

УДК 595.78

ПАРАДОКСАЛЬНЫЕ ЛИЧИНОЧНЫЕ ЛИНЬКИ – АУТАПОМОРФИЯ ОТРЯДА ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA)

© 2024 г. Н. Ю. Клюге, * А. П. Седнева**

Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: n.kluge@spbu.ru,

**e-mail: sedneva10628@gmail.com

Поступила в редакцию 15.01.2024 г.

После доработки 16.01.2024 г.

Принята к публикации 16.01.2024 г.

Для всех исследованных видов чешуекрылых (Lepidoptera) выявлены общие особенности личиночных линек, отличающие их от линек других насекомых: при линьке с одного личиночного возраста на другой живые ткани головы и грудных ног подвергаются значительному разрушению; при этом сохранившиеся ткани головы смещаются назад и частично погружаются в переднегрудь, а сохранившиеся ткани ног укорачиваются; при экдизисе старая головная капсула не разрывается по Y-образному шву, а сбрасывается целиком. В отличие от личиночных линек, линька с личинки на куколку у большинства чешуекрылых (кроме Gracillarioidea) происходит без смещения тканей головы и ног, а кутикула головной капсулы разрывается по Y-образному шву. Описаны приспособления, позволяющие личинкам чешуекрылых пережить долговременное обездвиживание головы и ног при каждой линьке с одного активного личиночного возраста на другой. Исследованный нами набор видов позволяет высказать утверждение, что особый способ личиночных линек присущ всем чешуекрылым и отличает их от всех прочих насекомых, т. е. является аутапоморфией отряда Lepidoptera.

Ключевые слова: систематика, филогения, кладоэндезис, метаморфоз, линька, личинка, гусеница, чешуекрылые, Lepidoptera.

DOI: 10.31857/S0367144524010018, EDN: NTCLMV

Принято считать, что у насекомых с полным превращением (Metabola Burmeister, 1832) обычные личиночные линьки, в результате которых лишь увеличиваются размеры тела, не сопровождаются процессами лизиса, а линька личинки на куколку (при которой строение тела резко меняется) сопровождается лизисом и масштабной перестройкой многих тканей. Однако у чешуекрылых (Lepidoptera) наблюдается иная картина: при каждой линьке с одного активного личиночного возраста на следующий активный личиночный возраст происходит глубокий лизис тканей в области головы и ног (но не в туловище), тогда как линька личинки последнего возраста на куколку (сопровождающаяся принципиальными изменениями в строении головы и ног) у большинства чешуекрылых не сопровождается столь глубоким лизисом, как при

предыдущих линьках. Перед тем, как рассмотреть особенности личиночных линек чешуекрылых, следует уточнить, как происходят обычные линьки у большинства других насекомых.

Обычные линьки насекомых

Предлиночный процесс у растущих стадий развития насекомых, не относящихся к Lepidoptera. В типичном случае стадия, на которой происходит рост насекомого, состоит из нескольких возрастов, поскольку линьки необходимы для увеличения внешних размеров. Применительно к насекомым с полным превращением (*Metabola*) такую стадию принято называть личинкой, а применительно к другим крылатым насекомым (*Pterygota*) – либо личинкой, либо нимфой.

Обычно насекомое на растущей стадии (личинки или нимфы) ведет подвижный образ жизни и активно перемещается в поисках пищи, а линочный процесс происходит таким образом, что не ограничивает подвижность. В ходе линочного процесса сначала старая кутикула отслаивается от гиподермы. При этом активность насекомого сохраняется благодаря тому, что в местах прикрепления мышц отслоения не происходит, так что мышца и участок гиподермы в месте прикрепления мышцы сохраняют прочную связь со старой кутикулой. Затем гиподерма растет, приобретая размеры, соответствующие следующему возрасту. Растущая гиподерма помещается под старой кутикулой благодаря тому, что сминается в складки, причем форма складок специфична для определенных участков тела и для определенных таксонов насекомых. В процессе образования складок подвижность туловища, конечностей, антенн, ротовых придатков и других подвижных частей сохраняется, поскольку сочленения, обеспечивающие подвижность, остаются на своих местах. В этом случае в каждом членике живые ткани удлиняются и сминаются поперечными складками таким образом, что основание и вершина растущего членика остаются на своих местах; благодаря этому мышцы, идущие из этого членика к основанию следующего членика, продолжают крепиться к старой кутикуле в основании следующего членика и обеспечивают его движения.

В ногах большинства насекомых этот процесс происходит следующим образом (рис. 1, 1). Живые ткани тазика удлиняются и сминаются поперечными складками, так что основание и вершина растущего тазика (т. е. его сочленения с туловищем и бедром) остаются на своих местах; благодаря этому мышцы, идущие из туловища к основанию тазика, продолжают крепиться к старой кутикуле в основании тазика и обеспечивают повороты тазика, а мышцы, идущие от стенок тазика к основанию вертлуга (или к его аподеме), продолжают крепиться к старой кутикуле и обеспечивают поворот вертлуга. Таким же образом живые ткани вертлуга и бедра растут и сминаются в складки, оставаясь в пределах старой кутикулы этих члеников; мышцы, идущие от стенок вертлуга и бедра к основанию голени, продолжают крепиться к старой кутикуле вертлуга, бедра и голени, так что обеспечивают сгибание и разгибание коленного сочленения. Благодаря такому способу сминания растущей гиподермы нога сохраняет способность к активным движениям в сочленениях туловища и тазика, тазика и вертлуга, бедра и голени.

Самый дистальный отдел ноги, претарсус, несет один или два коготка, кутикулярные стенки которых очень толстые, а полость между ними такая узкая, что новый коготок не может расти внутри нее. Новый коготок (или по крайней мере его дистальная часть) растет в расправленном состоянии, не сминаясь в складки, а его кутикула склеротизируется и окрашивается задолго до сбрасывания старой кутикулы. Перед линькой новый

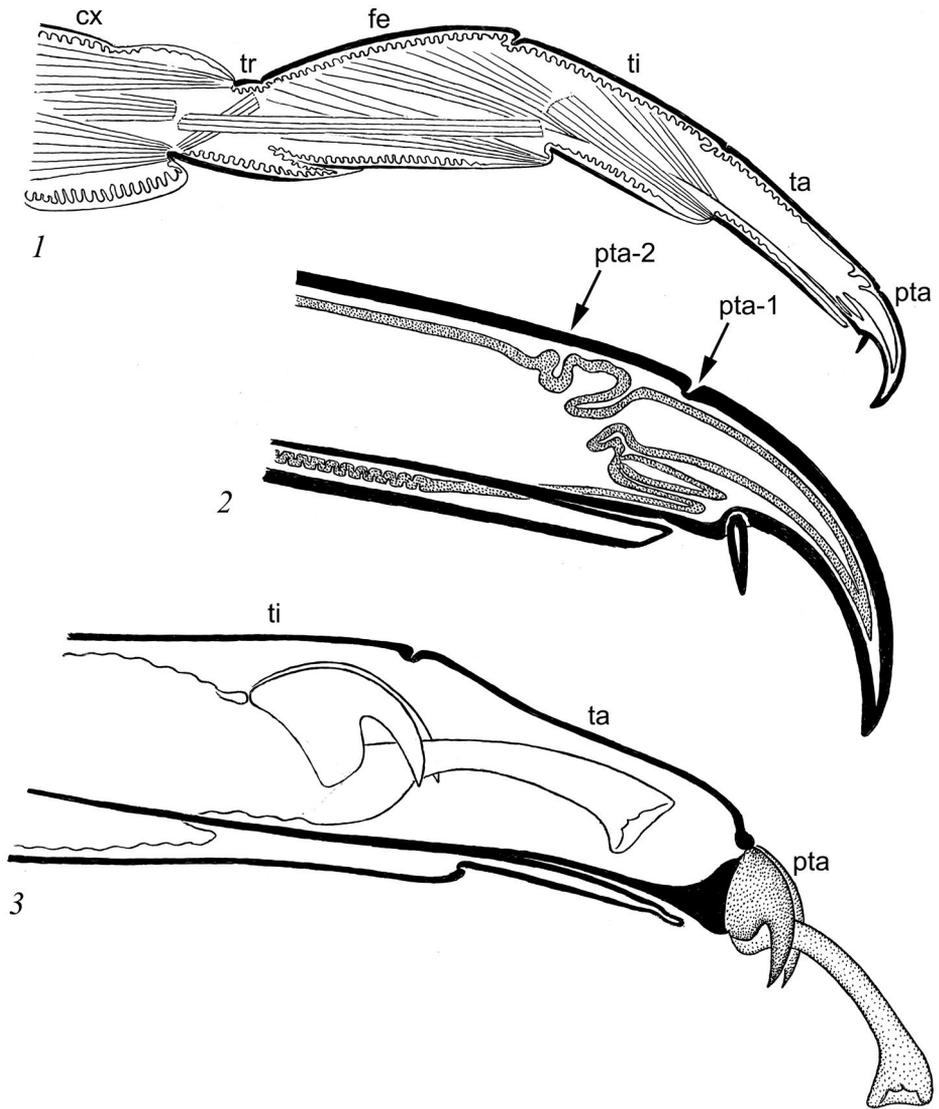


Рис. 1. Оптические срезы ног перед линькой на следующий личиночный возраст у личинок насекомых, сохраняющих способность к передвижению.

