

Д. М. Штейнберг

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАСЧЛЕНЕННОСТИ КОНЕЧНОСТЕЙ НАСЕКОМЫХ

Несмотря на то, что само название — членистоногие — указывает на одну из наиболее характерных особенностей — наличие у относящихся к этому типу животных членистых конечностей, развитие их ножек остается пока совершенно недостаточно изученным. Более или менее полно прослежена закладка конечностей у эмбриона в яйце. Если же в постэмбриональном периоде развития происходит коренная перестройка строения конечностей или если они закладываются заново, то даже морфология этого процесса изучена весьма слабо. Еще хуже исследованы морфогенетические процессы, ведущие к расчлененности конечностей, как при эмбриональном, так и при постэмбриональном развитии. В настоящей работе сделана попытка подойти к разрешению относящихся сюда вопросов на основе экспериментов с зачатками конечностей у гусениц бабочек и их сопоставления с нормальным развитием.

Развитие имагинальных конечностей

При неполном превращении конечности личинки закладываются на ранних стадиях развития эмбриона и без всякой или без существенной перестройки переходят затем в конечности взрослого насекомого. При метаморфозе развитие конечностей связано с закладкой имагинальных дисков, причем не зависимо от существования или отсутствия конечностей у личиночной фазы. Развитие имагинальных конечностей у насекомых с полным превращением было впервые показано группой выдающихся русских исследователей. Ганин (1876) наблюдал этот процесс у *Formica*, *Anthomyia*, *Lithocolletis* и *Tenebrio*, Насонов (1886) и Караваев (1898) более подробно его исследовали у муравьев, а Ковалевский (1885) у мух.

Согласно этим исследованиям, имагинальные диски конечностей похожи на крыловые и располагаются с брюшной стороны попарно в каждом сегменте. У муравьев впячивание гиподермы не глубокое, сохраняет связь с внешней средой; на дне его и начинает формироваться имагинальная конечность. У мух диски погружаются глубоко в полость тела, и связь их с поверхностью сохраняется только посредством тяжа гиподермальных клеток. Несмотря на то, что после работы Ковалевского (1885) появился еще целый ряд крупных исследований по постэмбриональному развитию мух — Ван-Рис (Van-Rees, 1889), Лоун (Lowne, 1890), Перез (Pérez, 1910), — развитие их конечностей осталось прослежено крайне неполно, так как изучалось лишь попутно в связи с метаморфозом всего насекомого. Более новые исследования Чена (Chen, 1929), Ауэрбаха (Auerbach, 1936) и Уоддингтона (Wadding-

ton, 1940) по развитию конечностей у разных рас дрозофилы показали, что за счет брюшных имагинальных дисков груди развиваются не только собственно конечности, но и гиподерма грудных плейритов; они выяснили также, что у разных форм изменения в форме диска и темпе его роста и дифференцировки наступают на разных стадиях их развития. Для мух характерна ранняя закладка дисков; на основании как морфологических исследований Чена (1929) и Ауербаха (1936), так и экспериментальных данных по рентгенизации яиц, полученных Гейги (Geigy, 1931) и Хоуландом и Чайльдом (Howland a. Child, 1935), может считаться установленным, что закладка конечностей у дрозофилы происходит еще в яйце, хотя и несколько позднее имагинальных дисков крыла. То же прослежено Тигс (Tiegs, 1922) для хальциды *Nasonia*, причем у этого вида зачаток крыла становится заметным на более поздней стадии, чем таковой ноги.

Среди чешуекрылых, после старых наблюдений Ганина (1876) над *Lithocolletis*, образование имагинальных дисков ног у гусеницы было впервые более подробно прослежено Боденштейном (Bodenstein, 1935). По его данным, у *Vanessa urticae* L. они располагаются на границе 1-го и 2-го члеников гусеничной ноги и представляют собою небольшое впячивание гиподермы; в отличие от имагинального диска крыла замкнутой полости при этом, однако, не получается, диск сохраняет тесную связь с поверхностной гиподермой. Утолщение гиподермы, предшествующее погружению, становится заметным у крапивницы в начале последней, иногда в конце предпоследней гусеничной стадии, т. е. значительно позднее закладки крыла, которое у *Rhopaloscra* начинается еще в яйце.

Автором прослежено развитие имагинальной конечности у *Galleria mellonella* L. Утолщение гиподермы на границе 1-го и 2-го члеников гусеничной ноги начинается в период наиболее активного питания последней гусеничной стадии, т. е. несколько позднее, чем у крапивницы; оно ограничивается небольшим участком гиподермы, в пределах которого перемещение клеток направлено с разных сторон к месту образования первичного впячивания. Ко времени прекращения питания гусеницы имагинальный диск имеет форму ввернутого, в полость тела личиночной ноги небольшого углубления, сообщающегося широким отверстием с внешней средой (рис. 1); ее замыкания так и не происходит, а выворачивание начинается одновременно с дисками крыла, т. е. за сутки до окукливания. Таким образом, конечность успевает сформироваться за очень короткий срок; в ткани диска можно видеть многочисленные митозы, он быстро растет и к моменту окукливания полностью замещает личиночную гиподерму конечности.

Ноги куколки, как это хорошо известно, входят в состав грудного щитка, прикрывающего с брюшной стороны ее тело. Конечности молодой куколки не сегментированы; расчленение происходит в течение куколочной фазы по мере того, как отслаивается куколочный хитин и образуется под ним чешуйчатый покров бабочки. На нерасчлененность конечности у молодой куколки дрозофилы обратил внимание также Уоддингтон (1940); у нее 1-е членики становятся заметными через 5—6 час. после окукливания.

