

Э. И. Слепян

**О МОРФОЛОГИИ ТРАХЕЙНОЙ СИСТЕМЫ ЛИЧИНОК ГАЛЛИЦ
(DIPTERA, ITONIDIDAE) В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ
ИХ БИОЛОГИИ**[E. I. SLEPJAN. ON THE MORPHOLOGY OF THE TRACHEAL SYSTEM IN LARVAE
(DIPTERA, ITONIDIDAE) AS RELATED TO THEIR BIOLOGY]

Проблема изучения галлов и терат на растениях как гостальных биотопов с особыми эндостациями включает и вопрос о характере влияния этих новообразований на органогенез и морфологические адаптации у их возбудителей. В рамках этого вопроса особый интерес представляет организация личинок, так как именно они и являются в большинстве случаев галло- или тератообразователями.

Анализ морфологии и тонкого строения пищеварительного тракта личинок ряда видов галлиц-галлообразователей показал, что эволюция этого семейства по пути сужения пищевой специализации и развития высокой гостальной и топологической специфичности привела к структурным упрощениям. Эти упрощения в некоторых случаях были столь глубоки (например, у *Anisostephus betulinum* Kieff.), что план строения пищеварительного тракта личинок явился своеобразной «реверсией» морфологического плана пищеварительного тракта предков насекомых. Однако, наряду с упрощением пищеварительного тракта, личинки галлиц-галлообразователей характеризуются усложнением дифференциации и сильным развитием пары передне-кишечных слюнных желез.

И черты упрощения, и черты усложнения организации являются адаптивными и находятся у личинок галлиц в тесной связи с их биологией паразитов растений, а также с ролью галлов и терат как гостальных биотопов.

Выявление эволюционных изменений морфогенеза эндосоматических органов у галло- и тератообразователей (Слепян, 1960) делает закономерным и вопрос о влиянии галлов и терат как среды обитания на эктосоматические органы. В связи с этим представляет интерес анализ трахейной системы, так как известна связь ее морфологии с образом жизни вида. Существенно, что галлы и тераты изменчивы по гистологическим признакам, которые обуславливают, в первую очередь, особенности микроклимата, в котором функционируют трахеи. Здесь необходимо отметить изменчивость толщины тканей, окружающих личиночную камеру, изменчивость характера, степени одревеснения и толщины клеточных стенок в этих тканях в процессе онтогенеза новообразования, изменчивость числа, объема и распределения межклетников и, наконец, изменчивость газообмена эндостаций галлов и терат с атмосферой местообитания растений-хозяев. В силу этой изменчивости личинки галло- и тератообразователей находятся в процессе онтогенеза под воздействием как микроклимата, образующегося в самих новообразованиях, так и микро-

климата местообитаний растений-хозяев. В ряде случаев микроклимат новообразований может быть более влажным, отличаться менее резкими колебаниями температуры, чем микроклимат фитоценоза. Это способствует проникновению галло- и тератообразователей в крайние условия существования, а также стабилизирует режим их паразитирования на растениях.

В связи со всем этим и правомочен вопрос о характере влияния новообразований на растениях как среды обитания на трахейную систему их возбудителей, являющихся гостально и топологически специфичными паразитами растений.

Ответ на этот вопрос может быть найден лишь при анализе трахейной системы личинок таких видов, которые вызывают новообразования, в различной степени открытые для прямого действия микроклимата, окружающего пораженный орган растения-хозяина.

Нами была изучена трахейная система 5 специфичных видов растительноядных галлиц и одного вида хищной галлицы для сравнения. Этими видами были:

1) *Macrodiplosis dryobia* F. Lw. Личинки этого вида обитают на поверхности листьев *Quercus robur* L. под заворотами листьев, в условиях микроклимата, в котором находится пораженный побег.

2) *Perrisia fraxini* Kieff. Личинки этого вида развиваются в галлах, образующихся из центральной жилки листа *Fraxinus excelsior* L. Закрытые галлы хорошо аэрируются и к концу онтогенеза личинки вскрываются.

