

УДК 595.733:591.471.271

С. Н. Горб

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ СИСТЕМЫ «АРРЕТИРА» У СТРЕКОЗ

Стрекозы обладают уникальным среди насекомых строением комплекса голова-переднегрудь. Область крепления головы чрезвычайно мала в сравнении с размерами головы (Snodgrass, 1909). Голова очень подвижна и в полете служит своеобразным «статолитом». Движения головы воспринимают проприорецепторы — шейные поля сенсилл. Проприоцептивные сигналы управляют рулевыми рефлексам крыльев (Mittelstaedt, 1950). Такая подвижность головы имеет свои недостатки. Один из них — малая механическая прочность.

В состоянии покоя голова дополнительно фиксируется к переднегрудь «арретиром» — подвижным образованием шейных склеритов. «Арретир» или «система клемм» кратко описан в статье Миттельштедта (1950) со ссылкой на Берлезе (1909), в которой основное внимание уделено проприоцептивным рефлексам, регулирующим положение крыльев. Между тем «арретир» заслуживает более подробного изучения, т. к. в нем осуществляется редкий в животном мире принцип фиксации сочленовных поверхностей — по типу соединенных сапожных щеток. Структуры шейных склеритов специфичны для таксонов уровня семейств и подсемейств, и их детальное исследование может пролить свет как на эволюцию самой биомеханической системы, так и на таксономические отношения внутри отряда стрекоз.

Нами описана функциональная морфология шейных склеритов и соответствующих им поверхностей на голове как аппарата сцепления у 8 видов 7 семейств отряда.

Материал и методы. Материалом служили экземпляры видов стрекоз, отловленных в окр. г. Киева.

Для просмотра поверхности шейных склеритов и полей микротрихий на тыльной части головы последние подвергались вывариванию в 10%-м растворе едкого натра с последующей промывкой, сушкой и заключением в канадский бальзам. При изучении топографии мышц системы применяли фиксацию шейного отдела и переднегрудь свежееубитых насекомых жидкостью Буэна и препарировали под бинокуляром.

Просмотр изучаемых структур проводили также с помощью сканирующего электронного микроскопа JEOL-35JSM Лаборатории электронной микроскопии Института ботаники АН УССР им. Н. Г. Холодного. Участки кутикулы шеи и головы приклеивали к латунным подставкам специальным электропроводящим клеем, затем напыляли коллоидным золотом. Работа велась на 16 препаратах (8 представителей — по 2 препарата: заднешейный склерит и соответствующий ему участок тыльной поверхности головы). Просмотр вели на увеличениях 40, 200, 2000 раз и фотографировали с помощью фотоприставки «MAMIVA».

1. Морфология шейных склеритов и топография мышц. Описание строения шейного отдела стрекоз мы находим у Berlese (1909), Snodgrass (1909), Tillyard (1917), Crampton (1926). Больше других нас интересовал собственно шейный (эуцервикальный склерит). В передней части он имеет остроконечный вырост, т. п. цефалигер. Этих выростов 2, т. к. шейные склериты симметричны относительно продольной оси тела. Концы цефалигеров сходятся примерно в одну точку. В этой точке телоториумом при помощи подвижных суставов крепится голова. База сустава составляет незначительную часть от ширины головы. Если прибегнуть к сравнению с другими отрядами насекомых, то видим, что, например, у Coleoptera, Heteroptera голова более плотно соединена с переднегрудью за счет утраты шейного отдела, а Diptera, Lepidoptera имеют маленькую голову по сравнению с размерами всего тела (рис. 1).