1 – нога личинки ручейника *Rhyacophila nubila* Zetterstedt, 1840; 2 – то же, увеличенные вершина лапки и коготок (старая кутикула черная, новая кутикула пунктирована); 3 – вершина лапки и коготок личинки златоглазки *Chrysotropia ciliata* (Wesmael, 1841).

cx – тазик, fe – бедро, pta – коготок (претарсус), pta-1 – старое место приращения коготка, pta-2 – новое место приращения коготка, ta – лапка, ti – голень, tr – вертлуг.

коготок либо заходит вершиной в полость старой кутикулы коготка (рис. 1, 2), либо целиком помещается под старой кутикулой лапки (рис. 1, 3); иногда проксимальная часть коготка растет в смятом виде и не склеротизируется до сбрасывания кутикулы (см. рис. 1, 2). Во всех случаях старая кутикулярная аподема претарсуса (идущая от оснований коготков

в голень) сохраняет соединение с мышцами, идущими от нее в голень и бедро, так что до самого экдизиса продолжает обеспечивать активное сгибание старых кутикулярных коготков (см. рис. 1, 1).

Таким же образом происходит предлиночный рост гиподермы ротовых придатков: растущая гиподерма кардо и стипеса максиллы, ментума нижней губы, каждого членика максиллярного и лабиального шупиков и находящиеся в них мышцы все время остаются в пределах старой кутикулы соответствующего членика и сохраняют способность к нормальным движениям.

В процессе предлиночного роста мандибул и максиллярных лациний их дистальные части, вооруженные крепкими зубцами, растут сразу в расправленном виде, не сминаясь складками, и сдвигаются проксимально. Подвижность мандибул сохраняется благодаря тому, что гиподерма проксимальной части мандибулы либо сминается глубокими складками в пределах старой кутикулы мандибулы (рис. 2, 2), либо погружается в карман внутрь головы (рис. 2, 1). Во втором случае дистальная несминаемая часть растущей мандибулы оказывается подвижной по отношению к ее проксимальной смятой части. У некоторых насекомых несминаемая часть мандибулы отделена от ее сминаемой части темноокрашенной линией, которая сохраняется после расправления мандибулы (см. рис. 2, 1).

У насекомых с неполным превращением предлиночный рост гиподермы антенны происходит так же, как в ногах и ротовых придатках: скапус, педицеллус и каждый членик флагеллума растет или преобразуется в пределах старой кутикулы того же членика; так что мышцы, идущие к основанию скапуса, и мышцы, идущие от стенок скапуса к основанию педицеллуса, сохраняют свои места прикрепления к старой кутикуле и продолжают обеспечивать подвижность антенны, а джонстонов орган, расположенный внутри педицеллуса, остается связанным со старой кутикулой в основании флагеллума и продолжает выполнять механорецепторную функцию (у личинок насекомых с полным превращением антенны иного строения и не имеют внутренних мышц).

Кратковременное обездвиживание насекомого происходит только в процессе сбрасывания кутикулы, который продолжается несколько секунд или минут. В это время насекомое вытягивает свое тело и все его придатки из старой кутикулы, так что складки гиподермы и покрывающей ее новой эластичной кутикулы расправляются, и насекомое увеличивается в размерах. Каждый придаток снова приобретает подвижность, как только освобождается от старой кутикулы, так что насекомое оказывается вполне подвижным сразу после сбрасывания старой кутикулы со всего тела, еще до затвердения новой кутикулы.

Описанные выше линьки наблюдались нами у представителей ногохвосток (*Collembola* Lubbock, 1870), двухвосток (*Diplura* Börner, 1904), щетинохвосток (*Triplura* Ewing, 1942), у личинок (нимф) и субимаго поденок (*Ephemeroptera* Hyatt et Arms, 1890), у личинок (нимф) стрекоз (*Odonata* Fabricius, 1793), эмбий (*Embiodoptera* Lameere, 1900), веснянок (*Plecoptera* Burmeister, 1839), богомолов (*Raptoriae* Latreille, 1802), тараканов (*Neoblattariae* Scudder, 1895), термитов (*Isoptera* Brullé, 1832), прыгающих прямокрылых (*Saltatoria* Latreille, 1817), палочников (*Spectra* Latreille, 1802), уховерток (*Dermatoptera* Burmeister, 1838), зораптер (*Zoraptera* Silvestri, 1913), сеноедов (*Copeognatha* Enderlein, 1903), цикадовых (*Auchenorrhyncha* Dumeril, 1805), клопов (*Heteroptera* Latreille, 1810),

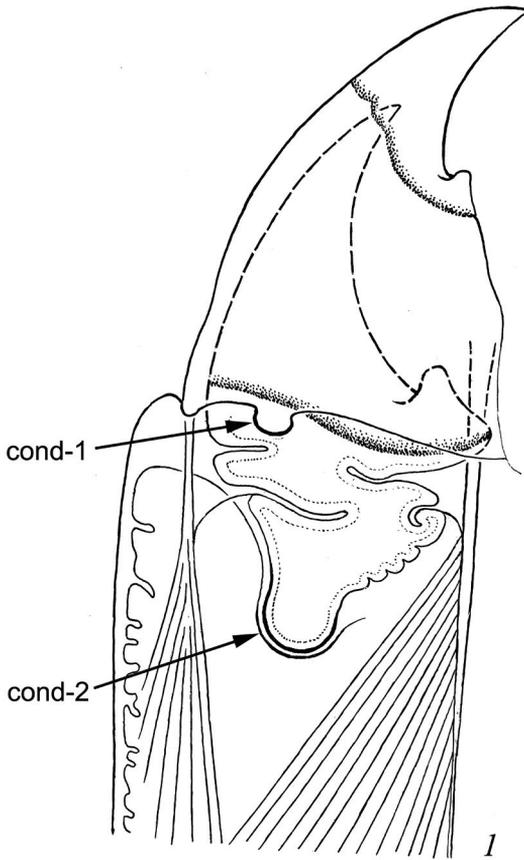


Рис. 2. Оптические срезы мандибул перед линькой на следующий личиночный возраст у личинок насекомых, сохраняющих способность к питанию.

1 – край головной капсулы и мандибула личинки ручейника *Rhyacophila nubila* Zetterstedt, 1840; 2 – мандибула поденки *Cheleocloeon clavifolium* Kluge, 2016.

cond-1 – мышелок, образованный старой кутикулой; *cond-2* – мышелок, образованный растущей тканью.

листоблошек (*Saltipedes* Amyot et Serville, 1843) и тлей (*Gynaptera* Laporte, 1834); у личинок жуков (*Eleuterata* Fabricius, 1775, или *Coleoptera sensu* De Geer, 1774), двухоботных сетчатокрылых (*Birostrata* Kluge, 2005), верблюдонок (*Rhaphidioptera* Navas, 1916), вислокрылок (*Meganeuroptera*, Crampton 1916), сидячебрюхих перепончатокрылых (*Hymenoptera-Symphya* Gerstaecker, 1867), скорпионниц (*Mecaptera* Packard, 1886) и ручейников (*Trichoptera* Kirby, 1813).

У кокцид (*Gallinsecta* De Geer, 1776) линьки принципиально отличаются от линек других насекомых: в тех случаях, когда все возрасты имеют сходное строение, активно передвигаются, питаются и растут (в частности, при развитии самки крапивного червеца *Orthezia urticae* (Linnaeus, 1758)), у них при каждой линьке происходит частичный лизис ног и антенн с полной заменой их мышц и расчленения. При этом проксимальный членик придатка (соответственно, тазик ноги и скапус антенны) заново вырастает,

будучи погруженным в тело и вывернутым наизнанку, т. е. покровами внутрь (Kluge, 2010; Клюге, 2012). Высказано предположение, что такой странный способ линьки возник благодаря тому, что исходным для кокцид является развитие, при котором личинка первого возраста, имеющая ноги и антенны, линяет на личинку второго возраста, лишённую ног и антенн, а та линяет на взрослую самку, имеющую ноги и антенны — т. е. в ходе онтогенеза ноги и антенны исчезают и появляются заново.

У чешуекрылых (Lepidoptera) линьки с одного личиночного возраста на другой также принципиально отличаются от линек других насекомых и сопровождаются масштабным лизисом тканей головы и грудных ног (см. далее).