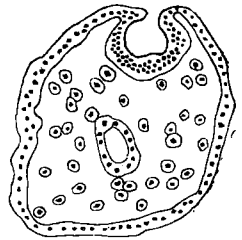


Рис. 1. *Galleria mellonella* L. Имагинальный диск конечности, имеющий форму ямки на поперечном разрезе. Ув. об. 8 мм, ок. 4 копм.

Наступающий гистолиз полостных тканей у *Galleria* захватывает и мускулатуру гусеничных ног, он начинается еще незадолго до окукления. На срезах можно видеть, что вокруг пучков мышечных волокон концентрируются многочисленные амебоциты, внедряющиеся в толщу сарколеммы. Доля их участия, однако, в распаде мышцы, видимо, небольшая, и в основном он происходит за счет аутолиза. Одновременно можно видеть, как по ходу мышечных волокон обособляются ядра мышечных клеток с прилегающей плазмой, укрупняются, принимая более пузыревидный, эмбриональный характер, и превращаются в подвижные клетки — миобласты (рис. 2), за счет которых в дальнейшем и происходит образование имагинальных мышц ноги. Развитие мышц при нормальном образовании имагинальной конечности было изучено лишь у некоторых мух (Pérez, 1910), хальцид (Tiegs, 1922) и пчелы (Örtel, 1930), у безногих личинок которых нет и личиночной мускулатуры конечностей. Процесс распада, подобный описанному, с образованием миобластов имагинальной мускулатуры у этих видов поэтому отсутствовал, но зато был описан при развитии других мышц, в том числе теми же авторами. В конечностях же перестройка мышц наблюдалась при регенерации у некоторых других членистоногих. В наиболее обстоятельной из числа этих исследований работе Жинкина (1938) по *Asellus aquaticus* L. и *Leander* описываются сползающие с распадающихся мышечных волокон ядра с прилегающей к ним протоплазмой, превращающиеся в дальнейшем в миобласты, т. е. такой же процесс, как и

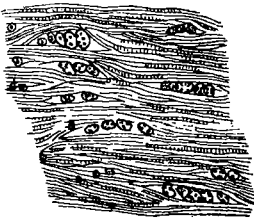


Рис. 2. *Galleria mellonella* L. Распад мышц в гусеничной ноге. Видны сползающие крупные ядра будущих миобластов. Ув. об. 4 мм, ок. 4 комп.

наблюдавшийся автором при нормальном метаморфозе. Поэтому можно признать, что мускулатура ноги бабочки образуется на месте за счет возникающих при распаде личиночных мышц миобластов. Появление первых имагинальных мышечных волокон совпадает во времени с началом расчленения конечности и приходится на 4—5-й день развития куколки.

Регенерация конечностей

Хорошо известно, что у большинства насекомых, не достигших еще имагинального состояния, легко происходит регенерация конечностей. На основании наблюдений, сделанных в XVIII и XIX столетиях, можно было предполагать, что регенерация ножек возможна только при сохранении после ампутации остатка органа, что удаление конечности в целом влечет за собою всегда невозможность ее восстановления. Рядом исследований в начале XX столетия было показано, что у многих насекомых с неполным превращением регенерация наиболее полно происходит на уровне вертлуго-бедренного сочленения, в том месте, где конечность обычно обламывается при автогонии (Римский-Корсаков, 1913, у эмбий; там же относящаяся к этому вопросу литература). В то же время в некоторых исследованиях было установлено, что и при полном удалении конечности возможен регенеративный процесс (Child a. Young, 1903, у личинок *Agriionidae*; Римский-Корсаков, 1913, у эмбий). В этих случаях регенерация должна была происходить уже за счет тканей стернита.

У насекомых с полным превращением развитие ног у взрослого животного при удалении личиночной конечности дистальнее места расположения имагинального диска не может рассматриваться как регенера-

тивный процесс, поскольку имагинальный зачаток конечности остается неповрежденным. С этой точки зрения теряют свою ценность все те работы, где местоположение имагинального клеточного материала не принималось во внимание, например работы Мегужара (Megušar, 1907) и Абелоса (Abeloos, 1933) по жукам. Боденштейн (1935) на основании своих детальных опытов по регенерации конечностей у крапивницы считал, что удаление всего презумптивного имагинального материала ноги влечет за собою невозможность регенерационного процесса, несмотря на то, что в некоторых его опытах наблюдалось восстановление имагинальных ног и при ампутации всей гусеничной ноги, хотя и резко уменьшенных размеров. Бурдон (Bourdon, 1937), показавший у листоэда *Timarcha goettingensis* L., что регенерация ног возможна даже при удалении части гиподермы стернита, находился настолько под гипнозом невозможности регенерации при удалении эмбрионального имагинального материала, что высказал совершенно невероятное предположение о положении имагинального диска ноги у *Timarcha* в полости тела груди личинки.

Таким образом, в некоторых случаях регенерация наблюдалась при экстирпации всей конечности, но факт этот не был достаточно глубоко оценен авторами и остался незамеченным во всех основных обзорах по регенерации.

