

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Д. М. ШТЕЙНБЕРГ

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ПОЛУЧЕННЫЕ ХИМЕРНЫЕ КРЫЛЬЯ  
У БАБОЧЕК**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 24 IV 1947)

Гиподерма плейритов груди гусениц *Calleria melonella* после удаления имагинальных дисков сохраняет потенции к регенерации имагинальных ног и крыльев до прекращения питания гусениц (1, 2). При этом на среднегрудь всегда возникает переднее крыло, на заднегрудь — заднее. Если вырезать вместе с диском участок гиподермы, то оставшаяся часть при условии, что она принадлежит тому же сегменту, тоже оказывается способной к регенерации имагинального органа. Эта существующая в пределах сегмента эмбриональная территория способна к образованию крыла и при ее трансплантации в пределах груди (6) и на брюшко гусеницы (3). Пересаживая гиподерму с среднегрудь на заднегрудь и обратно, удается получить развитие крыльев, совмещающих признаки переднего и заднего крыла.

Опыты ставились на гусеницах предпоследней стадии. У двух одновозрастных гусениц вырезался имагинальный диск крыла вместе с прилегающим участком гиподермы, у первой на средне-, у второй на заднегрудь. В растворе Рингера гиподерма очищалась от жирового тела, трахей, мышц и удалялся имагинальный диск. Подготовленная таким образом гиподерма без диска пересаживалась с среднегрудь первой гусеницы на заднегрудь второй и наоборот. Гусеницы переносили операцию хорошо, на следующие сутки начинали питаться, через несколько дней при температуре 25°С линяли, легко превращались в куколку и большей частью давали вылет бабочек. Смертность была незначительной.

Регенерировавшее у куколки и бабочки крыло могло иметь двойственное происхождение: в его образовании могла принимать участие гиподерма краев раны, оставшиеся участки эмбриональной территории крыла реципиента; за счет этого источника должно было развиваться крыло, соответствующее своему положению, — переднее на средне-, заднее на заднегрудь. С другой стороны, регенерация могла произойти за счет трансплантированной гиподермы, и в этом случае развившееся крыло должно было бы не соответствовать сегменту груди бабочки. При смешанном происхождении регенерационной ткани можно было бы ожидать смешанной структуры крыла.

Из табл. 1 видно, что у разных экземпляров регенерация может происходить всеми тремя различными способами. В 46% случаев крыло несет в большей или меньшей степени признаки донора, что безусловно указывает на участие тканей донора в формировании органа. Уже у куколки можно видеть, что крыло обладает признаками, соответствующими происхождению трансплантата: нормальный тонкий и прозрачный хитиновый покров заднего крыла (нижнего у куколки)

## Результаты опытов по пересадке гиподермы в пределах груди гусеницы

| Донор       |                   | число окуклившихся | Отсутствуют | соответствуют сегменту | Смешанные |         | Не соответствуют сегменту |         |
|-------------|-------------------|--------------------|-------------|------------------------|-----------|---------|---------------------------|---------|
|             |                   |                    |             |                        | куколки   | бабочки | куколки                   | бабочки |
| Среднегрудь | Заднегрудь . . .  | 45                 | 12          | 16                     | 7         | 7       | 10                        | 6       |
| Заднегрудь  | Среднегрудь . . . | 45                 | 9           | 11                     | 14        | 11      | 11                        | 5       |
|             | Всего . . .       | 90                 | 21          | 27                     | 21        | 18      | 21                        | 11      |

сохраняется и при развитии заднего крыла на среднегрудях, а структура хитина переднего крыла, толстого непрозрачного, темножелтого цвета, остается и при развитии крыла на заднегрудях. Во всех случаях вылета бабочек крыло взрослого насекомого соответствовало структуре хитина куколки; если он был смешанный, то и у бабочки развивался смешанный чешуйчатый покров. У 18 полученных таким образом экземпляров форма крыльев в большей или меньшей степени отличалась от нормального переднего и заднего, но всегда представляла гармонично сформированное целое (рис. 1). Чешуйчатый покров нормального переднего крыла значительно отличается от покрова заднего. У химерных крыльев одни участки крыла были покрыты крупными, окрашенными чешуйками, характерными для переднего крыла, другие — более мелкими, светлыми, свойственными заднему крылу. У большинства экземпляров крыло могло быть разбито как бы на отдельные полосы, тянущиеся в проксимо-дистальном направлении, в пределах которых форма и окраска чешуек были одинаковы. Например, на приведенном рисунке передний край крыла типично задний, остальная часть — передняя. Только у одного экземпляра на общем фоне чешуек нормального заднего крыла по всей поверхности были разбросаны отдельные чешуйки, характерные для переднего крыла. Секториальность в расположении кроющих чешуек распространялась и на краевые чешуйки и волоски.