3) *Perrisia urticae* Perg. Личинки этого вида находятся в пузырчатых тонкостенных галлах, образующихся из листовой пластинки *Urtica dioica* L. и имеющих небольшое выходное отверстие.

4) *Iteomyia capreae* Winn. Онтогенез личинок этого вида протекает в галлах на листьях *Salix caprea* L. Личиночная полость находится в тканях, образовавшихся в процессе галлообразования. Полость личинки со всех сторон окружена многоклеточным слоем вторичной, галловой меристемы, возникшей из мезофилла, который к периферии галла покрыт одревесневшей паренхимой. Выходное отверстие в галле образуется к концу онтогенеза личинки.

5) *Lasioptera rubi* Heeg. У этого вида личинки инкапсулированы в разросшейся при образовании галла паренхиме молодых побегов малины. Микроклимат личиночных камер в галлах этого насекомого не имеет непосредственной связи с микроклиматом местообитания пораженного растения.

Для сравнения была изучена также морфология трахейной системы хищных личинок *Phaenobremia* sp., обитавших в колониях *Aphis pomi* Deg. на яблоне.

Морфология трахейной системы изучалась прижизненно. Работа проводилась на Кафедре зоологии беспозвоночных Ленинградского университета на материале, собранном в июне 1954 г. в окрестностях Ленинграда.

Анализ трахейной системы взрослых личинок изученных нами видов показал, что все они имеют девять пар функционирующих дыхалец. Среди этих пар — одна проторакальная и восемь пар брюшных, располагающихся на 1—8-м брюшных сегментах. Таким же числом дыхалец характеризуются и личинки галлиц, описанные в литературе, например *Cecidomyia brachyntera* Schwägr. (Гернет, 1867) и *Rhabdophaga saliciperda* Dufour (Sen, 1939). Исключением являются лишь личинки *Mayetiola destructor* Say, у которых зарегистрированы десять пар дыхалец (Знаменский, 1926; Naseman, 1931), однако девять из них в начале онтогенеза личинки закрыты. Для сравнения укажем, что личинки первого возраста развивающейся в мезофилле *Buxus sempervirens* L. галлицы *Monarthropalpus buxi* Lab. вообще апнейстические (Hamilton, 1925).

Морфология трахейной системы как с вентральной, так и с дорзальной стороны тела отличается рядом особенностей. На вентральной стороне тела, на некотором расстоянии от его бокового края, латерально от головы до анального сегмента брюшка проходят два трахейных ствола, дающие на концах тонкие разветвления (рис. 1, 2; 3, 2; 4, 2). Между этими стволами в области передней половины проторакального сегмента, соединяя их, располагается небольшой трахейный ствол-перемычка, выги-

