

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Д. М. ФЕДотов

**О РЕГРЕССИВНЫХ ЯВЛЕНИЯХ У НЕКОТОРЫХ КРУПНЫХ  
ФОРМ ЧЕХЛОНОСОК**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 9 VI 1939)

Благодарным материалом для разработки проблемы регрессивной эволюции являются бабочки-чехлоноски, у которых, как известно, самки обычно лишены крыльев и утратили по внешним и внутренним признакам строения, кроме сильно развитой половой системы, основные черты бабочек, тогда как нормальнокрылатые самцы обладают лишь немногими чертами регрессивного характера. Между тем не только онтогенез, но и организация взрослых фаз чехлоносок изучены крайне недостаточно, а их изучение дает много интересных данных.

Нашим представлениям об общей организации и образе жизни чехлоносок мы обязаны преимущественно старым работам прошлого столетия, в особенности работе Гофмана (1860), данные которого я подтверждаю; более новые работы затрагивают лишь некоторые черты строения (например, Петерсен, 1900) или касаются биологии, экологии и отчасти положения в системе этой группы. Лишь Юзбашьян (1930) сообщает немногие данные по развитию чехлоносок, и насколько известно, занимается этим в настоящее время.

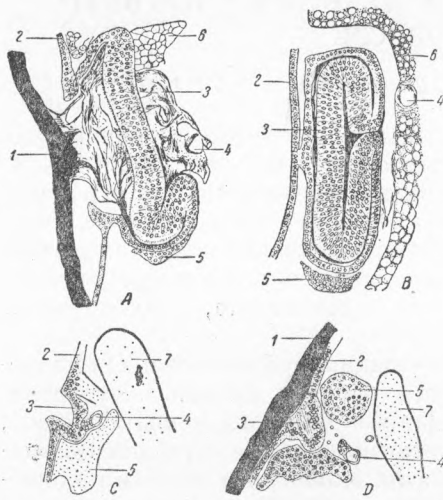
Материалом для моей работы послужили *Pachytelia unicolor* Hufn. которая собиралась Г. М. Строгой в окрестностях Москвы, и близкий к этому виду *Pachytelia* sp., собранный мной в Сочи (<sup>1</sup>. Сочинская форма представляет огромное преимущество для работы тем, что у нее имеется две генерации в году, тогда как московский вид — *P. unicolor* Hufn. протекает развитие в течение двух лет. Так как основные черты у этих форм одинаковы, то в этой работе я использую свои данные по обеим формам, не останавливаясь пока на их различии.

Гусеницы самцов и самок настолько сходны, что пол приходится устанавливать по половым железам путем вскрытий. У гусениц самцов семенники овальные, сплюснутые, густо желтого цвета, одеты сплошным плотным слоем жирового тела; яичники у гусениц самок треугольной формы, более светлые, меньше семенников, без чехла из жирового тела, с ясно просвечивающими четырьмя яйцевыми трубочками. Насколько я мог установить, имагинальные диски крыльев имеются у гусениц всех возрастов и сначала они имеют вид небольших утолщений гиподермы с зачатком трахес; около имагинальных дисков находятся группы кроветворных клеток,

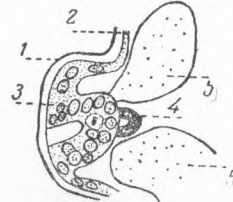
<sup>1</sup> Материал был любезно определен проф. Н. Я. Кузнецовым.

нерезко оформленных, и участки жирового тела. Различие в развитии имагинальных дисков крыльев у гусениц самцов и самок заключается в том, что у первых они продолжают развиваться обычным путем. Имагинальные диски крыльев увеличиваются, превращаются впячиванием в мешочки, толстая верхняя стенка которых дает начало зачатку крыла, а нижняя тонкая образует периподиальный мешочек (фиг. 1 А и В). Группы кроветворных клеток, расходясь по мере развития имагинальных дисков крыльев, у крупных гусениц становятся незначительными.