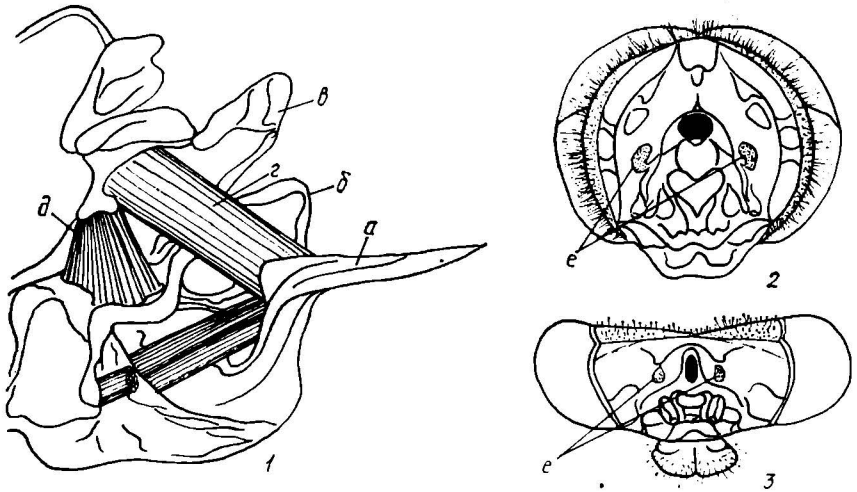


Рис. 1. Составные части системы «арретира» у стрекоз:

1 — внутренняя скульптурированность собственно шейного склерита, пронотума и крепление мышц системы «арретира» у *Orthetrum cancellatum*; 2 — задняя поверхность головы у *Sympetrum sanguineum*; 3 — задняя поверхность головы у *Lestes dryas*; а — цефалигер; б — заднешейный склерит; в — пронотум; з — леватор цефалигера; д — леватор собственно шейного склерита; е — поля микротрихий на голове.

Очевидно, стрекозам для удержания огромной головы понадобилась дополнительная система «арретира». Собственно шейный склерит имеет выросты, т. н. «ушки» или «клеммы», отстоящие от продольной оси тела. Это заднешейный склерит или постцервикальный. Он густо покрыт мельчайшими выростами покровов насекомого — микротрихиями размером 3—15 мкм. Они хорошо различимы в световом микроскопе и особенно в электронном сканирующем. Микротрихии имеют различную форму и размеры в зависимости от точки локализации на склерите. В местах, плотно прилегающих к задней поверхности головы, они, как правило, более длинные и более густые. У некоторых представителей можно наблюдать вариацию размеров и формы микротрихий в широких пределах от почти гладкой поверхности до выростов длиной 10—15 мкм.

На задней поверхности головы, по разные стороны от головного отверстия, имеются поверхности, покрытые подобными микротрихиями, морфологически и функционально соответствующие таковым на склеритах (рис. 2, 3). Они также имеют различную форму, размеры, направ-

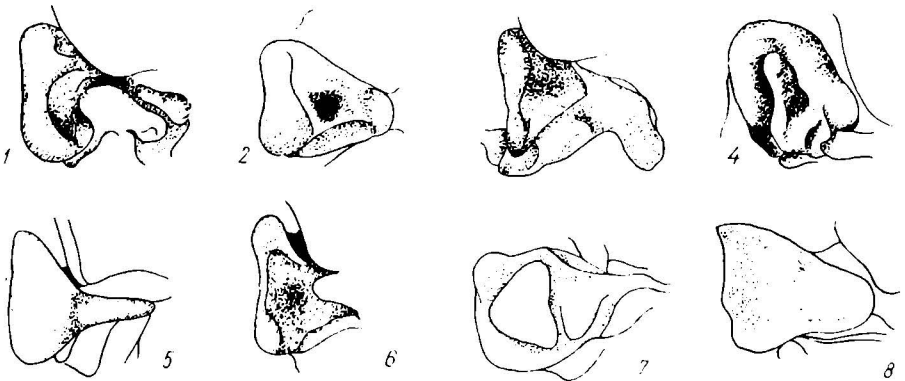


Рис. 2. Заднешейные (постцервикальные) склериты стрекоз различных семейств:

1 — *Lestes dryas*; 2 — *Platycnemis pennipes*; 3 — *Calopteryx splendens*; 4 — *Gomphus flavipes*; 5 — *Anax imperator*; 6 — *Aeshna mixta*; 7 — *Somatochlora flavomaculata*; 8 — *Sympetrum sanguineum*.