Линочный шов. Линочный шов, по которому при линьке разрывается старая кутикула, расположен по-разному у разных членистоногих. Особенностью насекомых (Hexapoda) является исходное наличие Y-образного шва на голове, продолжающегося продольным непарным швом по тергитам груди. При этом парные лобные швы начинаются вблизи парных простых глазков (если они имеются), обрамляют сзади-латерально область головы, называемую лбом, и сходятся позади медиального простого глазка (если он имеется); от этого места назад, до самого заднего края головной капсулы, тянется непарный продольный дорсальный шов, разделяющий на две половины область головы, называемую теменем; далее этот же продольный медиальный шов продолжается по тергитам груди, разделяя их на две половины. Благодаря тому, что старая кутикула головной капсулы расходится по этому Y-образному шву тремя створками, складки головы, покрытой новой эластичной кутикулой, распрямляются и увеличившаяся голова выдвигается из старой кутикулы вперед, а за ней выходит и все тело насекомого. На сброшенной старой кутикуле (экзувии) головная капсула остается не отделенной от кутикулы туловища и имеет вид трех расходящихся створок. В отдельных таксонах насекомых определенные стадии развития имеют иную форму линочного шва.

В частности, у белокрылок (Aleyroptera Krausse et Wolff, 1919) плоские овальные личинки I–III возрастов не имеют ни Y-образного, ни медиального продольного шва, и при линьке на следующий возраст старая кутикула рвется по периметру, так что кутикула дорсальной стороны тела отделяется целиком. При линьке личинки белокрылки последнего (IV) возраста на имаго кутикула рвется по T-образному шву, состоящему из продольного медиального шва и поперечного шва, отделяющего заднегрудь от первого тергита брюшка.

Для минирующих личинок жука-златки *Pachyschelus laevigatus* (Say, 1839) описана линька с одного личиночного возраста на другой, при которой кутикула рвется не по Y-образному или какому-либо иному определенному шву, а произвольным образом по латеральным сторонам туловища (Grebennikov, 2013).

Чешуекрылые (Lepidoptera Linnaeus, 1758) отличаются от других насекомых тем, что у личинок (гусениц) от первого до предпоследнего возраста при линьке на следующий личиночный возраст кутикула головной капсулы не рвется по шву, а отрывается от кутикулы туловища и сбрасывается целиком вперед, после чего личинка вылезает из старой туловищной кутикулы. У большинства чешуекрылых личинка последнего возраста (имеющая такое же внешнее строение головы, как и личинки предыдущих возрастов) при линьке на куколку сбрасывает кутикулу так же, как большинство других насекомых — т. е. целиком, с головной капсулой разорванной по Y-образному шву.

Личиночные линьки у *Lepidoptera*

После того, как живые ткани отделяются от старой кутикулы, поверхность гиподермы головы и ног интенсивно уменьшается, сдвигаясь к груди, и только после этого растет; в отличие от этого, гиподерма груди и брюшка сразу начинает расти и сминаться складками.

Преобразования головы. Перед линькой с одного личиночного возраста на другой вся живая ткань головы сдвигается назад и на дорсальной стороне частично вдвигается в живую ткань переднегруди (рис. 3, 1). На большей части головы гиподерма в это время толстая и представляет собой столбчатый эпителий, состоящий из очень высоких и тонких клеток (рис. 6, 1). Мандибулярные мышцы, заполняющие большую часть головы, теряют связь с покровами, утрачивают волокнистую структуру и распадаются на цилиндрические фрагменты с округленными концами (рис. 6, 1). То же происходит с другими мышцами ротового аппарата.

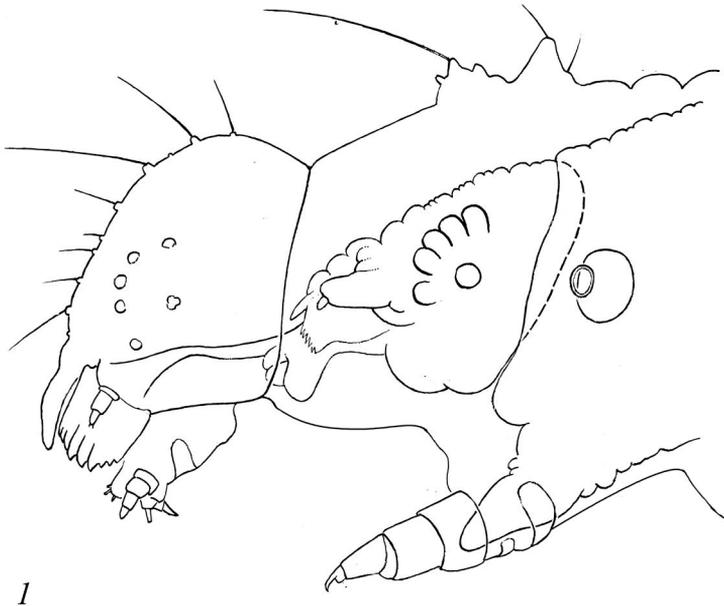
Одновременно с этим кутикулярная головная капсула отодвигается вперед, так что между ней и переднегрудью образуется широкое мембранозное шейное соединение (см. рис. 3, 1). Обширное пространство между старой головной капсулой, сдвинутой вперед, и живой тканью головы, сдвинутой назад, заполнено бесцветной жидкостью с беловатыми остатками тканей; со временем остатки тканей исчезают и жидкость становится прозрачной. Кутикулярная выстилка передней кишки сохраняет свое соединение с кишечником; благодаря этому гусеница сохраняет способность отрывать жидкость из кишечного тракта.

Очевидно, что в таком положении, когда ткани ротовых придатков находятся далеко от своих кутикулярных покровов, а мышцы ротовых придатков уменьшены или утрачены, никакое питание невозможно. Тем не менее по крайней мере у исследованных гусениц *Pieris brassicae* кишечник в это время сохраняет нормальное строение, содержит остатки заглоченной ранее пищи и, по всей видимости, продолжает функционировать.

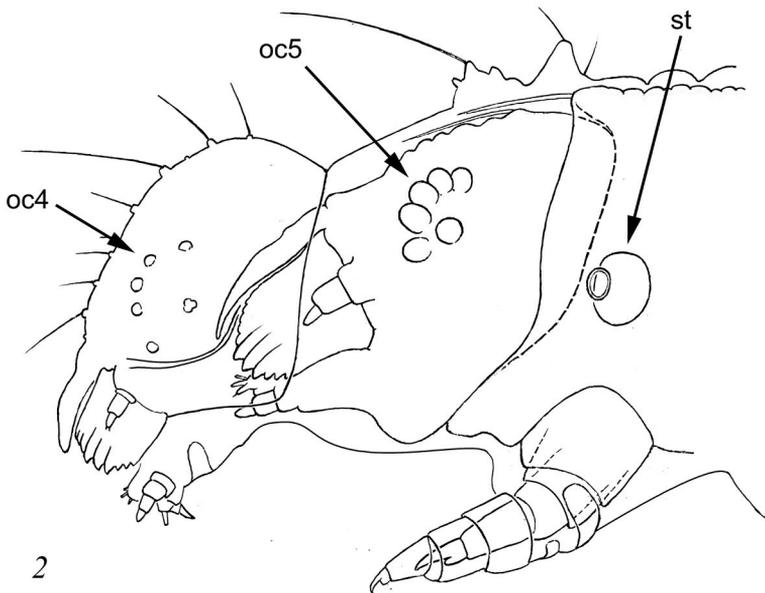
После того, как живые ткани головы уменьшились, сместились назад и вжались в переднегрудь, начинается их рост, в ходе которого ротовые придатки достигают окончательного размера, находясь в расправленном положении, и склеротизируются (рис. 3, 2). Мышцы, идущие к ротовым придаткам, соединяются с покровами и аподемами и приобретают волокнистое строение.

Преобразование ног. После отделения гиподермы от кутикулы в каждой грудной ноге гиподерма интенсивно уменьшается и сдвигается проксимально, так что разделение живых тканей на тазик, вертлуг, бедро, голень, лапку и претарсус становится неясным или исчезает. Мышцы ноги уменьшаются и исчезают. Старая кутикулярная аподема претарсуса полностью теряет связь с тканями ноги, так что нога перестает функционировать (рис. 3, 1; 5, 2). На большей части ноги гиподерма в это время толстая и представляет собой столбчатый эпителий, состоящий из очень высоких и тонких клеток (рис. 6, 2, 3).

У некоторых видов сначала вся гиподерма ноги отделяется от кутикулы и только после этого происходят уменьшение живой части ноги и формирование нового, увеличенного коготка (рис. 3, 1, 2; 6, 2, 3). У других видов лизис тканей в дистальной части ноги и формирование нового коготка происходят до того, как гиподерма проксимальной части ноги начинает отслаиваться от кутикулы (рис. 5, 2, 3).