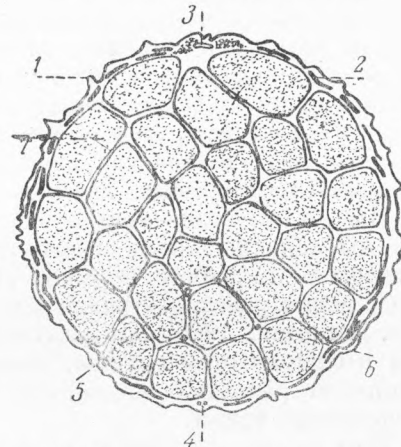
У гусениц самок развитие имагинальных дисков крыльев с увеличением возраста гусениц останавливается, хотя у молодых гусениц, насколько я мог установить, имагинальные диски у обоих полов одинаковы. Витоген



Фиг. 1. Имагинальные диски крыльев крупных гусениц *Pachytelia* sp. одного возраста (31 X 1938 из одной кладки) в поперечном разрезе при одинаковом увеличении: А и В—имагинальный диск гусеницы самца на двух уровнях, С и D—имагинальные диски двух гусениц самок; 1—хитин; 2—гиподерма; 3—имагинальный диск крыла; 4—трахеолы; 5—массы кроветворных клеток; 6—жировое тело; 7—мускул. Увелич. 187



Фиг. 2. Поперечный разрез имагинального диска крыла гусеницы самца второго возраста зимней пяденицы: 1—хитин; 2—гиподерма; 3—имагинальный диск; 4—трахеолы; 5—массы кроветворных клеток. Увелич. 480



Фиг. 3. Поперечный разрез через брюшко самки *Pachytelia unicolor* Hufn.: 1—стенка тела; 2—мускулатура тела; 3—спинной кровеносный сосуд со скоплениями нефроцитов по обеим его сторонам; 4—брюшная нервная система; 5—задняя кишка; 6—мальпигиевы сосуды; 7—яйца. Увелич. 15

остановки развития у крупных гусениц самок имагинальные диски крыльев оказываются гораздо меньшими, чем у самцов. Они имеют вид маленьких впячиваний гиподермы (фиг. 1, С и D) с зачатком трахеол и окружены группами кроветворных клеток. Иными словами, у крупных гусениц самок-чехлоносок имагинальные диски крыльев сохраняют характер имагинальных дисков крыльев гусениц второго возраста нормальнокрылатых форм (фиг. 2). Такое состояние имагинальных дисков крыльев достигается остановкой развития. У гусениц последнего возраста происходит дегенерация дистальных частей имагинальных дисков и трахеол, связанных с ними. Все это вместе с, повидимому, имеющим место выравниванием впячиваний гиподермы (остатков имагинальных дисков перед окуклением), приводит

к образованию куколки, лишенной всяких следов крыльев. Таким образом, редукция крыльев достигается почти без разрушения зачатка. Группы кроветворных клеток, окружающих имагинальные диски крыльев, вследствие недоразвития их, не расходуются, почему у крупных гусениц самок они сохраняются, в то время как у таких же гусениц самцов они едва уже заметны.

Насколько я мог установить, никаких заметных отличий в развитии других органов у гусениц обоих полов кроме, конечно, половой системы не наблюдается.

Резкие различия в развитии одинаковых по своей организации гусениц самцов и самок, отличных лишь в отношении имагинальных дисков крыльев, возникают во время окукления. У самцов получаются, как известно, куколки с нормально развитыми крыловыми чехликами и всеми головными и грудными конечностями; у самок, очевидно, в коррелятивной связи с исчезновением крыльев стоит редукция зачатков головных и грудных конечностей. Получается куколка, у которой, как было описано еще Гофманом (1860) и подтверждено рядом других авторов, маленькие выступы хитина—чехлики—одевают рудименты головных придатков и сильно редуцированные грудные ножки. На брюшной стороне куколки просвечивают через хитин ганглии брюшной нервной цепочки, а на 3, 4, 5 и 6-ом сегментах остатки брюшных ножек гусеницы. Яичники гусениц остаются пассивными и небольшими вплоть до окукления, зато чрезвычайно бурное развитие яичников происходит в куколке, когда они из нимфальных превращаются в дефинитивные.

В коррелятивной связи с полным исчезновением зачатков крыльев и крайней редукцией головных и грудных ножек стоит развитие формы тела куколки самки, у которой за небольшой головной капсулой следуют 3 небольших грудных и 10 брюшных сегментов, что и переходит от куколки ко взрослой самке. У последней сохраняются маленькая головка с почти нацело редуцированными головными придатками 3 сегмента груди с маленькими редуцированными, со слабой членистостью, нефункционирующими грудными ножками, и просто расчлененное брюшко, в котором сравнительно с телом куколки лишь 9 и 10-й сегменты в связи с развитием дефинитивной половой системы морфологически изменяются, превращаясь в части, несущие отверстие копулятивной бурсы, а также половое и анальное отверстия.