Форма заднешейных склеритов, соответствующих им полей на голове и микротрихий на

| Вид (семейство) | Форма заднешейного склерита |
|---|---|
| <i>Lestes dryas</i> Kirby (Lestidae) | Неправильно трапециевидный, более выпуклый в направлении головы, с закругленными углами, четко обособленный |
| <i>Platycnemis pennipes</i> Pall. (Platycnemididae) | Равносторонний треугольник с закругленными углами и углублением в центре |
| <i>Calopteryx splendens</i> Harr. (Calopterygidae) | Равносторонний треугольник нечетко обособленный |
| <i>Gomphus flavipes</i> Charp. (Gomphidae) | Округлый, нечетко обособленный |
| <i>Aeshna mixta</i> Latr. (Aeshnidae) | Тупоугольный треугольник с закругленными углами и сильно изогнутой одной из малых сторон, четко обособлен |
| <i>Anax imperator</i> Leach (Aeshnidae) | Имеет форму колбы, четко обособленный |
| <i>Somatochlora flavomaculata</i> Lind. (Corduliidae) | Равнобедренный треугольник с закругленными углами и уплощенной центральной частью треугольной формы, четко обособленный |
| <i>Sympetrum sanguineum</i> Müll. (Libellulidae) | Прямоугольный треугольник с закругленными углами и слегка изогнутой гипотенузой |

ленность, площадь локализации. Голова в месте расположения этих структур имеет углубления для облегчения попадания в них заднешейных склеритов, за счет чего голова довольно прочно фиксируется.

Система приводится в движение двумя парами мышц: леваторами собственно шейных склеритов и леваторами цефалигеров. Леватор собственно шейного склерита начинается от переднегруди, заканчивается на собственно шейном склерите у основания заднешейного склерита. Леватор цефалигера начинается от переднегруди, заканчивается на цефалигере.

Движения предположительно восстановлены по характеристикам подвижности шейных склеритов и по топографии мышц шейного отдела.

2. Работа системы «арретира». а) Фиксация осуществляется следующим образом: леваторы собственно шейных склеритов прижимают их вместе с заднешейными к продольной оси тела. Леваторы цефалигеров притягивают цефалигеры, а с ними и голову к переднегруди. Леваторы собственно шейных склеритов расслабляются и заднешейные склериты возвращаются в прежнее положение, но т. к. голова прижата к переднегруди, то попадают в углубления на голове, приходят в соприкосновение с полями микротрихий и защелкиваются в «замок». Расслабляются леваторы цефалигеров, и голова удерживается с помощью двух заднешейных склеритов. б) Переведение системы в начальное положение осуществляется в обратном порядке: леваторы собственно шейных склеритов прижимают их вместе с заднешейными к продольной оси тела и выводят последних из зацепления с полями микротрихий задней поверхности головы. Голова, не удерживаемая больше «арретиром», возвращается в прежнее свободное положение.

Таким образом, и свободное и рабочее положение заднешейных склеритов одно и то же — отстоящее от центральной оси тела. Является оно свободным или рабочим — определяет положение головы. Если она отжата от переднегруди, значит заднешейные склериты свободны. Если же голова прижата, то заднешейные склериты находятся в зацеплении с полями микротрихий на голове и голова зафиксирована, т. е. находится в рабочем положении. Перевод системы из одного положения в другое осуществляется через положение склеритов, когда они прижаты к центральной оси тела.