1



2

Рис. 3. Голова и переднегрудь гусеницы *Pieris brassicae* (L.) на двух последовательных этапах трансформации перед линькой с IV на V возраст.

oc4 – шесть кутикулярных линз личинки IV возраста; *oc5* – шесть омматидиев личинки V возраста; *st* – выросшее дыхальце (крупный овал) под старой кутикулой дыхальца (меньший овал).

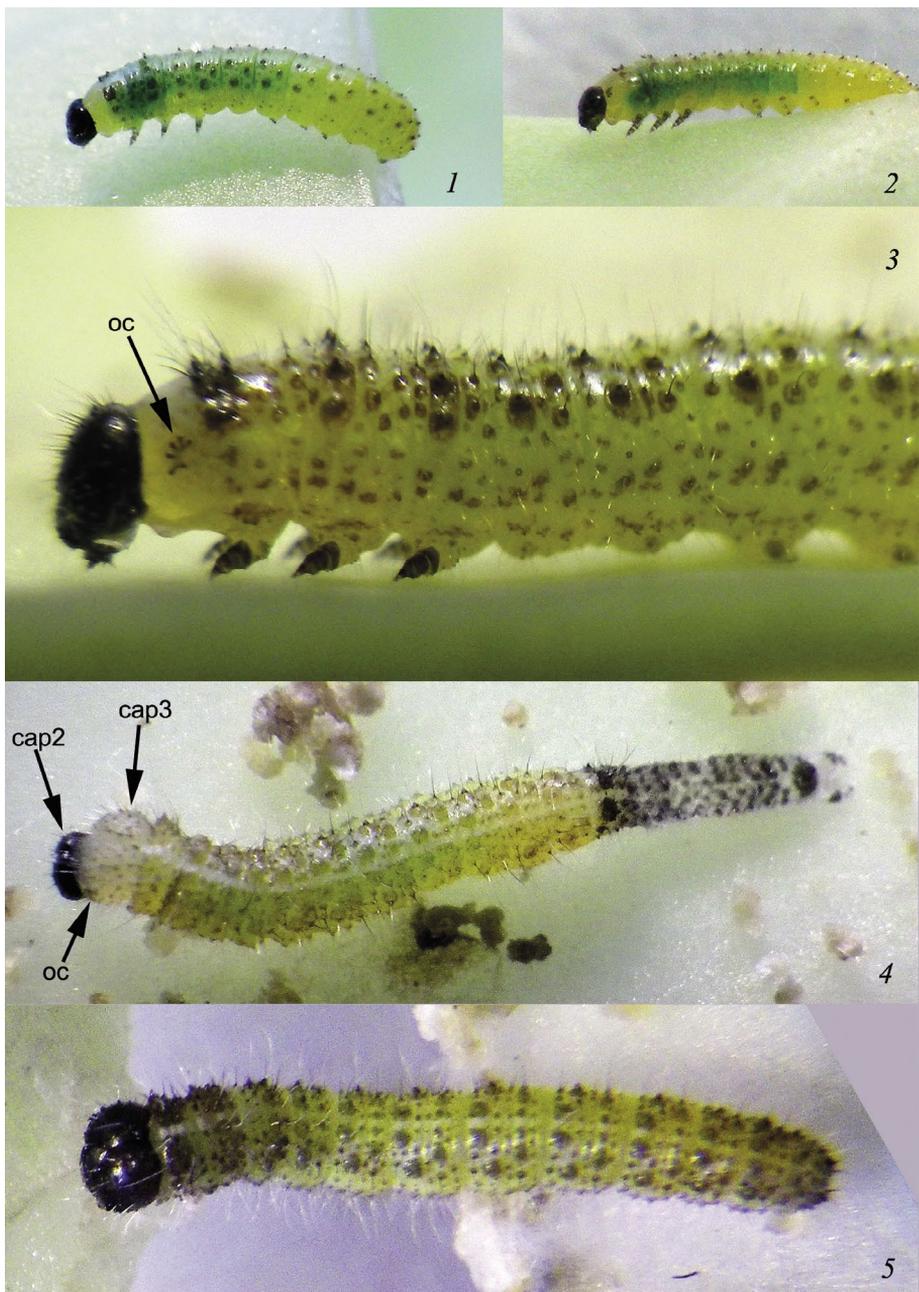


Рис. 4. Гусеницы *Pieris brassicae* (L.).

1, 2 – гусеница I возраста перед линькой на II возраст ((1 – глаза еще скрыты кутикулой головной капсулы, 2 – через 1.5 часа (глаза видны позади головной капсулы)); 3 – гусеница III возраста перед линькой на IV возраст; 4 – линька гусеницы II возраста на III возраст; 5 – такая же гусеница III возраста после пигментации кутикулы.

cap2 – кутикула головы личинки II возраста; *cap3* – голова личинки III возраста; *oc* – глаз, состоящий из шести разобщенных омматидиев.

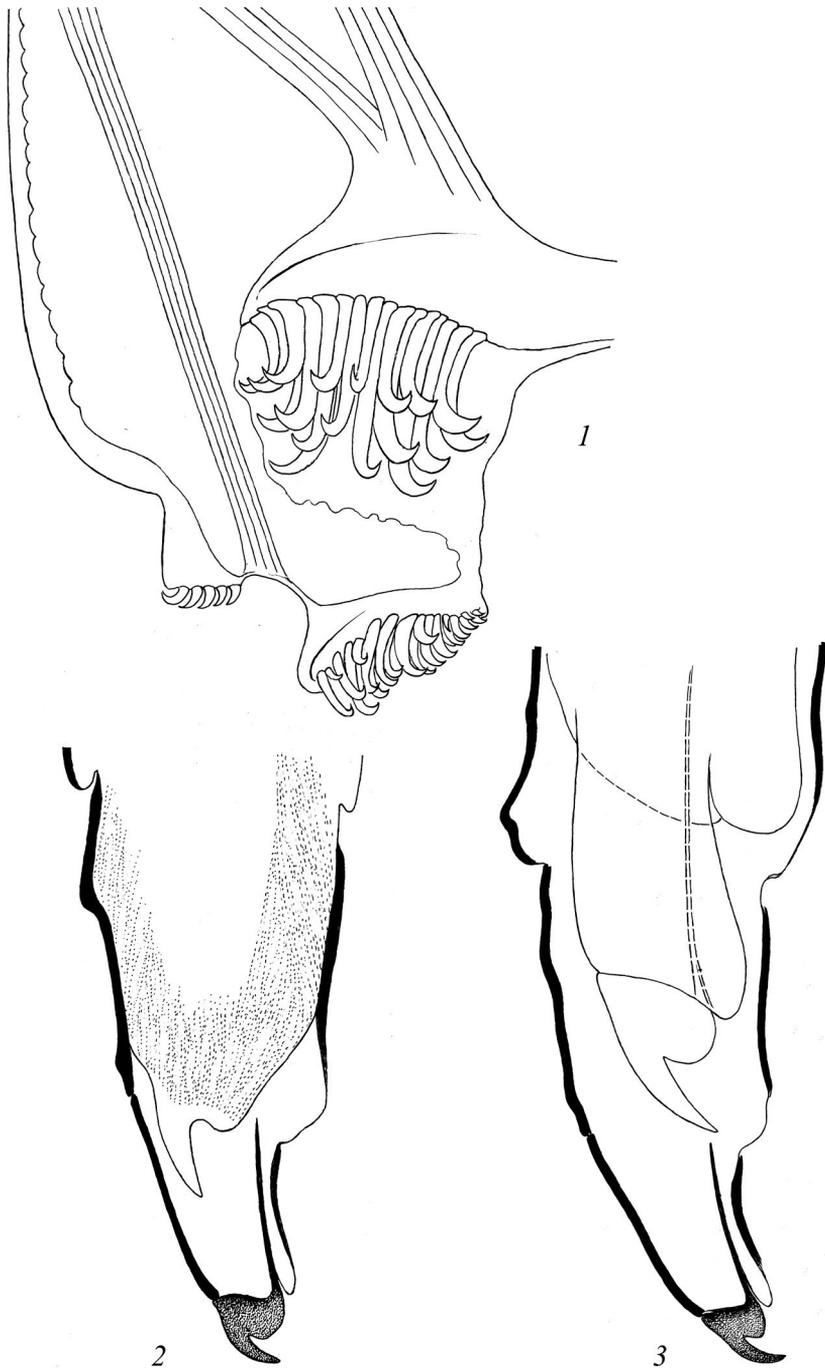


Рис. 5. Оптические срезы ложноножки и ног гусениц.

1 – ложноножка гусеницы *Pieris brassicae* (L.) перед линькой на следующий возраст, 2 – голень и лапка гусеницы *Manduca sexta* (L.) на раннем этапе трансформации перед линькой на следующий возраст (гиподерма показана пунктировкой), 3 – то же на более позднем этапе.