У *Galleria mellonella* L. было показано (Штейнберг, 1938), что регенерация имагинальных конечностей возможна не только при полной экстирпации гусеничных ножек, но и при вырезании части прилегающей грудной гиподермы. При этом уменьшенные, но нормально расчлененные конечности при полном удалении ножки были получены при операциях на предпоследней гусеничной стадии и в отдельных случаях при операции в самом начале развития последней стадии. При оперировании на 3—5-й день развития последней гусеничной стадии конечность за счет гиподермы стернита или совсем не развивалась или возникала лишь как уродливое, неправильно расчлененное образование, со сросшимися или укороченными члениками (рис. 3).

Несовершенная регенерация может зависеть от разных причин: от ограничения формообразовательных потенций гиподермы, как это предположил для тараканов Жинкин (1945), или же она может стоять в связи с ограничением регенеративных потенций других тканей, принимающих участие в формировании ноги и прежде всего мускулатуры. Наконец, можно думать и о нарушении корреляционных связей между отдельными тканями, несмотря на сохранение ими в отдельности морфологических потенций.

На срезах через уродливые конечности можно видеть всегда более слабое развитие мускулатуры; отдельные мышечные пучки или совсем отсутствуют или занимают деформированное положение. Следовательно, внешняя неполная расчлененность конечности сопровождается и неполной регенерацией мускулатуры. Однако характер морфогенетических связей покровной и мышечной ткани остается — на основании только опытов по регенерации — невыясненным и будет обсужден лишь после описания остальных экспериментов.

В дополнение к ранее проведенным экспериментам над гусеницами *Galleria* автором были поставлены опыты по удалению конечностей и прилегающей к ним гиподермы на группе других гусениц. К ним относятся: *Vanessa urticae* L., *Antheraea pernyi* Guer., *Loxostege verticalis* L., *Argyroproctoe betulaetana* Hw. и отдельные экземпляры других видов.

У *Vanessa urticae* L. опыты по удалению ножки совместно с прилегающей гиподермой окончились неудачно. Из 48 оперированных в III,

IV и V стадиях гусениц ни одна не достигла окукливания. Но при обрезании конечности у ее основания из нескольких десятков экземпляров в двух случаях при оперировании в начале четвертой стадии удалось получить миниатюрные уродливые ноги, подобные таковым у *Galleria mellonella* L. При оперировании на границе 1-го и 2-го члеников регенерировали нормальные несколько укороченные конечности. Результаты эти совпадают с данными Боденштейна (1935) и подтверждают существование и у крапивницы некоторой территории клеток гиподермы стернита, за счет которой возможна регенерация имагинальной конечности. Следует иметь в виду (Штейнберг, 1950), что регенерация крыла у крапивницы не возможна даже при оперировании на II гусеничной стадии.

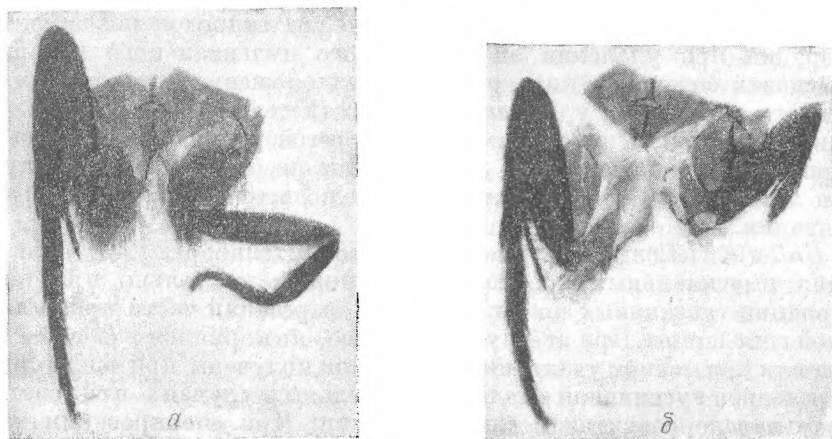


Рис. 3. *Galleria mellonella* L. Регенерировавшие конечности.
а — нормальная уменьшенная конечность, б — уродливая.

У *Antheraea pernyi* Guer. при удалении ножек у их основания на предпоследней гусеничной стадии происходит восстановление небольшой, большей частью не правильно расчлененной конечности бабочки. Удаление части гиподермы стернита, так же как и операции на последней стадии окончились неудачно, все гусеницы погибли. Во всяком случае и у китайского дубового шелкопряда регенерация за счет непосредственно прилегающего к ножке гиподермы стернита вполне возможна.

У *Loxostege verticalis* L. и *Argyroplote betulaetana* Hw. при удалении гусеничных ног у их основания даже на последней гусеничной стадии происходит регенерация имагинальных конечностей.

Таким образом, опыты, проведенные на нескольких видах бабочек, подтвердили возможность регенерации имагинальных ног за счет прилегающей брюшной гиподермы; одновременно они доказали, что возникающие при этом конечности часто имеют неполное расчленение и ненормальные соотносительные размеры отдельных члеников.

Трансплантация конечностей

Для выяснения относительной роли гиподермы и мускулатуры и их взаимосвязи при развитии конечности были поставлены опыты по пересадке гусеничных ног в чуждое им местоположение, имея в виду возможность их метаморфоза в новых условиях. Опыты по трансплантации конечностей некоторыми исследователями производились (Боденштейн, Фурукава, Балазук, Маузер). Ими была разработана техника сращения

и показана возможность приживания и развития конечности в новых условиях. Однако в этих исследованиях остался не проанализированным вопрос о характере сегментации трансплантированной конечности. Между тем только по расчлененности можно было бы судить о потенциях личиночной гиподермы ноги при трансплантации и значении мускулатуры в развитии полноценной конечности.