них у представителей различных семейств стрекоз

| Форма поля микротрихий на голове | Форма и размеры микротрихий на склеритах | Форма и размеры микротрихий на голове | Рисунок |
|--|--|--|------------------|
| 1 неправильно-яйцевидное поле | Булавовидные, равновысокие, 10—12 мкм | Такие же, как на склерите | 1, 3; 2, 1; 3, 5 |
| 3 поля неправильной формы | Сильно уплощенные, ребристые, высота 5—7, длина 20 мкм | Такие же, как на склерите | 2, 2; 3, 6 |
| Вся задняя поверхность покрыта микротрихиями | Бугорки длиной 10 мкм, высотой 3—5 мкм | Такие же, как на склерите | 2, 3; 3, 2 |
| Нет, есть только углубления | Беспорядочные выросты, 3—5 мкм | Нет | 2, 4; 3, 1 |
| 1 поле в форме параллелепипеда | Палочковидные длиной 25—30 мкм | Початковидные с продольными бороздами длиной 20—30 мкм | 2, 6 |
| 2 поля неправильной формы | Такие же | Такие же, поля под углом 90° друг к другу | 2, 5; 3, 3; 3, 7 |
| 1 поле в виде запятой | Лопатовидные, варьируют до шипиков 3—4 мкм | Игольчатые, равновысокие, 10—15 мкм | 2, 7; 3, 8 |
| 1 овальное поле | Игольчатые, уплощенные в различных плоскостях, 10—12 мкм | Такие же как на склерите | 1, 2; 2, 8; 3, 4 |

3. Аппарат сцепления наиболее совершенен у *Lestes dryas* Kirby (Lestidae), который мы опишем подробно (рис. 3, 5). Заднешейные склериты имеют большие размеры в сравнении с размерами шейного отдела. Они четко обособлены, по форме напоминают неправильную трапецию с округленными углами. На них размещается огромное число микротрихий (500—600) булавовидной формы. Почти все микротрихии имеют одинаковую высоту — 10—12 мкм и направлены перпендикулярно поверхности, на которой находятся.

На задней поверхности головы имеются 2 поля микротрихий, расположенные симметрично по обе стороны от затылочного отверстия. Эти поля яйцевидной формы, четко обособлены от окружающей их поверхности. В этих местах поверхность несколько вдавлена. Форма и размеры микротрихий ничем не отличаются от таковых на заднешейном склерите.

Особенности строения системы «арретира» у представителей различных семейств стрекоз описаны в таблице.

Аппараты сцепления в типе членистоногих разнообразны. Это, например, защелки у шелкоунов и ногохвосток, захваты и зажимы в половом аппарате у стрекоз, зацепки крыльев у перепончатокрылых и чешуекрылых, вакуумные присоски у щелкающих креветок *Alpheus*, присоски и щетинки у плавунцов.

У стрекоз сцепление, по-видимому, осуществляется в большинстве случаев за счет трения развитых поверхностей. Однако у *Lestes* добавляется принцип упругой защелки, благодаря булавовидной форме микротрихий как заднешейного склерита, так и полей на голове.

При захвате самцом самки в тандем за голову голова самки претерпевает значительно большие нагрузки, чем голова самца. А поскольку система обеспечивает высокую механическую прочность головы, то система «арретира» должна быть более совершенна у самок.

Система имеет четкие различия на субмикроскопическом уровне у различных семейств стрекоз. Поэтому возникает вопрос: каковы были начальные стадии эволюции системы? Но очевиден тот факт, что форму заднешейных склеритов и полей на голове, форму и размеры микротрихий на этих поверхностях можно использовать как диагностические признаки на уровне семейств стрекоз.