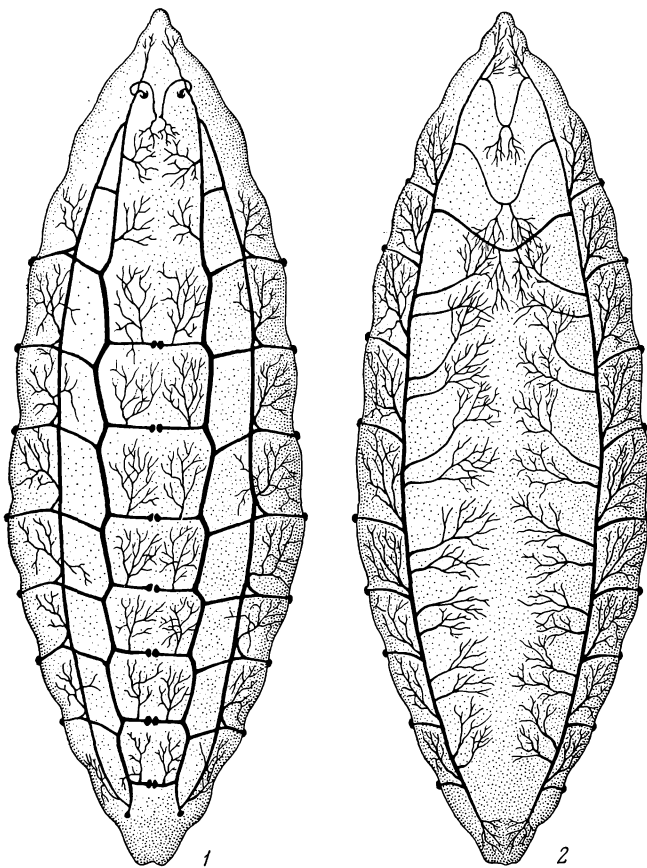


Рис. 1. *Lasioptera rubi* Heeg.

1 — личинка с дорзальной [стороны; 2 — личинка с вентральной стороны.

бающийся у одних видов до конца (*Lasioptera rubi* Heeg. — рис. 1, 2; *Perrisia fraxini* Kieff. — рис. 4, 2), а у других до половины первого сегмента груди (*Phaenobremia* sp. — рис. 2, 2; *Perrisia urticae* Perr. — рис. 3, 2). Книзу от этого стволика от конца его выгиба, у некоторых же видов и кверху (*Perrisia urticae* Perr. — рис. 3, 2), а также от места его ответвления с каждой из боковых сторон отходит по разветвляющейся на конце ветви. Такая же перемычка между обоими трахейными стволами находится в мезоторакальном сегменте, причем оба ответвления ее могут быть обращены и вперед и назад (*Phaenobremia* sp. — рис. 2, 2). Тождественная перемычка находится в метаторакальном сегменте.

От каждого из главных вентральных трахейных стволов в участках между ответвлениями, заканчивающимися дыхальцами, в передней половине первых семи брюшных сегментов к медиальной линии тела и

вперед парами отходят отдельные трахейные ветви, связанные с пищеварительным трактом. Передние ветви 1—4-й пар (*Phaenobremia* sp. — рис. 2, 2) могут протягиваться кпереди почти на $1\frac{1}{2}$ сегмента, изгибаясь ближе