Для того чтобы одновременно проверить специфичность гиподермы ноги, невозможность развития за ее счет других органов, например крыльев, опыты с пересадкой гусеничных конечностей *Galleria mellonella* L. были поставлены так, что нога развивалась в том месте, где нормально должно было бы развиваться крыло. Они ставились в следующих двух вариантах: 1) гусеничная нога пересаживалась целиком вместе с небольшим участком гиподермы стернита; 2) пересаживался только 1-й членик гусеничной ноги. В обоих случаях пересадка производилась на место имагинального диска крыла средне- или заднегруди, который предварительно удалялся вместе с небольшой частью туловищной гиподермы. Опыты ставились на гусеницах последней и предпоследней стадий; они суммированы в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

Пересадка гусеничной ноги среднегруди на место эмбриональной территории крыла у *Galleria mellonella* L.

Операция	Оперированная стадия	Всего оперировано	Прижились пересаженные конечности	Развилось		В том числе развилось		
				куколок	бабочек	крыло	нога на месте крыла	крыло + нога
Пересадка гусеничной ноги	Предпоследняя .	35	18	27	20	11	—	4
	Последняя . . .	10	8	8	5	8	—	—
Пересадка 1-го членика гусеничной ноги	Предпоследняя .	30	17	25	16	20	2	1
	Последняя . . .	10	2	8	7	6	1	—

Из приведенных цифр видно, что более чем в 50% случаев трансплантат приживался, что особенно хорошо можно было видеть после линьки в последнюю стадию; в этих случаях на боковой поверхности груди торчала наружу гусеничная нога, гиподерма основания которой без какого-либо видимого шва переходила в покровы хозяина. Однако несмотря на хорошее приживание гусеничных ног или просто 1-го ее членика, имагинальные конечности оказались заведомо развитыми лишь в 8 случаях, причем у всех бабочек нога развивалась независимо от крыла, несмотря на то, что у пяти из них оно одновременно регенерировало. Приводим описание некоторых характерных экземпляров:

№ 2031 (рис. 4). У бабочки несколько вентральнее переднего крыла развивалась хорошо расчлененная, покрытая нормальным чешуйчатым покровом конечность, значительно короче нормальной. На этой ноге можно различить бедро, голень и четырехчлениковую лапку, оканчивающуюся подушечкой с когтями; пара шилов на голени не развита. Переднее крыло развито на среднегруди нормально.

№ 2089 (рис. 5). Внешний вид бабочки ничем не отличался от нормального. Однако под передним крылом на среднегрудь торчал наружу длинный палочковидный придаток, совершенно нерасчлененный и покрытый редкими чешуйками. На микроскопическом препарате в нем без труда можно было признать нерасчлененную, лишенную мускулатуры конечность, совершенно обособленную от крыла и в значительной степени и от других тканей хозяина, так как в основании этой конечности находился небольшой эпителиальный хитинизированный пузырек, образовавшийся несомненно при некотором погружении в полость тела хозяина трансплантата и изолировавший себя таким образом от его тканей.

№ 2791. В том месте, где должна была бы находиться трансплантированная конечность, развиты две конечности, т. е. при метаморфозе произошло удвоение имажинальных ног, развившихся из одного

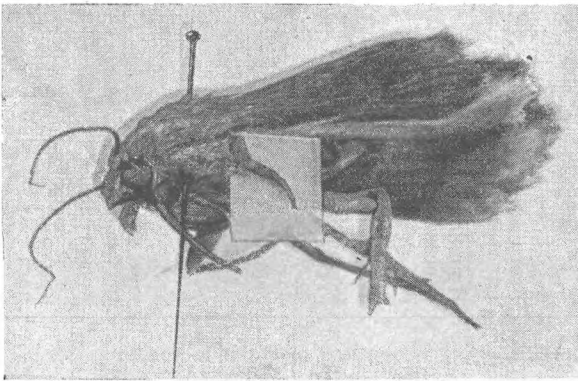


Рис. 4. *Galleria mellonella* L. № 2031. Общий вид бабочки. Нога, регенерировавшая из трансплантата на среднегрудь рядом с крылом.

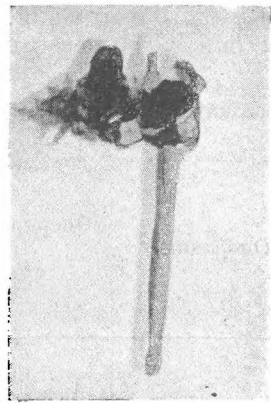


Рис. 5. *Galleria mellonella* L. № 2089. Отпрепарованная с среднегрудь изпод крыла нерасчлененная конечность бабочки, развившаяся из трансплантата.

пересаженного членика. Обе конечности хорошо расчленены и покрыты нормальным покровом чешуек. В каждой можно различить четырехчлениковую лапку, голень и бедро. Базальные чешуйки менее ясно отчленены. На одной конечности можно различить в дистальной части голени пару шипов, а на конце лапки — коготки с подушечкой.