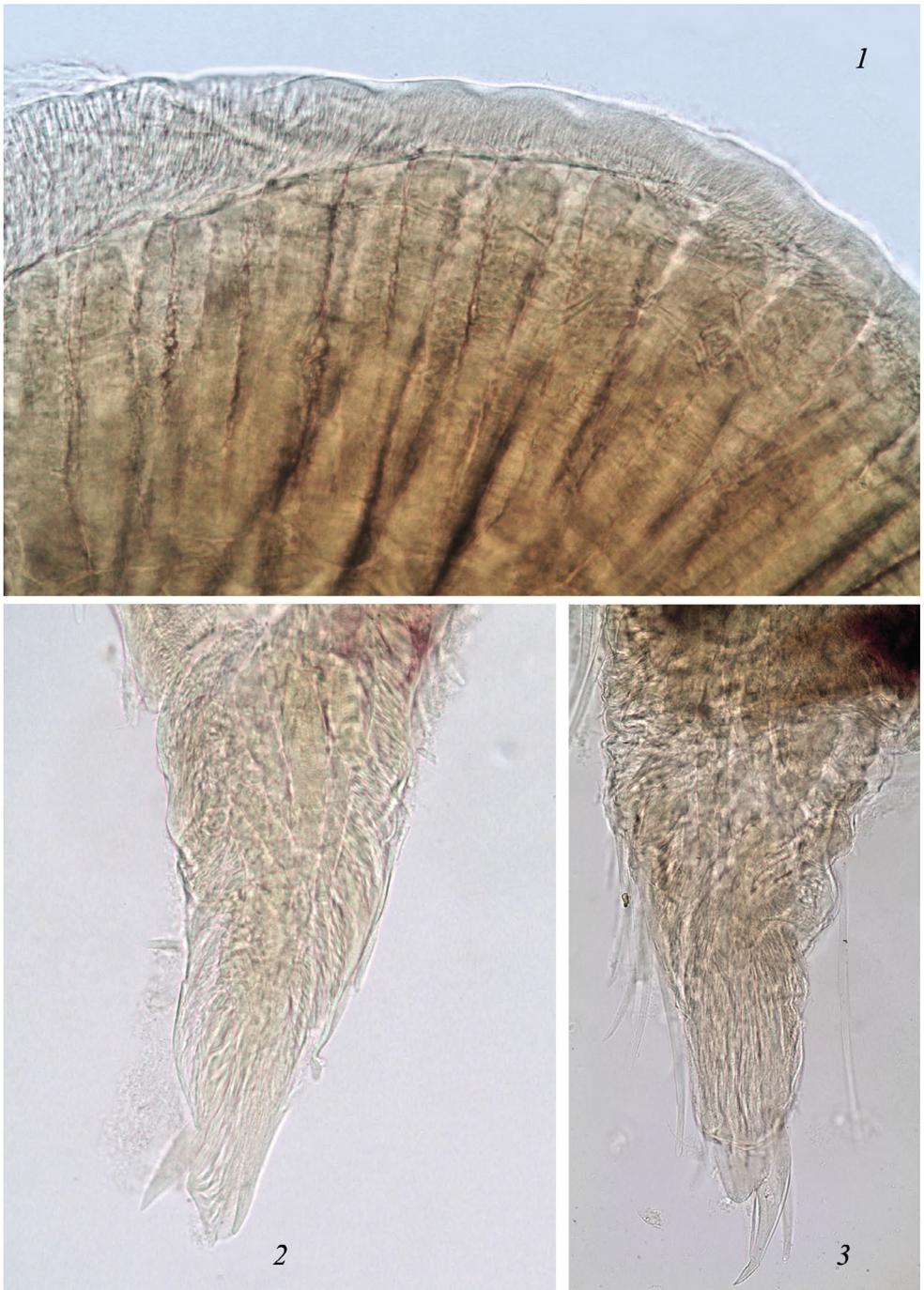


Рис. 6. Оптические срезы тканей гусениц, дегенерировавших перед линькой.

1 – *Manduca sexta* (L.): фрагмент головы, извлеченный из-под старой кутикулы груди (видны округленные концы мышц, примыкающие к столбчатому покровному эпителию); 2, 3 – *Pieris brassicae* (L.): уменьшившиеся ноги, извлеченные из-под старой кутикулы ног.

После того, как гиподерма ноги уменьшилась, она начинает расти. При этом членики ноги оказываются телескопически втянутыми в предыдущие членики, поэтому выросшая нога лишь частично заполняет пространство внутри старой кутикулярной ноги (рис. 3, 2; 5, 3). В процессе роста ноги ее мышцы восстанавливаются; но, поскольку живые ткани нигде не соединяются с внешней старой кутикулой, нога остается неспособной функционировать до самого сбрасывания кутикулы.

Преобразование туловища. В отличие от тканей головы и ног, ткани груди и брюшка после отделения от старой кутикулы не уменьшаются и не смещаются, а сразу начинают расти, так что гиподерма сминается мелкими складками под старой кутикулой. Все участки новой кутикулы груди и брюшка развиваются непосредственно под гомологичными им участками старой кутикулы, что особенно наглядно видно по положению дыхалец (рис. 3, 1, 2).

Внешний вид гусеницы в предличинном состоянии. Внешне живую гусеницу, находящуюся в предличинном состоянии, можно распознать по наличию непигментированного кольцевидного участка тела между головой и туловищем (рис. 4, 1–3); по бокам этого участка сквозь кутикулу просвечивают глаза (в виде пары скоплений семи или меньшего числа пигментных пятен), сдвинувшиеся далеко назад от своих кутикулярных линз и оказавшиеся позади головной капсулы (рис. 4, 3). В самом начале предличинного процесса глаза скрыты под старой головной капсулой (рис. 4, 1), затем постепенно сдвигаются назад (рис. 4, 2). В таком виде личинки имеют обыкновение замирать на месте, часто собираются по двое или группами, располагаясь параллельно друг другу и прижавшись боками. Но эти же личинки могут активно передвигаться и располагаться поодиночке.

Сбрасывание кутикулы. При линьке на следующий личиночный возраст кутикула головной капсулы не разрывается по Y-образному шву, а сбрасывается целиком. При этом Y-образный шов одинаково хорошо выражен у гусениц всех возрастов — как у тех, которым предстоит линять на следующий личиночный возраст (без разрывания кутикулы головы по шву), так и у гусениц последнего возраста, которым предстоит линять на куколку (с разрыванием кутикулы головы по шву). Вплоть до начала процесса сбрасывания кутикулы живая голова гусеницы остается частично втянутой в переднегрудь и занимает небольшую часть пространства между ней и старой кутикулой головы (рис. 3, 2). При этом гиподерма головной капсулы в процессе своего роста сминается множеством мелких складок (как и гиподерма туловища, растущая под плотно прилегающей к ней старой кутикулой). Экдизис начинается с того, что складки нового покрова головной капсулы (т. е. ее гиподермы, покрытой новой эластичной кутикулой) расправляются, в результате чего головная капсула сильно увеличивается в объеме. Под ее давлением старая кутикула головы сдвигается вперед, отрывается от старой кутикулы туловища (рис. 4, 4) и отпадает. После этого гусеница вылезает из старой кутикулы туловища, расправляя складки покровов и увеличиваясь в объеме. В результате этого личинка (экзувий) оказывается состоящей из двух разрозненных частей: головной капсулы (полностью сохраняющей свою исходную форму) и сплюсненной или смятой шкурки туловища с ногами (рис. 4, 4).

Исследованный материал

Все фазы предличинного процесса изучены нами при всех четырех личиночных линьках у капустной белянки (*Pieris brassicae*) и при последней личиночной линьке у та-

бачного бражника (*Manduca sexta*). Отдельные фазы предлиночного процесса изучены у следующих видов чешуекрылых, хранящихся в коллекции Зоологического института РАН (L/L – личинка перед линькой на следующий личиночный возраст; L/P – личинка перед линькой на куколку).

Сем. Eriocraniidae. *Eriocrania* sp. (1 L/L) (рис. 7).



Рис. 7. Голова и переднегрудь личинки *Eriocrania* sp. перед линькой на следующий личиночный возраст.

1 – фокус на вентральную сторону, 2 – фокус на дорсальную сторону (слева край растущей головной капсулы обведен черной линией).

cap – растущая головная капсула, prth – растущая переднегрудь.

Сем. Nepticulidae. *Nepticula* sp. (1 L/L).