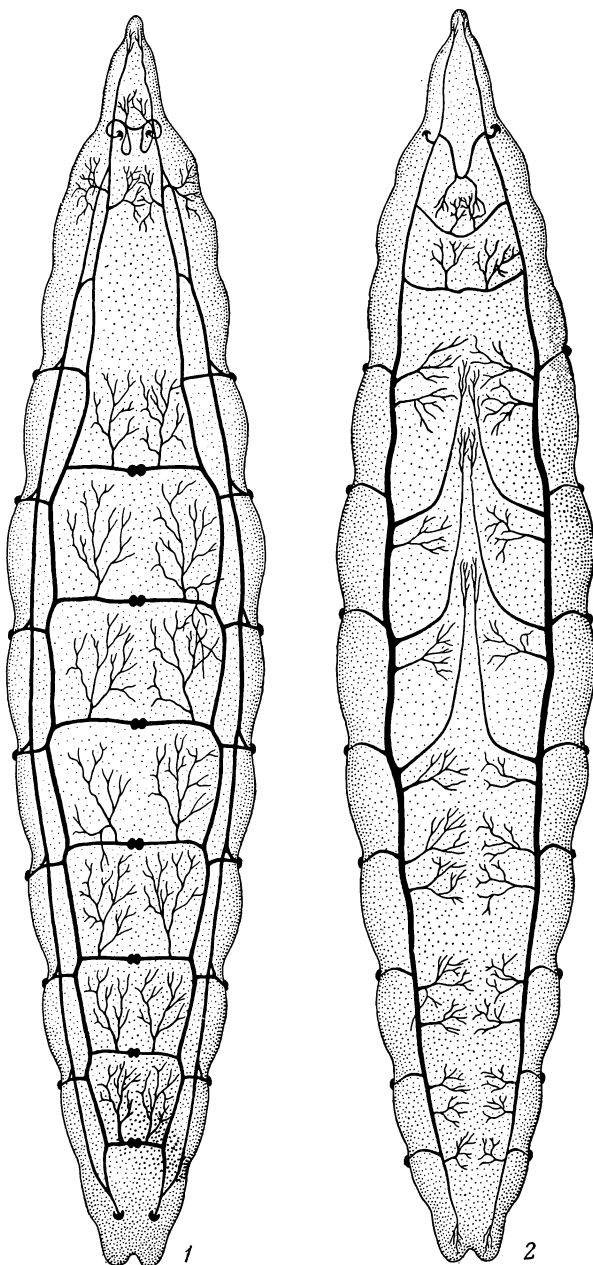


Рис. 2. *Phaenobremia* sp.

1 — личинка с дорзальной стороны; 2 — личинка с вентральной стороны.

к медиальной линии тела и давая разветвления только на самом конце. Однако резкой границы между передними и задними ответвлениями может и не быть (*Lasioptera rubi* Heeg. — рис. 1, 2; *Perrisia fraxini* Kieff. — рис. 4, 2).

В первом случае обычно более разветвляется задняя трахея, хотя она и короче передней в несколько раз. Во втором случае более разветвлена передняя трахея, превышающая вторую примерно в два раза. У отдельных видов (*Phaenobremia* sp. — рис. 2, 2; *Perrisia urticae* Perr. — рис. 3, 2)

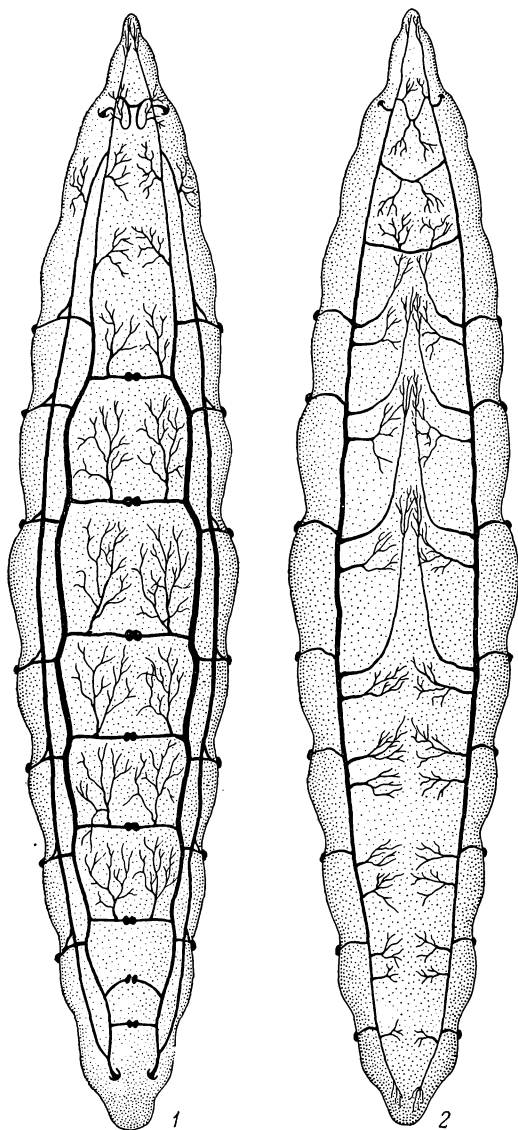


Рис. 3. *Perrisia urticae* Perr.

1 — личинка с дорзальной стороны; 2 — личинка с вентральной стороны.

