. 1923. On the function of the so called «pectal glands» of insects. Quart. Journ. Micr. Sci., 75 : 131—150.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

The formation of epithelium of the middle intestine in *Lithobius forficatus* L. carries out during the postembryonal development of the animal. Definitive epithelium of the middle intestine is formed on the one hand by means of separation of cells from the syncytium representing the wall of mesenteron, and on the other from the cells originating from the zone of proliferation which lie at the points of joint of proctodeum and stomodeum with mesenteron. The anterior intestine of the adult animal has 5-6 uneven longitudinal folds. The anterior intestine at the place of joint with the middle intestine forms a cardiac valve. The epithelium of the middle intestine is dimorphic: consists of cylindrical and goblet like cells. The posterior intestine bears 5-6 longitudinal folds.

Mehnert's theory on the accelerations and retardations in ontogenesis says that the quantity of time spared for hystogenesis of a given organ and its speed is directly proportional to the organization rate of this organ. Nevertheless, the fact of the late formation of such important organs as tracheal and alimentary systems in *Geophilidae* and *Lithobiidae* is not in good agreement with the proposition on retardations.

The study on the intestine in *Opisthoneata* reveals the direct dependence between the internal surface of the posterior intestine and the degree of humidity of the habitat.

At the transition from the life in water to the life on land the posterior intestine acquires a new function — reabsorbent of water. The evolution of this new function of the posterior intestine is well distinguished in the row *Geophilidae*—*Lithobiidae*—*Scolopendridae*—*Insecta*.