Сем. Tischeriidae. *Tischeria ekebladella* (Bjerkander, 1795) [= *T. complanella* (Hübner, 1827)] (Россия, Сочи, на *Quercus*, 10.X.1935 (Герасимов): 4 L/L.; на *Quercus*, 7.VIII.1931: 1 L/L). *Tischeria* sp. (Россия, Сочи, на *Quercus*, 18.X.1935 (Герасимов): 2 L/L). *Tischeria* sp. (Россия, Сочи, 9.X.1935, на *Prunus* (Герасимов): 1 L/L). *Tischeria angusticolella* (Duponchel, 1843) (Россия, Белгородская обл., пос. Борисовка, 26, 29.VI.1934, на *Rosa*: 6 L/L).

Сем. Psychidae. Psychinae gen. sp. (Россия, Карелия, Импилахти, на *Populus tremula*, VIII.2023 (А. Седнева, Н. Ключе): 10 L/L).

Сем. Tineidae. *Haplotinea insectella* (Fabricius, 1794) [= *Tinea misella* (Zeller, 1839)] (Ершов: 3 L/L). *Tinea* sp. (Узбекистан, окр. Бухары, 16.VIII.1928 (Герасимов): 1 L/L). *Tinea* sp. (в грибах на *Populus*, 27.IV.1930 (Герасимов): 1 L/L).

Сем. Sesiidae. *Synanthedon formicaeformis* (Esper, 1783) (Россия, Воронежская обл., Савальский лесхоз, на *Salix acutifolia*, 1951 (В. Н. Старк): 2 L/L). *Paranthrene tabaniformis* (Rottemburg, 1775) (Узбекистан, окр. Бухары, на *Populus*, 4.VII.1928 (Герасимов): 1 L/L).

Сем. Tortricidae. *Ptycholomoides aeriferana* (Herrich-Schäffer, 1851) (Россия, Южный Урал, Челябинская обл., Ильменский заповедник, на *Larix*, 18.VI.1957 (Ю. Новоженев); определил В. И. Кузнецов: 1 L/L).

Сем. Bucculatricidae. *Bucculatrix* sp. (Россия, окр. Ленинграда: 1 L/L). *Bucculatrix* sp. (Казахстан, окр. Алма-Аты, на *Ulmus*, 1938 (Герасимов): 2 L/L).

Сем. Gracillariidae. *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Азербайджан, Карабах, г. Барда, XI.1937: 2 L/L). *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855) (Казахстан, Алма-Ата, 28.VII.1937 (Самойлович): 3 L/P). *Phyllonorycter coryli* (Nicelli, 1851) (Россия: Белгородская обл., пос. Борисовка, 27.VIII.1934 (Герасимов): 2 L/L); Краснодарский край, Сочи, Черноморское побережье, 11.X.1935 (Герасимов): 1 L/L). *Phyllonorycter corylifoliella* (Hübner, 1796) (Россия, Краснодарский край, Сочи, Черноморское побережье, 16.X.1935 (Герасимов): 1 L/L). *Phyllonorycter strigulatella* (Zeller, 1846) (Россия, Тверская обл., Центрально-лесной заповедник, 2.X.1939 (Довнар): 1 L/L). *Phyllonorycter nicellii* (Stainton, 1851) (Россия, Тверская обл., Центрально-лесной заповедник, 11.IX.1939 (Довнар): 1 L/L). *Phyllonorycter roboris* (Zeller, 1839) (Россия, Белгородская обл., пос. Борисовка, 19.VI.1934 (Герасимов): 1 L/L). *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Россия, С.-Петербург, на *Tilia cordata*, VIII.2023 (А. Седнева): 7 L/L). *Phyllonorycter* sp. («*Lithocolletis* sp.») (Киргизия, Базар-Коргонский р-н, Арсланбоб, на *Juglans regia*, 1938: 2 L/L). *Phyllonorycter* sp. («*Lithocolletis* sp.») (Узбекистан, Ургенч, на *Populus*, 21.VII.1929 (Герасимов): 1 L/L). *Phyllonorycter* sp. («*Lithocolletis* sp.») (на *Sorbus*, 2.VII.1931: 1 L/L, 1 L/P). *Phyllonorycter* sp. («*Lithocolletis* sp.») (15.VI.1931: 7 L/L). *Calybites phasianipennella* (Hübner, 1813) (Россия, Краснодарский край, Сочи, 6.X.1932 (Герасимов): 1 L/L). *Caloptilia rufipennella* (Hübner, 1796) (Россия, Тверская обл., Центрально-лесной заповедник, VII.1939 (Д. Довнар): 2 L/L). *Cameraria ohridella* (Deschka et Dimić, 1986) (Россия, С.-Петербург, ботанический сад Санкт-Петербургского государственного университета, на *Aesculus hippocastanum*, VII.2023 (А. Седнева): 5 L/L, 5 L/P).

Сем. Phyllocnistidae. *Phyllocnistis labyrinthella* (Bjerkander, 1790) (Россия, Ленинградская обл., пос. Кузнечное, на *Populus tremula*, VI.2023 (А. Седнева, Н. Ключе): 1 L₂/L₃, 1 L₃/L₄/P, 1 L₄/P). *Phyllocnistis* sp. (Мироновка, селекционная станция, 4.IX.1928, на *Populus*: 4 L/L).

- Сем. Gliphipterigidae. *Simaetis* sp. (Казахстан, Алмаатинская обл., оз. Иссык, на *Malus*, 2.VIII.1939 (Герасимов): 1 L/L).
- Сем. Yponomeutidae. *Yponomeuta rorrella* (Hübner, 1796) (Россия, Астрахань, 11.V.1966 (Светлов): 55 L/L). *Yponomeuta padella* (Linnaeus, 1758) (8 L/L).
- Сем. Epermeniidae. *Epermenia* sp. (на Umbelliferae, 1.VIII.1936 (Герасимов): 3 L/L).
- Сем. Momphidae. *Mompha raschkiella* (Zeller, 1839) (на *Epilobium*, 19.VII.1939 (Герасимов): 3 L/L).
- Сем. Gelechiidae. *Recurvaria nanella* (Denis et Schiffermüller, 1775) (Киргизия, Ош, 20.IV.1930 (Герасимов): 5 L/L).
- Сем. Carposinidae. *Carposina sasakii* (Matsumura, 1900) (Китай, Ляодунский полуостров, в плодах *Crataegus*, 30.VIII.1954 (Г. Я. Бей-Биенко), определил А. С. Данилевский: 1 L/L).
- Сем. Pyralidae. *Cadra cautella* (Walker, 1863) (Россия, С.-Петербург (Ленинград), 1938 (Герасимов): 3 L/L).
- Сем. Crambidae. *Pediasia jucundellus* (Herrich-Schäffer, 1847) (Россия, Самарская обл.: 1 L/L).
- Сем. Sphingidae. *Manduca sexta* (Linnaeus, 1763) (из культуры, 2023 (А. Седнева): 8 L/L) (рис. 5, 2, 3; 6, 1). *Deilephila elpenor* (Linnaeus, 1758) (Россия, Карелия, Импилахти, 17.VII.2023 (А. Седнева, Н. Ключе): 1 L/L).
- Сем. Notodontidae. *Cerura vinula* (Linnaeus, 1758) (Азербайджан, Мильская степь, совхоз, на *Populus nigra*, V.1937: 6 L/L).
- Сем. Geometridae. *Ligdia adustata* (Denis et Schiffermüller, 1775) (Россия, Белгородская обл., пос. Борисовка, 25.VII.1934 (Герасимов): 5 L/L).
- Сем. Lasiocampidae. *Dendrolimus pini* (Linnaeus, 1758) (Китай, 1955; определил А. С. Данилевский: 1 L/L).
- Сем. Lymantriidae. *Euproctis chrysorrhoea* (Linnaeus, 1758) (Россия, Белгородская обл., пос. Борисовка, 10.VIII.1934 (Герасимов): 2 L/L). *Orgyia antiqua* (Linnaeus, 1758) (на *Populus tremula*, 29.VII.2023 (А. Седнева): 1 L/P).
- Сем. Noctuidae. *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1805) ((= *Chloridea obsoleta* Dunkan et Westwood, 1841) (Россия, Дагестан, Дербент, 1930: 5 L/L). *Triphaena* sp. (1 L/L).
- Сем. Syntomidae. *Amata phegea* (Linnaeus, 1758) (Россия, Белгородская обл., пос. Борисовка, на *Plantago*, VII.1934 (Аранова): 3 L/L).
- Сем. Saturniidae. *Saturnia pavonia* (Linnaeus, 1758) (2 L/L).
- Сем. Pieridae. *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) (Россия, Тверская обл., дер. Старое, на *Tropaeolum majus*, VIII–IX.2021 (Н. Ключе): 4 L₄/L₅, 2 L₅/P; там же, из яиц на *Brassica oleracea*, VIII–IX.2022 (Н. Ключе): 25 L₁/L₂, 15 L₂/L₃, 115 L₃/L₄, 66 L₄/L₅) (рис. 3, 4; 5, 1; 6, 2, 3; 8)).
- Сем. Nymphalidae. *Melithea* sp. (Россия, окр. С.-Петербурга, ст. Низовская, на *Scabiosa*, 26.VIII.1939 (Герасимов): 13 L/L). *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758) (Россия, Тверская обл., дер. Старое, на *Urtica dioica*, VIII.2023 (Н. Ключе): 65 L/L).