в начале преанального сегмента к медиальной линии тела от каждого латерального ствола отходит по одной более длинной трахейной ветви. От главного трахейного ствола в месте отхождения ветви, заканчивающейся дыхальцем, или выше этого места у одних видов от мезоторакального до 7-го брюшного сегмента, а у других видов (*Perrisia urticae* Perr. — рис. 3, 2; *Perrisia fraxini* Kieff. — рис. 4, 2) от 1-го до 7-го брюшного сегмента с каждой стороны тела отходят вперед разветвляющиеся в пределах одного сегмента ветви трахей.

Таким образом, вентрально трахейная система личинок галлиц последних возрастов метамерна и билатерально симметрична.

Морфология трахей дорзальной стороны тела иная и значительно сложнее. Ближе к медиальной оси тела от головы до анального сегмента протягивается пара толстых дорзальных трахейных стволов, заканчивающихся на переднем конце разветвлениями. В начале проторакального сегмента или ближе к его середине оба эти ствола соединены трахейным стволиком-перемычкой, выгибающимся в сторону задней части тела. Ближе к середине этой перемычки, изгибаясь у одних видов вниз, а у других видов вверх, отходят парные (*Phaenobremia* sp. —

рис. 2, 1; *Perrisia urticae* Perr. — рис. 3, 1; *Perrisia fraxini* Kieff. — рис. 4, 1), ветвящиеся на концах трахейные ветви. В области мезоторакального и метоторакального сегментов, у разных видов в различной близости друг к другу, к середине или латерально с каждой стороны тела также отходит по одной трахейной ветви, ветвящейся на конце.

В области передних границ 2—8-го брюшных сегментов медиально и почти под прямым углом от каждого дорзального ствола отходит заканчи-

вающаяся на конце ампулой трахейная ветвь (рис. 7; *Iteomyia capreae* Winn. — рис. 6). По медиальной линии эти ампулы соприкасаются, но не анастомозируют. Таким образом, дорзальные стволы соединяются только в грудных сегментах. Наличие ампул является отличительной особенностью организации трахейной системы личинок галлиц. Однако