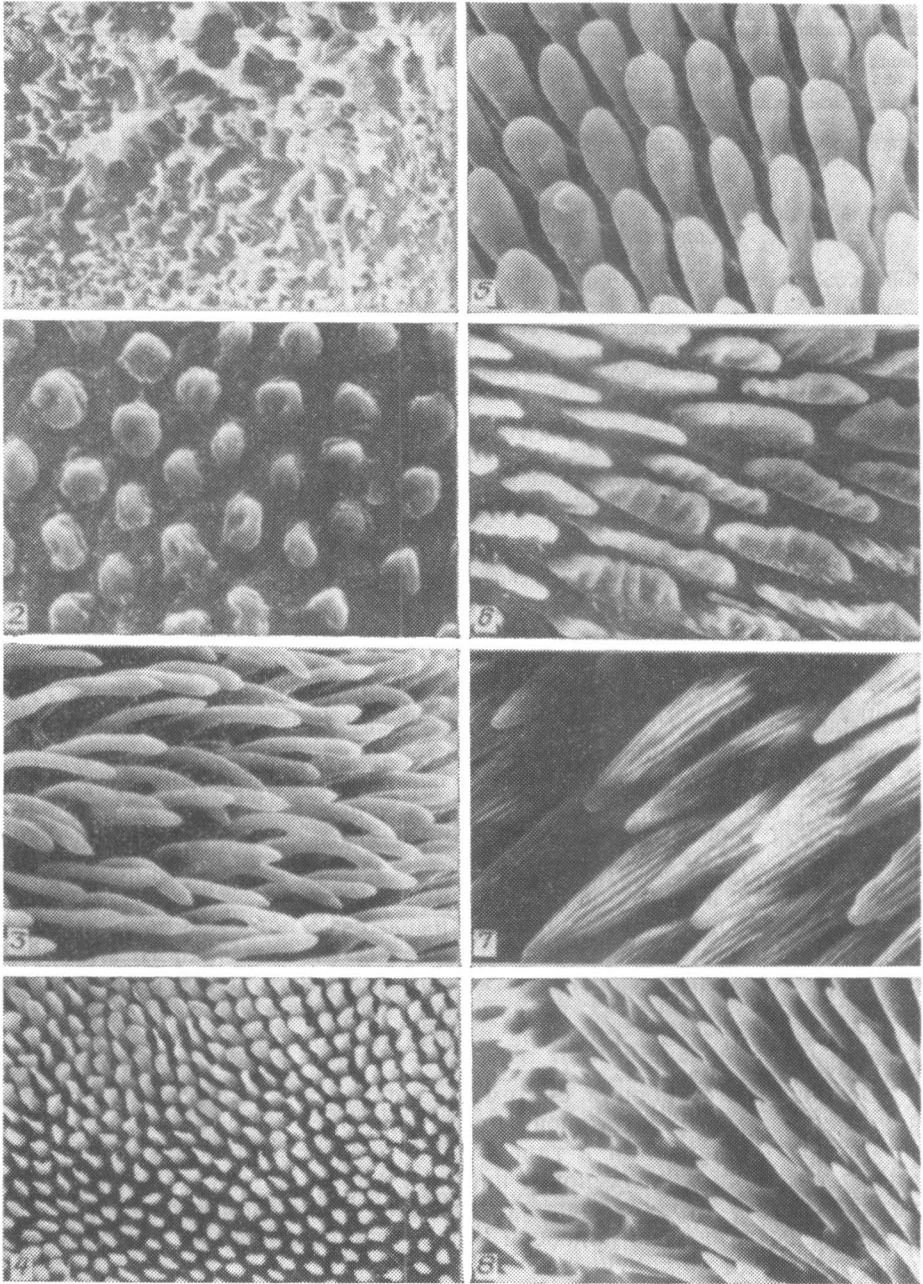


Рис. 3. Микротрихии стрекоз различных семейств:

1—4 — заднешейный склерит; 5—8 — поле на голове; 1 — *Gomphus flavipes* (X1600); 2 — *Calopteryx splendens* (X2000); 3 — *Anax imperator* (X2000); 4 — *Sympetrum sanguineum* (X1000); 5 — *Lestes dryas* (X2000); 6 — *Platynemis pennipes* (X2000); 7 — *Anax imperator* (X2000); 8 — *Somatochlora flavomaculata* (X1600).

Для дальнейшего исследования представляют интерес как биомеханические аспекты: такие как прочность на разрыв, зависимость прочности сцепления от геометрии волосков у разных семейств; так и физиологические: синхронизация работы цервикальных и крыловых мышц, сенсорные датчики осуществления сцепления.