Кроме простого расчленения тела у взрослых самок при вылуплении из куколки сохраняется простое строение гиподермы в виде слоя невысоких клеток с тонким хитином, однообразная общая мускулатура тела гусеницы, обуславливающая перистальтические сокращения тела бабочки, столь важные для проталкивания яиц из длинных, извитых яйцевых трубочек при их откладке, а также простая вытянутая форма спинного кровеносного сосуда. Наконец, нервная система гусеницы без существенных морфологических изменений переходит в нервную систему бабочки. Обе они состоят из небольшого парного головного мозга и брюшной нервной цепочки, в которой имеется 1 подглоточный, 3 более крупных грудных и 8 адбоминальных ганглиев. В большинстве только что упомянутых органов при переходе их в органы бабочки имеют место также некоторые регрессивные изменения, например, в мускулатуре тела и периферической части нервной системы.

В других органах наряду почти с отсутствием метаморфоза при переходе их в органы бабочки регрессивные изменения весьма резки. Антенны редуцируются в ничтожной величины нечленистые выросты на голове, ротовые части становятся маленькими выступами на брюшной стороне головы, хорошо развитые глаза гусеницы редуцируются в непра-

вильные скопления пигмента с немногими кристаллическими конусами. Сильные грудные ножки гусеницы редуцируются, как было отмечено выше, в маленькие ножки бабочки, с едва заметным расчленением, которые сохраняют тип строения ножек гусеницы.

Ряд сложных изменений на стадии куколки при формировании имаго происходит в кишечнике; общий характер кишечника гусеницы имеет форму почти прямой трубки; пищевод, зоб, длинная средняя кишка сохраняются у бабочки, но вместе с тем атрофируется ротовое отверстие, большая часть кишечника превращается в крайне узкую трубку (в особенности задняя кишка), нарушается цельность эпителиальных стенок разных частей кишечника, эпителиальные стенки кишечника подвергаются значительной редукции. Все это связано с афагией имаго. Вместе с тем мальпигиевы сосуды хорошо развиты и у имаго, но они открываются не прямо в кишку как у гусеницы, но общим протоком, как полагается у бабочек. Иными словами, в онтогенезе кишечника происходят не только остановка в развитии и редукция, но и частичное приобретение имагинальных черт.

Единственной системой, которая в онтогенезе этих чехлоносок развивается прогрессивно и претерпевает полный метаморфоз, является половая система. Небольшие, треугольной формы яичники гусеницы превращаются в необычайно сильно развитые яичники бабочки из четырех очень длинных яйцевых трубочек каждый, производящие крупные, обильно снабженные желтком яйца и заполняющие все тело бабочки (фиг. 3). Яичники, половые протоки и все придаточные части половой системы, как это выяснили еще Гофман (1860) и Петерсен (1900), развиты типично для бабочек.

Таким образом, в онтогенезе самок рода *Pachytelia* можно отметить следующие особенности.

Развитие гусениц самок идет сходно с таковым самцов, кроме развития имагинальных дисков крыльев, которые благодаря остановке развития у крупных гусениц самок превращаются в маленькие впячивания гиподермы. Задержка в развитии, дегенерация дистальных частей и, повидимому, выравнивание впячиваний гиподермы (остатков имагинальных дисков крыльев) перед окукливанием приводят к полной атрофии крыльев.

В связи с полной атрофией имагинальных дисков крыльев у бескрылой куколки стоит выпадение дифференцировки тела на отделы и сохранение простого расчленения тела, что переходит к бабочке. Большая часть органов гусеницы не претерпевает настоящего метаморфоза и задерживается в своем развитии; при этом некоторые из них переходят в органы самки без существенных изменений, незначительно регрессируя, например, нервная и кровеносная системы, мускулатура, покровы тела, отчасти кишечника; другие испытывают сильные регрессивные изменения, как например, антенны, ротовые органы, глаза, грудные ножки, части кишечника. Настоящий метаморфоз прodelьвает лишь половая система, с необычайно сильно развитыми яичниками. Неотеническими формами, как думали некоторые авторы, самок чехлоносок все же признать нельзя, так как у них имеют место не только остановка в развитии, но главным образом регрессивные изменения организации.

Пример самок чехлоносок рода *Pachytelia* подчеркивает, что регрессивные изменения являются очень важными моментами в общем ходе эволюции. Чехлоноски, у самок которых прогрессивно развита лишь половая система, тем не менее обнаруживают значительный биологический прогресс, широко распространены по всему свету и успешно выдерживают борьбу за существование с более высокоорганизованными сородичами.

Лаборатория морфологии беспозвоночных  
Института эволюционной морфологии  
им. А. Н. Северцова

Поступило  
26 VI 1939