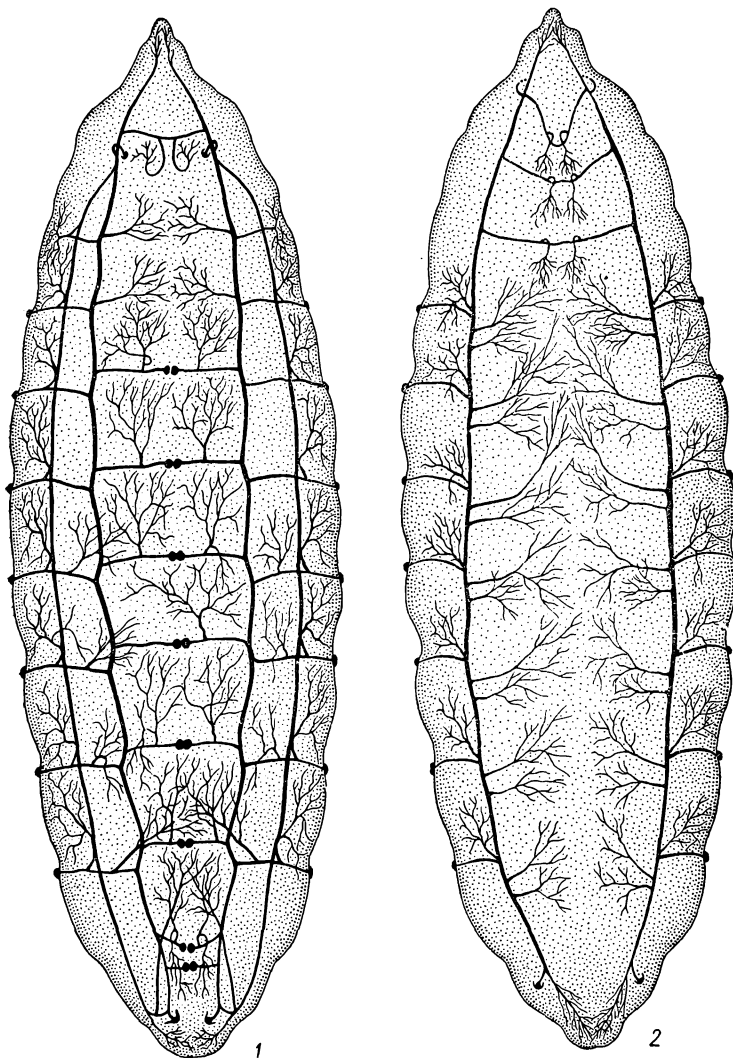


Рис. 4. *Perrisia fraxini* Kieff.

1 — личинка с дорзальной стороны; 2 — личинка с вентральной стороны.

роль этих образований не ясна, а сравнимые образования у личинок других насекомых не известны.

На половине расстояния от дорзального ствола до ампулы обычно с каждой стороны тела отходит вперед по одной, сильно ветвящейся ветви, образующей вторичные, третичные, четвертичные и пятого порядка утончающиеся разветвления. У границы 7-го и 8-го брюшных сегментов у некоторых видов (*Perrisia fraxini* Kieff. — рис. 4, 1; *Perrisia urticae* Perr. — рис. 3, 1) бывает не одна, а две пары трахейных стволов с ампулами. Раз-

ветвления у этих стволов могут отсутствовать (*Perrisia urticae* Perr. — рис. 3, 1).

В области преанального сегмента, так же как и проторакального, от каждого из дорзальных стволов берет начало не имеющая разветвлений ветвь, заканчивающаяся дыхальцем.

Латерально от дорзальных стволов в области 1—2-го грудных сегментов ответвляется еще одна пара более тонких трахейных стволов, тянущихся вдоль тела. В области 8-го брюшного сегмента эти стволы сливаются с дорзальным, давая в некото-

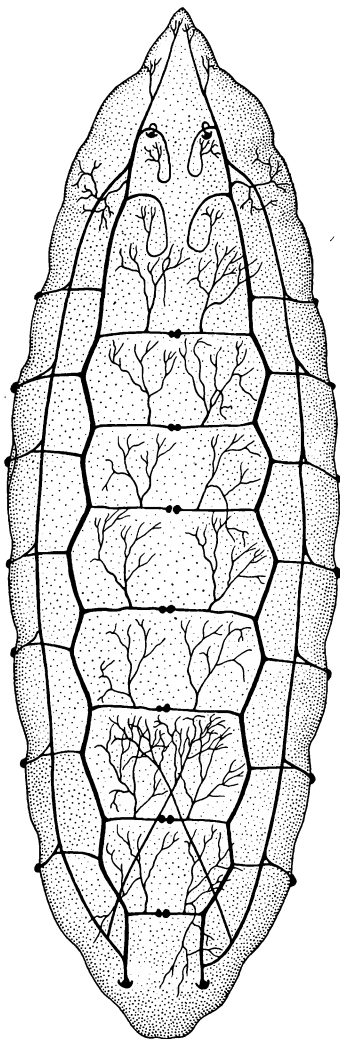


Рис. 5. *Macrodiptosis dryobia* F. Lw., личинка с дорзальной стороны.

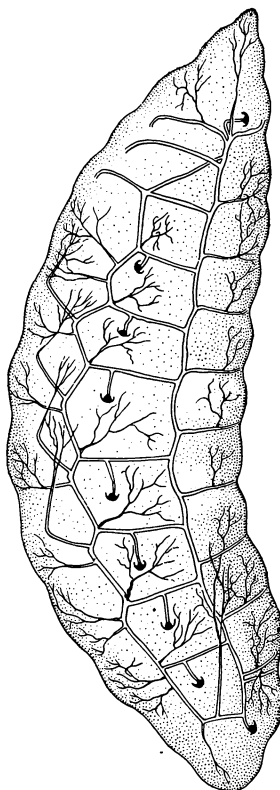


Рис. 6. *Iteomyia capreae* Winn., личинка с латеральной стороны.