Приспособления личинок *Lepidoptera* к обездвиживанию при линьках

Предлиночный процесс в ложноножках. Большинство личинок чешуекрылых, относящихся к обширному таксону *Neolepidoptera* Packard, 1895, имеют парные ложноножки на III–VI и X сегментах брюшка или на некоторых из них. Каждая ложноножка снабжена склеротизованными крючками, а к подошве ложноножки крепится мышца, идущая от боковой стенки того же сегмента брюшка. При сокращении этой мышцы ложноножка укорачивается, а ее крючки сдвигаются вместе и втягиваются, поворачиваясь остриями дистально; обратное движение происходит под давлением гемолимфы, при котором ложноножка удлиняется, а крючки раздвигаются и поворачиваются остриями в стороны. Благодаря движениям ложноножек такая личинка (гусеница) передвигается по растению и цепко удерживается на нем. У активной гусеницы грудные ноги также участвуют в передвижении, но гусеница способна передвигаться и удерживаться на субстрате с помощью одних только ложноножек, без участия грудных ног.

Перед линькой на следующий личиночный возраст, когда мышцы головы и грудных ног частично лизируются и теряют способность к движениям (см. выше), в брюшке все мышцы сохраняются и продолжают функционировать; это относится и к мышцам ложноножек. Крючки ложноножек состоят из кутикулы и не содержат гиподермы, так что новые крючки развиваются не внутри старых крючков, а проксимальнее их. Перед линькой новые крючки ложноножки образуются в расправленном состоянии, прижаты друг к другу и помещаются в кармане гиподермы, глубоко впяченном в полость ложноножки. В то же время место прикрепления мышцы, втягивающей старую кутикулу ложноножки с ее крючками, остается сбоку от этого кармана, так что вплоть до самого экдизиса мышца продолжает крепиться к старой кутикуле и сохраняет способность выполнять свою функцию (рис. 5, 1). Благодаря этому на всех этапах предлиночного процесса гусеница сохраняет способность активно удерживаться на растении и передвигаться. Из-за лизиса тканей головы гусеница в этот период не питается и предпочитает не передвигаться, однако будучи потревоженной, способна перейти на другое место.

Минирующие личинки. Гусеницы, минирующие листья, линяют на следующий личиночный возраст внутри мины, где гусеница удерживается на месте независимо от состояния ее тканей и независимо от наличия или отсутствия ложноножек. Из исследованных нами видов таким образом линяют гусеницы семейств *Eriocraniidae*, *Nepticulidae*, *Tischeriidae* и надсем. *Gracillarioidea*.

Личинные коконы. Гусеницы многих видов рода *Bucculatrix* Zeller, 1839 (выделяемого в сем. *Bucculatricidae*, близкое к *Gracillariidae*) в ранних возрастах не имеют ног и ложноножек и обитают в ходах (минах) внутри листа, а в более поздних возрастах имеют ноги и ложноножки и обитают открыто на листе. Перед каждой линькой открытоживущей гусеницы на следующий возраст она делает шелковый кокон, подобно тому, как это делают многие гусеницы перед линькой на куколку. У тех видов *Bucculatrix*, гусеницы которых обитают снаружи листа с 3-го по 5-й возраст, гусеница последовательно делает три шелковых кокона — для линьки с III возраста на IV возраст, для линьки с IV возраста на V возраст и для линьки с V личиночного возраста на куколку (Braun, 1963).

Линьки у мешочниц. У личинок мешочниц (*Psychidae*) ложноножки уменьшены и не используются для передвижения. Брюшко личинки постоянно закрыто чехликом, сделанным из шелка и частиц растений, так что личинка передвигается только при помощи хорошо развитых грудных ног. Перед каждой линькой на следующий возраст ли-

чинка прикрепляет свой чехлик к листу растения или к иной поверхности, приклеив устье чехлика к субстрату. Весь личинный процесс, сопровождающийся обездвиживанием ног и головы, происходит внутри неподвижно прикрепленного чехлика.

Линьки у *Micropteryx*. Наблюдавшиеся нами личинки *Micropteryx caltella* (Linnaeus, 1761) неуклюже передвигаются по поверхностям при помощи трех пар грудных ног и восьми пар заостренных ложноножек. Время от времени личинка перестает передвигаться, прикрепляется задним концом тела к субстрату и поднимает все тело перпендикулярно субстрату. В таком положении личинка может подолгу оставаться неподвижной; будучи потревоженной, личинка опускается на ноги и продолжает движение. По наблюдениям Лоренца (Lorenz, 1961), линька с одного личиночного возраста на другой происходит в таком же положении, когда личинка прикреплена задним концом тела к субстрату и не пользуется ни ногами, ни ложноножками (Lorenz, 1961: Abb. 8–10).

Линька личинки на куколку

У насекомых с полным превращением (Metabola) при превращении личинки в куколку происходит разительное изменение внешнего строения, а насекомое утрачивает способность к активному образу жизни. Lower (1954) предложил называть линьку личинки на куколку специальным термином «металлаксис», но не указал никаких особенностей, которыми эта линька отличается от других. Другие авторы пытались объяснить полное превращение, либо выдвигая теорию о полной замене конечностей при линьке личинки на куколку (Birket-Smith, 1984), либо, наоборот, утверждая, что никакой замены тканей в конечностях не происходит (Тихомирова, 1983); при этом никто из них не пытался просто посмотреть, что происходит при линьке с тканями насекомого.

Изучить изменения в гиподерме и мускулатуре можно по толстым срезам или по тотальным препаратам в канадском бальзаме, сделанным на разных этапах предличиночного процесса. Толстые срезы делаются вручную бритвенным лезвием; в отличие от тонких микротомных срезов, они позволяют увидеть общую картину расположения мышц и гиподермы. Такое исследование предличиночного процесса при превращении личинки в куколку было выполнено на нескольких видах насекомых с полным превращением, относящихся к жесткокрылым подотрядов Polyphaga и Adephega, двухоботным сетчатокрылым (Birostrata), верблюдкам (Rhaphidioptera), вислокрылкам (Meganeuroptera), сидячебрюхим перепончатокрылым (Symphyta), стебельчатобрюхим перепончатокрылым (Aroscrita), двукрылым (Diptera), ручейникам (Trichoptera) и бабочкам (Lepidoptera) (Kluge, 2005a, 2005b; Клюге, 2020).

Общей особенностью всех насекомых с полным превращением является то, что перед линькой личинки на куколку растущая нога будущей куколки сгибается в колене (т. е. в сочленении бедра и голени) и теряет мышцу-разгибатель этого сочленения, так что остается неподвижно согнутой и после линьки, т. е. на стадии куколки. При этом у всех насекомых, кроме вислокрылок, куколочная нога, развивающаяся под кутикулой личинки, полностью теряет все мышцы и обычно лежит не в пределах кутикулы личиночной ноги, а вдавняется своим коленным сгибом в пространство между гиподермой туловища и отслоившейся туловищной кутикулой личинки. Лишь у вислокрылок растущая куколочная нога остается в пределах личиночной кутикулы ноги и сохраняет подвижность, что, вероятно, является вторичным по сравнению с другими Metabola.

Обычно перед тем, как гиподерма ноги начинает расти и менять личиночную форму на куколочную, она уменьшается так, что занимает лишь часть пространства внутри личиночной кутикулы ноги, в результате чего дистальная часть личиночной кутикулы ноги оказывается пустой. При этом способ уменьшения живых тканей ноги принципиально различается у разных исследованных видов: это может быть равномерный антирост (термин по: Kluge, 2005a) всей гиподермы ноги, либо лизис дистальной части ноги, либо лизис тканей по всей ноге (Kluge, 2005a; Клюге, 2020: 658–663, рис. 10.2.6–8, 10.4.7, 8, 10.5.3D, 10.7.3C, D, 10.15.2). В результате этого уменьшения членики будущей куколочной ноги (тазик, вертлуг, бедро, голень, лапка и претарсус) оказываются либо онтогенетически гомологичными соответствующим членикам исходной личиночной ноги, либо онтогенетически не гомологичными им (Kluge, 2005a; Клюге, 2020: рис. 10.1.2 на с. 657). Отсутствие процесса уменьшения гиподермы ноги выявлено только у вислокрылок (Meganeuroptera) и чешуекрылых, причем у вислокрылок это связано со спрямлением метаморфоза и минимизацией лизиса тканей (Kluge, 2005a; Клюге, 2020: 661, рис. 10.6.3, 1.6.5). О развитии чешуекрылых см. ниже.