Крыло во всех случаях регенерировало за счет тканей хозяина. Среди вылетевших бабочек, правда, было несколько, у которых регенерировавшее крыло отличалось от нормального несколько утолщенным передним краем. У двух из них это утолщение было особенно ясно заметно. Кроме того, у этих же двух бабочек чешуйки костальной части крыла необычно торчали в разные стороны. Однако участие гиподермы ноги в образовании этих крыльев остается весьма сомнительным, тем более, что одно из них приходится на заднее крыло, и нужно было бы ожидать в химерном органе развития пигментированных ножных чешуек, которые, однако, отсутствовали. Поэтому более правильно считать, что гиподерма ноги

и у этих двух бабочек в морфогенезе крыла участия не принимала и деформация их связана с находившимся рядом трансплантатом, мешавшим нормальному развитию крыла.

Проведенные опыты позволяют сделать некоторые выводы по связи гиподермы и мускулатуры при развитии конечности. Дело в том, что образовавшаяся на боковой поверхности груди имагинальная конечность в большинстве случаев была хорошо расчленена, причем у одного экземпляра развилась даже как удвоенное образование. Следовательно, в пересаженной ноге гусеницы или даже только в 1-м членике ноги гусеницы было все необходимое и достаточное для дифференцировки имагинальной ноги. При пересадке захватывались, конечно, кроме гиподермы и мышечные волокна и, вероятно, именно их сочетание и определило возможность хорошего расчленения. Эта взаимосвязь не определяла, однако, строгой детерминации системы, поскольку была возможность развития удвоенной конечности и тем самым регуляторных процессов. Значение взаимосвязи с мышцами становится особенно убедительным на примере № 2089 и второго такого же экземпляра, у которых отсутствие расчлененности было одновременно связано с несомненным недоразвитием мышц. Обращает на себя также внимание, что расчленение конечности происходило, очевидно, без всякого участия нервной системы, во всяком случае тех нервов, которые обычно иннервируют конечность. Этим объясняется и полная функциональная их атрофия: движения отдельных члеников на конечности, развившейся из трансплантата, ни разу наблюдать не удалось.¹

Пересадка гусеничных ног в полость тела

Ранее было установлено (Штейнберг, 1950), что пересаженная в полость тела гиподерма способна не только литья с дифференцировкой имагинальных структур, но может образовать имагинальные органы — крылья. Метод пересадки в полость тела был применен и для анализа развития конечностей. Для этого в полость тела взрослых гусениц пересаживались два-три членика гусеничных ног, вырезанных у гусениц последней или предпоследней стадий. В некоторых опытах до пересадки членики продольно надрезались и у них удалялись мышцы, в других — гиподерма выворачивалась наружу, обрезались мышцы и в таком вывернутом наизнанку виде и пересаживались; наконец, часть опытов была проведена без предварительного удаления мышц — часть ноги отрезалась и непосредственно пересаживалась в полость тела. Как на это было указано, имагинальный диск ноги *Galleria mellonella* L. образуется в конце последней гусеничной стадии; вследствие этого при имплантации члеников гусеничных ног невозможно было отделить гиподерму от клеточного материала будущей имагинальной ноги.

Пересаженные членики ног большей частью недоразвиваются и погибают; трудно, конечно, определить причины, почему гиподерма поверхности тела значительно легче образует эпителиальные пузырьки, чем таковая ноги. Из 98 пересадок только в девяти случаях удалось получить эпителиальные пузырьки, из них в шести произошла органологическая дифференцировка ногоподобных образований. Примерами могут служить:

¹ В проведенных опытах ни разу не произошло тесного сближения гиподермы гусеничной ноги с таковой крыла, химерные ного-крыловые образования не развивались. Это лишний раз свидетельствует о полной несостоятельности гипотезы Гольдшмидта (1945) о морфологической близости крыльев и конечностей насекомых, о происхождении якобы тех и других из параподий кольчатых червей.

№ 152 (рис. 6). У вылетевшей бабочки в полости тела продолговатый эпителиальный пузырек; в нем просвечивает темная масса гусеничной кутикулы, большое число чешуек и вдающееся далеко в полость пузырька продолговатое выпячивание. При разрезе стенок пузырька, удалении остатков гусеничного покрова и чешуек становится очевидным, что выпячивание стенки представляет собою недоразвитую имагинальную ногу, покрытую куколочной кутикулой и небольшим числом чешуек. Как при тотальном рассмотрении объекта, так и в особенности на срезах видно, что в этой ноге выражено лишь одно сочленение, причем в этом месте отходит в сторону от основной оси ноги добавочное нерасчлененное образование, которое может быть рассматриваемо как удвоение. На срезах видно, что покров ноги состоит из мелких эпителиальных клеток, без заметных клеточных границ, а середина заполнена бесструктурной массой с единичными кровяными клетками. Только около сочленения к не-

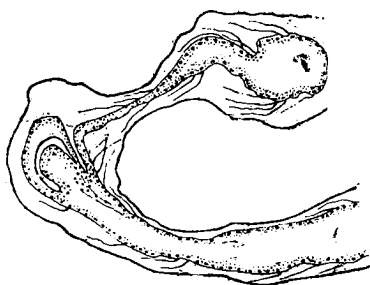


Рис. 6. *Galleria mellonella* L. № 152. Отпрепарованная из эпителиального пузырька конечность, покрытая куколочной кутикулой и небольшим числом чешуек. В ее средней части на срезе видно расчленение и отходящее вправо удвоение. В месте расчленения несколько мышечных клеток. Ув. об. 8 мм, ок. 4 комп.