Уздечка (*frenulum*), признак, свойственный исключительно задним крыльям, имелся и на многих химерных, причем как на средне-, так и на заднегрудях. Так как уздечка у самцов состоит из одной щетинки, а у самок расщеплена, то можно было, руководствуясь этой деталью строения, убедиться в том, что на среднегрудях она развивалась всегда на ткани трансплантата, а на заднегрудях — из гиподермы реципиента. Жилкование тоже носило смешанный характер; следует иметь в виду, что нормально жилки формируются путем вставания трахей по образующимся в ткани крыла лакунам. У тех экземпляров, крылья которых по своей форме и чешуйкам соответствовали своему происхождению, можно было установить полную параллель их жилкования внешней структуре; трахеи ветвились по типу переднего крыла на заднегрудях и по типу заднего — на среднегрудях, несмотря на то, что они происходили от реципиента и крыло, с этой точки зрения, уже было химерным. Этот факт доказывает, что пути вставания трахей детерминируются образующимися в ткани крыла лакунами,

независимо от того, где такое крыло развивается, на нормальном для себя сегменте или на соседнем. В тех случаях, когда чешуйчатый покров смешан, можно ожидать, что и образование лакун в разных частях химерного имагинального диска шло различно — в одних частях по типу переднего, в других — по типу заднего крыла. Можно было установить полную корреляцию между смешанным типом жилкования и смешанным покровом чешуек; в большинстве случаев совпадали и границы.



Рис. 1. Химерное крыло, развившееся на среднегруди

Полученные химерные крылья были в некоторых случаях не только гармонично сформированы, но и обладали известной подвижностью, недостаточно, однако, совершенной для нормального полета насекомого.

Описанное строение крыльев со смешанными признаками делает несомненной их химерную природу. Секториальность в расположении жилок и чешуек, причем у разных экземпляров в совершенно различной последовательности, сохранение в пределах сектора типичных признаков одного из крыльев делают мало вероятным влияние отдельных клеточных компонентов друг на друга; во всяком случае, такое влияние, например по типу формативной индукции, пока не могло быть обнаружено.

Гомопластические химерные крылья описываются впервые; химерные конечности были получены Боденштейном <sup>(4,5)</sup> для *Vanessa urticae*. Сращивая презумптивную гиподерму имагинальных ног, передних с задними, Боденштейн получил химерные членики ножек в месте сращения. В моих опытах образование химерного крыла происходило не за счет презумптивного материала крыла, так как имагинальный диск в опытах удалялся, а вследствие регуляционного процесса, образования смешанного имагинального диска — регенерата.

Интерес представляет при этом большая пластичность гусеничной гиподермы; несмотря на сохранение клетками стойкой детерминированной гистологической дифференцировки, что было отмечено и Боденштейном в его опытах, химерное крыло представляет гармонично

построенное целое, способное и к ограниченной функции. В этом отношении пластичность клеток гиподермы приближается к пластичности клеток бласты при регенерации органов у амфибий.

Зоологический институт  
Академии Наук СССР

Поступило  
24 IV 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup>Д. М. Штейнберг, Биол. журн., 7, 2 (1938). <sup>2</sup>Д. М. Штейнберг, там же, 7, 5/6 (1938). <sup>3</sup>Д. М. Штейнберг, ДАН, 48, № 1 (1945). <sup>4</sup>D. Bodenstern. Biol. Zbl., 54 (1934). <sup>5</sup>D. Bodenstern, Roux' Arch., 133 (1935). <sup>6</sup>H. Paul, ibid, 136 (1937).