рых случаях разветвляющуюся ветвь в анальный сегмент (*Perrisia fraxini* Kieff. — рис. 4, 1). В переднем конце 1—7-го брюшных сегментов от этих стволов ответвляется под острым углом с каждой стороны тела по одной ветви, заканчивающейся дыхальцем. Каждое дыхальце открывается на небольшой выпуклости тела.

От каждого из стволиков, заканчивающихся дыхальцем, ответвляется к спинной поверхности и назад ствол, соединяющийся с дорзальным трахейным стволом своей стороны. Места слияния этих ответвлений с дорзальными стволами находятся между сегментами тела ниже боковых ответвлений дорзальных стволов, кончающихся ампулами. Если эти по-

следние ответвления стягивают срединные стволы, то ответвления продольных боковых стволов растягивают их.

В ряде случаев (*Perrisia frazini* Kieff. — рис. 4, 1) от места слияния продольных боковых стволов с дорзальными по направлению к голове отходят трахейные ветви, протягивающиеся на расстояние примерно двух сегментов и разветвляющиеся на конце. От боковых продольных стволов между 1-м и 8-м брюшными сегментами, выше места ответвления трахей, заканчивающихся дыхальцем, в сторону головы может также отходить по одной, сильно ветвящейся трахее (*Lasioptera rubi* Heeg. — рис. 1, 1). Для личинки *Macrodiplosis dryobia* F. Lw. (рис. 5) характерна пара ветвящихся на конце и перекрещивающихся трахейных стволов, отходящих от латеральных продольных стволов в области 8-го сегмента брюшка и протягивающихся в сторону головы почти на 2 сегмента.

Таким образом, морфология трахейной системы дорзальной стороны тела также метамерна и билатерально симметрична.

Итак, трахейная система как растительная, так и хищных личинок галлиц является перипнейстической и по своему морфологическому плану не отличающейся от трахейной системы личинок близких к галлицам *Mycetophilidae* и *Sciaridae*. Подобный план трахейной системы считается рядом авторов архаичным (Кнаб, 1915; de Meijere, 1917); он не претерпел существенных изменений у личинок галлиц, хотя их биология значительно специализировалась по сравнению с биологией родственных семейств.

Отсутствие изменений морфологического плана трахейной системы у личинок галлиц-галлообразователей при сравнении этого факта с явлением эволюционного изменения морфологической дифференциации пищеварительного тракта у них под влиянием галлов и терат как гостальных биотопов указывает, что филогенетические изменения одной системы органов не обязательно обуславливают изменения других систем.

Анализируя общие особенности морфологической картины трахейной системы, необходимо подчеркнуть четыре момента. Обращает на себя внимание олигомеризация дыхалец. В то время как у гипотетических предков насекомых их 10 пар и такое же число чаще всего среди *Pteryogonea*, у личинок галлиц (за исключением *Mayetiola destructor* Say) имеется 9 пар дыхалец. Это прогрессивная специализация. Однако она свойственна и *Sciaridae* и *Mycetophilidae* (Freu, 1942; Shaw, 1953), в связи с чем и не может рассматриваться как возникшая под влиянием новообразований на растениях как среды обитания. Второе обстоятельство — это отсутствие анастомозов между дорзальными трахейными стволами на брюшных сегментах, так как каждый из метамерно ответвляющихся стволиков заканчивается ампулой — маленьким воздушным мешочком. Отсутствие анастомозов — примитивный признак, подчеркивающий архаичность морфологического плана трахейной системы личинок галлиц. Но хотя он вторичного происхождения (его нет у *Mycetophilidae* и *Sciaridae*), его функции и причины возникновения не ясны. Однако следует указать здесь один извест-