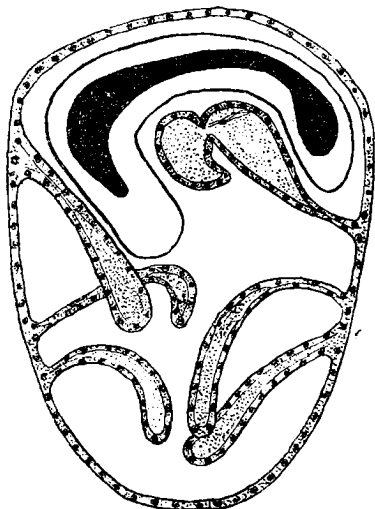


Рис. 7. *Galleria mellonella* L. № 169. Эпителиальный пузырек, схематизированный графическая реконструкция. Видны пять нерасчлененных выпячиваний и шестое с намечающимся расчленением и пучком мышечных клеток в этом месте. Черное — гусеничная кутикула; окружающая ее черная линия — куколочная кутикула.

му подходят несколько веретеновидных, повидимому, мышечных клеток. Это совпадение местоположения сократительных элементов с единственным сочленением обращает на себя внимание.

№ 169 (рис. 7). У этого экземпляра в полость тела пузырька вдаются 6 разной величины выпячиваний. Рисунок дает схематическую графическую реконструкцию их взаиморасположения. Все они, кроме одного, состоят из эпителиальных клеток с бесструктурной центральной частью, не обнаруживают признаков сегментации и лишены каких бы то ни было мышечных элементов. Только одно выпячивание, большее по величине, напоминает двухчленистую конечность, хотя расчлененность на ней менее ясна, чем у предыдущего экземпляра. Но именно только в месте намечающегося расчленения располагается группа мышечных клеток, что снова свидетельствует в пользу имеющейся здесь какой-то причинной связи.

№ 2678 (рис. 8, а—г). У этой бабочки в эпителиальном пузырьке оказалась хорошо дифференцированная конечность. Она состоит из 7—8 члеников, из которых первый, небольшой, неясно связан со стенкой пузырька и может быть гомологизирован с тазиком или вертлугом; за ним следуют второй и третий, значительно большей длины и более широкие членики, которые соответствуют бедру и голени. К голени причленяются 5 хорошо отчлененных друг от друга члеников лапки (рис. 8, а), причем концевой несет 2 коготка и подушечку. Кроме этих элементов нормальной конечности, в месте сочленения бедра и голени отходит в сторону еще один длинный нерасчлененный вырост, который можно рассматривать как недифференцированное удвоение. Снаружи конечность покрыта хорошо развитыми чешуйками. В этой конечности развиты не просто отдельные мышечные экземпляры, но настоящие мышечные пучки, часть из которых можно совершенно ясно гомологизировать с нормальными мышцами конечности; в бедре и голени (рис. 8, б) они отличаются лишь несколько меньшим числом мышечных элементов. Через голень и членики лапки проходит характерная толстая связка (рис. 8, а), прикрепляющаяся, как и в нормальной конечности, около коготков; мышечные элементы в лапке отсутствуют. Кроме мышц в конечности можно различить отдельные кровяные клетки и хорошо развитые трахеолы (рис. 8, в), особенно в дистальной ее части. Присутствие нерва осталось невыясненным. Происхождение мышечных клеток, трахей и крови может рассматриваться различно. С одной стороны, на срезах видно, как полость первого членика непосредственно сообщается с полостью тела бабочки, и, вероятно, как миобласты, так и веточки трахей, а тем более кровяные клетки могли мигрировать из полости тела хозяина. С другой стороны, более вероятно, что мышечные элементы возникли при метаморфозе из соответственной ткани гусеницы, поскольку при операции пересаживания членики были только продольно разрезаны и мышцы гусеничных ног удалены полностью не были. На рис. 8, г видны крупные миобласты, дифференцирующиеся в мышечные волокна. Развитие имажинальной мускулатуры из

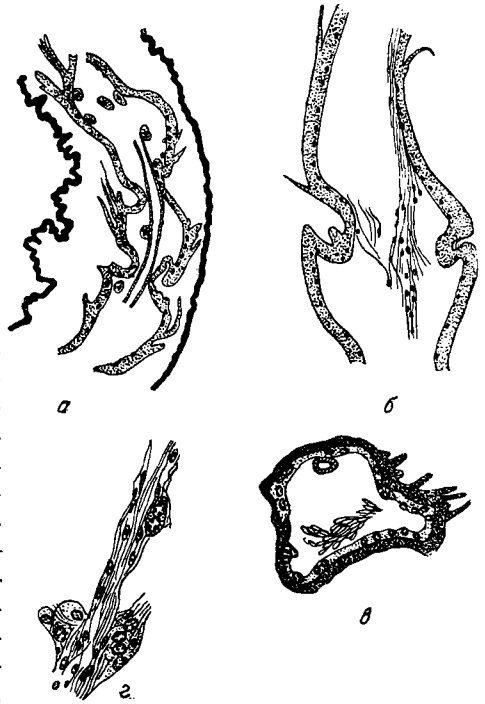


Рис. 8. *Galleria mellonella* L. № 2688. Части срезов через конечность из эпителиального пузырька.