Автор признателен Л. И. Францевичу, а также В. И. Кривоносу за помощь в работе.

- Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии.— М.; Л.: Сов. наука, 1949.— 900 с.
 Berlese A. Gli Insetti loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo.— Milano: Societa editrice Libreria, 1909.— Vol. 1.— 1004 S.
 Crampton G. C. A comparison of the neck and prothoracic sclerites through the orders of insects from the standpoint // Trans. Amer. Entomol. Soc.— 1926.— Vol. 52.— P. 199—248.
 Mittelstaedt H. Physiologie des Gleichgewichtsinnes bei fliegenden Libellen // Zeit. vergl. Physiol.— 1950.— 32, № 5.— S. 422—463.
 Snodgrass R. E. The Thorax of insects and the Articulations of the Wings // Proc. U. S. Nat. Mus.— 1909.— 36.— P. 511—595.
 Tillyard R. I. The Biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera).— Cambridge, 1917.— 396 p.

Киевский университет
им. Т. Г. Шевченко

Получено 25.05.87

УДК 591.473.3:598.6

В. Ф. Сыч

О ПРЕОБРАЗОВАНИИ СТРУКТУРЫ КОРОТКОГО СГИБАТЕЛЯ HALLUX У ПТИЦ

Среди мышц области тарзометатарзуса (tarsometatarsus) птиц особое место занимает короткий сгибатель I пальца (hallux) — *m. flexor hallucis brevis*, отличающийся наибольшим структурным разнообразием. У исследованных нами представителей Rallidae (*Rallus aquaticus*, *Crex crex*, *Gallinula chloropus*, *Fulica atra*) и Charadriidae (*Vanellus vanellus*, *Limosa limosa*, *Tringa totanus*, *Philomachus pugnax*) мускул представлен двумя целиком обособленными частями. Первая (*pars medialis*) начинается мышечными волокнами от медиальной поверхности медиального гипотарзального гребня (*crista medialis hypotarsi*), вторая (*pars lateralis*) — от дистального края этого гребня и плантарной поверхности (*facies plantaris*) *tarsometatarsus* (рис. 1). Брюшка обеих частей имеют одноперистую структуру и самостоятельные сухожильные окончания на плантарной поверхности основной фаланги hallux, соответственно вблизи ее медиального и латерального краев. Брюшко *p. lateralis* в большинстве случаев значительно короче такового *p. medialis* и только у лысухи (*Fulica atra*) оба одинаковой длины. Более выраженная, чем у других исследованных Charadriidae, редукция (укорочение и истончение) I пальца у *Vanellus vanellus* сопровождалось ослаблением и укорочением преимущественно медиальной части мускула. Два независимых брюшка *m. flexor hallucis brevis* отмечены также Джорджем и Бергером (George, Berger, 1966) у *Aceros undulatus* и *Coracias abyssinica*.

Единое брюшко короткого сгибателя hallux характеризует изученных Galliformes. Мускул у Megapodiidae (*Leipoa ocellata*) и Opisthocomidae в отличие от одноперистой у мышцы Cracidae (*Aburria pipile*, *Crax fasciolata*) имеет внутренний апоневроз, ориентированный в парасигитальной плоскости, к медиальной и латеральной поверхностям которого сходятся формирующие двуперистость мышечные волокна (рис. 1, 2). Непосредственно у места фиксации дистальное сухожилие разделяется у *Leipoa ocellata* на 2 ветви*, оканчивающиеся самостоятельно на основании проксимальной фаланги hallux.

Иным строением характеризуется *m. flexor hallucis brevis* представителей Phasianidae, Tetraonidae и Meleagrididae, у которых развит плотный соединительнотканый или костный гребень (*crista medioplantaris*), являющийся по мнению Хадсона с соавт. (Hudson et al., 1959)

* Такое раздвоение отмечено также у *Megapodius* Г. Хадсоном с соавт. (Hudson et al., 1959).