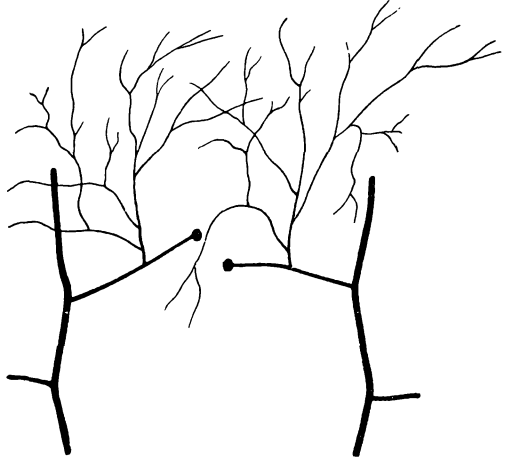


Рис. 7. *Perrisia urticae* Perr., трахея одного из срединных брюшных сегментов личинки с дорзальной стороны.

ный случай отсутствия ампул и наличия анастомозов дорзальных трахейных стволов у личинок галлиц. Они известны у обитающих в смоле личинок *Cecidomyia resinicoloides* Wlm. (Williams, 1910). Третье — это полная гомономность трахейной системы личинок галлиц, также характеризующая ее примитивность. Наконец четвертое, — это сильное развитие трахеации органов брюшных сегментов тела. Здесь обращает на себя внимание большой объем трахейных разветвлений у личинок *Lasioptera rubi* Heeg. и *Perrisia fraxini* Kieff., что обусловлено их развитием в закрытых галлах.

Таким образом, новообразования на растениях как гостальные биотопы не вызывают крупных изменений в морфогенезе трахейной системы галлиц, но приводят к увеличению объема абдоминальной трахейной системы у личинок тех видов, эндостации которых изолированы от прямого действия микроклимата, в котором развивается инвазированный орган растения-хозяина.

ЛИТЕРАТУРА

- Гернет К. Ф. 1867. О портящей сосну личинке *Cecidomyia brachyntera*. Тр. Русск. энтом. общ., IV, 1—2 : 61—74.
- Знаменский А. В. 1926. Насекомые, вредящие полеводству. I. Вредители зерновых злаков. Тр. Полтавск. сельскохозяй. опытн. ст., 50, Энтом. отдел., XIII, 1 : 1—296.
- Слепян Э. И. 1960. О различиях в строении пищеварительного тракта у личинок галлиц (Diptera, Itonididae) в связи с образом их жизни. Зоол. журн., XXXIX, 9 : 1362—1370.
- De Meijere I. C. H. 1917. Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und -Puppen. Zool. Jahrb., Syst., XL, 3—4 : 177—322.
- Freu R. 1942. Entwurf einer neuen Klassifikation der Mückenfamilie Sciaridae (Lycoriidae). Notulae Entom., XXII, 1—2 : 5—44.
- Hamilton L. L. 1925. The Boxwood Leaf Miner (*Monarthropalpus buxi* Lab.). Univ. Maryland Agric. Exp. St. Bull., 272 : 143—170.
- Haseман L. 1931. Anatomy of the Hessian fly larvae. Journ. Econ. Entom., 24, 2 : 417—419.
- Knab F. 1915. The Nemocera not a natural group of Diptera. Ann. Entom. Soc. Amer., VIII, 1 : 93—98.
- Sen P. 1939. On the structure (anatomical and histological) of the fullgrown larva *Rhabdophaga saliciperda* Dufour (Cecidomyidae : Diptera). Zool. Jahrb., Anat., 65, 1 : 37—62.
- Shaw F. K. 1953. A review of some of the more important contributions to our knowledge of the systematic relationships of the Sciaridae (Diptera). Proc. Hawaiian Entom. Soc., (1952), XV, 1 : 25—32.
- Williams F. X. 1910. The anatomy of the larva of *Cecidomyia resinicoloides* Williams. Ann. Entom. Soc. Amer., III, 1 : 45—60.