а — членики лапки с отдельными чешуйками, проходящей внутри коготковой связки и кровяными клетками. Снаружи — кутикулярная кутикула. Ув. об. 4 мм. ок. 5 комп., ум. $\frac{1}{2}$; б — место сочленения бедра и голени; виден хорошо развитый пучок мышечных клеток. Ув. то же; в — перерезанный поперечно членик лапки; внутри трахеолы и коготковая связка. Ув. имм. 2 мм. ок. 4 комп., ум. $\frac{1}{2}$; г — мышечные клетки и прилегающие к ним миобласты из пучка в области бедра. Ув. имм. 2 мм. ок. 4 комп., ум. $\frac{1}{2}$.

личиночных мышц не исключает хорошей физиологической связи развившейся конечности с полостью тела хозяина, чем, вероятно, и объясняется столь полное развитие чешуйчатого покрова и отсутствие каких бы то ни было дегенерационных изменений в тканях даже в самой дистальной части ноги.

Из трех других пузырьков с конечностями в одном был найден короткий, с одним лишь сочленением отросток, с хорошо дифференцированными на конце коготками; у другого расчленение конечности в области бедра и голени было так же отчетливо, как и у № 2688, но дистальная часть осталась нерасчлененной; соответственно с этим, мускулатура оказалась развитой лишь в проксимальных частях, коготковая связка отсутствовала. У третьего — конечность очень короткая, с одним неясным расчленением и небольшим количеством в этом месте мышечных волокон.

Таким образом, во всех эпителиальных пузырьках наблюдалось соответствие между степенью расчлененности конечности и развитием в ней мускулатуры, причем даже топографически места сочленений совпали с местом прикрепления мышечных волокон.

Взаимодействие гиподермы и мускулатуры при развитии конечностей у насекомых

Изложенные в предыдущих разделах результаты отдельных серий экспериментов позволяют наметить первые контуры теории взаимосвязи гиподермы и мускулатуры при развитии и регенерации конечностей у насекомых.

Несомненно, что первый стимул к развитию имагинальной конечности дается гиподермой. Это можно заключить на основании:

1) нормального развития, при котором процесс у *Galleria* начинается всегда с утолщения в определенном месте независимо от других тканей слоя гиподермальных клеток, а у других видов (например мух) имеет место раннее обособление имагинальных ножных дисков;

2) опытов по регенерации, которые показали, что удаление всей конечности, даже с прилегающей гиподермой стернита, не исключает возможности регенерации нормальной конечности;

3) опытов по трансплантации гусеничных ног, показавших возможность развития имагинальных конечностей в чуждом для них месте;

4) опытов по имплантации, выяснивших возможность образования ногоподобных выпячиваний в полость эпителиальных пузырьков.

В то же время, однако, ясно, что нормальная сегментация конечности развивается только при наличии мускулатуры. В опытах с трансплантацией в сегментированной конечности всегда можно было видеть мышцы, более или менее нормально расположенные; но в двух случаях (№ 2089), при которых развились несегментированные, торчавшие наружу выросты, мускулатура отсутствовала. Еще яснее эта связь выступает в опытах с имплантацией: при хорошо развитой мускулатуре (№ 2688) в эпителиальном пузырьке развилась расчлененная на все основные части конечность; при ограниченном числе мышечных клеток — расчленение наблюдалось только в том месте, где эти клетки вошли в контакт с гиподермой (№ 152). При отсутствии мышечных клеток расчленение отсутствовало (№ 169).

Необходима ли для процесса сегментации специфическая мускулатура — в настоящее время окончательно решить невозможно. Вопрос этот упирается в происхождение самих мышечных клеток. На основании не вполне полных собственных наблюдений (см. ранее), а также данных:

Жинкина (1938) по регенерации конечностей у ракообразных, представляется наиболее вероятным, что мышечные клетки при метаморфозе конечности могут возникать исключительно из миобластов, происходящих, в свою очередь, из местных личиночных мышц, подвергающихся гистолизу. При трансплантации и имплантации невозможно настолько чисто очистить пересаживаемую гиподерму, чтобы быть уверенным, что она полностью лишена связанной с ней мускулатурой, тем более, что в описанных опытах пересадка производилась всей гусеничной ноги или первого членика вместе с личиночной мускулатурой; да и при имплантации хорошая сегментация ноги внутри эпителиального пузырька была получена при пересадке в полость тела цельных двух члеников гусеничной ноги. Таким образом, опыт, при котором в конечность попадала бы заведомо чуждая ей мускулатура, был осуществлен лишь при регенерации ноги, за счет эмбриональной территории гиподермы стернита. В этих опытах полностью удалялась вся мускулатура ноги и прилегающие к ней волокна, и именно в этих случаях большей частью и наблюдались уродливые конечности. Однако это еще не дает основания утверждать, что для нормальной регенерации необходима специфическая мускулатура; скорее можно предполагать, что сами регенеративные возможности мускулатуры более ограничены, чем гиподермы, что подтверждается наблюдениями и над нормально расчлененными регенератами, поскольку мускулатура в них обычно развита слабее, чем в нормальной конечности, а особенно богато снабженные мускулатурой ножки насекомых вообще не регенерируют.

Неполная расчлененность и деформация конечности должна, однако, зависеть не только от одной мускулатуры, но и, вероятно, от ограничения потенций гиподермы по мере удаления от зачатка конечности. Нормальное расчленение при трансплантации ноги на боковую поверхность тела, возможность даже ее удвоения (№ 2791) и при этом более слабое развитие мускулатуры и общие небольшие размеры позволяют предполагать, что расчленение возникает в результате тесного взаимодействия гиподермы и мускулатуры. Это становится особенно вероятным, если учесть, что, по данным Лазаренко (1936), при установлении гистологической связи между мышечными волокнами и гиподермальным сухожилием активным элементом являются покровные клетки, вытягивающиеся колбовидно и как бы улавливающие мышечные волокна. Поэтому следует считать, что в определенных участках гиподермы возникают какие-то влияния, определяющие (хемотактически?) приближение миобластов и их укрепление в этих точках, после чего в этих местах начинают формироваться уже собственно гиподермальные впячивания, характерные для границы сегментов. Это влияние мышечных клеток может быть или функционального характера, связанного с развитием в них сократительных волокон, или морфогенного по типу эмбриональных взаимодействий. Таким образом, как само образование имагинальной конечности, так и ее будущая расчлененность потенциально определены морфогенными возможностями гиподермы. В результате активного ее воздействия на недифференцированные мышечные элементы и обратного воздействия этих последних на гиподерму происходит реализация расчлененности конечности.

Нервная система в этом процессе, судя по опытам с транс- и имплантацией, сколько-нибудь существенного значения не имеет.

Таким образом, при развитии конечности ведущая роль хотя и принадлежит гиподерме, но ее значение выступает в тесной связи с мускулатурой.

ЛИТЕРАТУРА

- Г а н и н М. 1876. Материалы к познанию постэмбрионального развития насекомых. Варшава: 1—71. — Ж и н к и н Л. Н. 1938. Регенерация мускулатуры у ракообразных. Арх. анат. гист. и эмбр., 19 : 402—429. — Ж и н к и н Л. Н. 1945. Регенерация конечностей у *Periplaneta orientalis*. Докл. АН СССР, 48 : 555—557. — К а р а в а е в В. 1898. Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Z. wiss. Zool., 64 : 385—478. — К о в а л е в с к и й А. О. 1885. Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zool. Anz., 8 : 98—103; 123—128; 153—157. — Л а з а р е н к о Т. 1936. О прикреплении поперечнополосатых мышечных волокон к хитину при помощи гиподермальных клеток. Арх. анат. гист. и эмбр., 15 : 36—44. — Н а с о н о в Н. В. 1886. К постэмбриональному развитию муравья *Lasius flavus*. Прот. зоол. отд. общ. любит. естеств., 1 : 5—16. — Р и м с к и й - К о р с а к о в М. Н. 1913. Наблюдения над строением и регенерацией конечностей у эмбий. Тр. Петерб. общ. естеств., 42 : 57—290. — Ш т е й н б е р г Д. М. 1938. Эмбриональная территория крыла и ноги в гиподерме гусениц. Биол. журн., 7 : 993—1012. — Ш т е й н б е р г Д. М. 1950. Сравнительная оценка регенеративных возможностей у насекомых. Зоол. журн., XXIX, 3 : 267—276. — Ш т е й н б е р г Д. М. 1950. Возможности развития гиподермы крыльев бабочек при пересадке зачатков их в полость тела. Докл. АН СССР, LXXI, 6 : 1159—1162. — A b e l l o s M. 1933. Sur la régénération des pattes chez le coléoptère. C. R. Soc. Biol., 113 : 17—19. — A u e r b a c h Ch. 1935—1936. The development of the legs, wings and halteres in the wild type and some mutants strains of *Drosophila melanogaster*. Trans. R. Soc. Edinburgh, 58 : 787—816. — B o d e n s t e i n D. 1935. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen der Schmetterlingsbeine. Roux Arch., 133 : 156—192. — B o u r d o n I. 1937. Sur la régénération des nébauches de quelques organes imaginaires chez le coléoptère *Timarcha goettingensis*. C. R. Soc. Biol., 124 : 872—874. — C h e n T. Y. 1929. On the development of imaginal buds in normal and mutant *Drosophila melanogaster*. Journ. morph. a. physiol., 47 : 135—199. — C h i l d C. and Y o u n g N. 1903. Regeneration of the appendages in nymphs of the Agrionidae. Arch. f. Entwickl., 15 : 543—602. — G e i g y R. 1931. Erzeugung rein imaginaldefekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. Roux Arch., 125 : 406—447. — G o l d s c h m i d t R. 1945. The structure of podoptere, a homoetic mutant of *Drosophila melanogaster*. Journ. morph., 77 : 71—103. — H o w l a n d R. and C h i l d C. 1935. Experimental studies on development in *Drosophila melanogaster*. Journ. exp. Zool., 70 : 415—428. — L o w n e. 1890—1895. The anatomy, physiology and development of the blow fly (*Calliphora ery throcephala*). London, 1 a. II. — M e g u š a r F. 1907. Die Regeneration bei Coleopteren. Arch. f. Entwickl., 25 : 148—234. — Ö e r t e l E. 1930. Metamorphosis in the honey bee. Journ. morph., 50 : 295—332. — P é r e z Ch. 1910. Recherches hystologiques sur la métamorphose des Muscides *Calliphora erythrocephala*. Arch. Zool. exp. et génér., ser. 5, 4 : 1—274. — V a n R e e s I. 1889. Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. Zool. Jahrb., Abt. Anat., 3 : 1—134. — T i e g s O. W. 1922. Researches on the insect metamorphosis. Trans. R. Soc. South Australia, 46 : 319—527. — W a d d i n g t o n C. 1940. The genetic control of wing development in *Drosophila*. Journ. of genet., 41 : 75—139.

Зоологический институт
Академии Наук СССР,
Ленинград