Линька личинки на куколку у Lepidoptera

У многих чешуекрылых все части тела и все придатки куколки растут под кутикулой соответствующих сегментов личинки, сминаясь там складками, но не смещаясь в другие сегменты: голова будущей куколки с длинными антеннами и длинными галеями максилл полностью помещается внутри головной капсулы личинки; переднегрудь вместе с длинными передними ногами, согнутыми в колене и смятыми в складки, полностью помещается под кутикулой переднегрудки личинки; среднегрудь с такими же длинными ногами и с большими передними протоптеронами, направленными вентрально и смятыми во множество складок, полностью помещается под кутикулой среднегрудки личинки; то же касается заднегрудки и ее придатков (рис. 8, 1).

Перед линькой на куколку нога полностью утрачивает все мышцы (как и у большинства других Metabola), но ее гиподерма не уменьшается, а сразу начинает расти. В результате этого во всех фазах предличиночного процесса ткани ноги полностью заполняют личиночную кутикулу ноги, не оставляя пустого пространства в ее дистальной части. Как и у других насекомых, растущая куколочная нога сразу сгибается в колене; поскольку она не помещается под кутикулой личиночной ноги, сложенные вместе бедро и голень вдвигаются в пространство под отслоившейся туловищной кутикулой (см. рис. 8, 1). Этот процесс описан для белянки *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) (Gonin, 1894: fig. 35, 38; Packard, 1898: 653–658; Kim, 1959; Клюге, 2020: 663, рис. 10.16.2D), нимфалиды *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758) (Kluge, 2005a: 217, fig. 51), сатурнииды *Antheraea pernyi* Guérin-Méneville, 1855 (Kuske, 1963), огневки *Galleria mellonella* (Linnaeus, 1758) (Kuske et al., 1961) и наблюдался у других видов чешуекрылых. Высказано предположение, что такой способ преобразования личиночного строения ноги в куколочно-имагинальное строение был исходным для Metabola (Клюге, 2020: 666, 649 (рис. 10.1.1)).

В этом отношении линька, при которой личинка последнего возраста превращается в куколку, парадоксальным образом отличается от предшествующих линек с одного личиночного возраста на другой: в отличие от личиночно-личиночных линек, при личиночно-куколочной линьке гиподерма головы и ног не подвергается частичному разрушению, а растет поступательно.

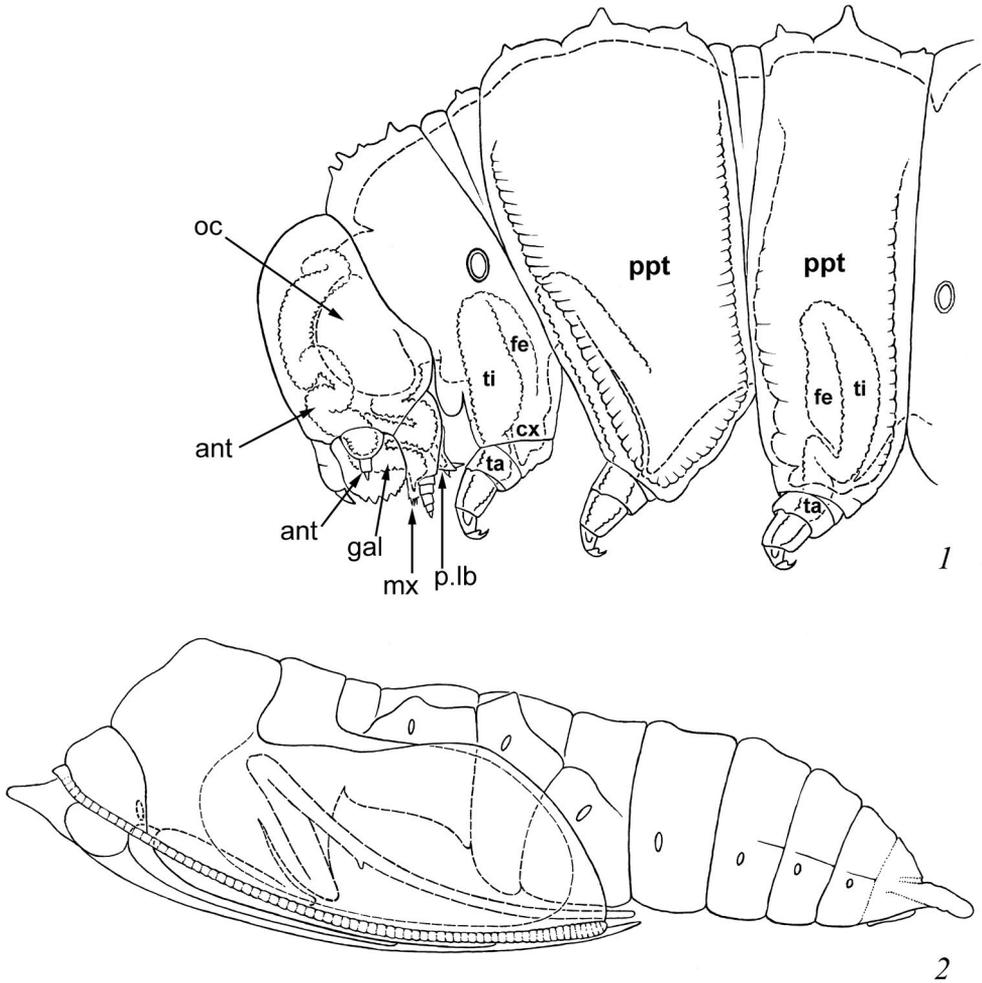


Рис. 8. Линька личинки на куколку у *Pieris brassicae* (L.) (по: Клюге, 2020).

1 – голова и грудь гусеницы перед линькой на куколку, 2 – куколка.

ant – антенна, *gal* – створка хоботка (галеа), *mx* – максилла, *p. lb* – лабиальный щупик, *p. mx* – максиллярный щупик, *ppt* – протоптерон. Остальные обозначения как на рис. 1, 4.

Среди исследованных чешуекрылых иной способ линьки при превращении личинки в куколку наблюдается у представителей надсем. Gracillarioidea. У исследованных нами *Phyllocnistis labyrinthella*, *Cameraria ohridella* и *Phyllonorycter apparella* линька на куколку протекает так же, как и предшествующие линьки с одного личиночного возраста на другой: голова будущей куколки сдвигается назад и вдавливается в переднерудь, освобождая обширное пространство под старой кутикулой головной капсулы, а при экдизисе старая кутикула головной капсулы сбрасывается целиком, не разрываясь по Y-образному шву.

Литературные сведения о линьках личинок чешуекрылых

Несмотря на то, что линьки гусениц наблюдались множеством исследователей, нам не удалось найти в литературе ясных описаний этого процесса.

Трувело (Trouvelot, 1868: 37–38) писал про сатурнииду *Antherea polyphemus* (Cramer, 1776), что перед линькой на следующий возраст гусеница перестает питаться, прикрепляется шелком к листу, а увеличенная новая голова становится видна под старой кутикулой в области шеи: «The worm ceases to eat for a day before moulting, and spins some silk on the vein of the under surface of a leaf; it then secures the hooks of its hind legs in the texture it has thus spun, and there remains motionless; soon after, through the transparency of the skin of the neck, can be seen a second head larger than the first, belonging to the larva within».

Паккард (Packard, 1898: 609) считал, что при линьке гусениц на следующий возраст сдвиг головы вызван тем, что растущей голове не хватает места под старой кутикулой головной капсулы: «Before the caterpillar moults, it stops feeding, and the head is now small compared with the body; the head of the second instar is now large, situated partly under the much-swollen prothoracic segment, and pushes the head of the first instar forward».

Однако это не так, потому что сдвиг живых тканей головы назад происходит до того, как эти ткани начинают расти, в результате чего под кутикулой образуется обширное пустое пространство (см. рис. 3, 1). И лишь позже, когда новая голова вырастает, она частично заполняет это пространство и давит на старую кутикулу головы (см. рис. 3, 2).

Ссылаясь на публикацию Ньюпорта (Newport) о линьке сиреневого бражника *Sphinx ligustri* Linnaeus, 1758, Паккард (Packard, 1898: 610) писал, что при линьке на следующий личиночный возраст старая кутикула головной капсулы разделяется Y-образным швом: «... old skin cracks along the middle of the dorsal surface of the mesothoracic segment, and by repeated efforts the fissure is extended into the 1st and 3d segment, while the covering of the head divides along the vertex and on each side of the clypeus». Это противоречит нашим наблюдениям за линьками чешуекрылых, включая табачного бражника (*Manduca sexta*), у которых старая кутикула головы сбрасывается целиком, не разрываясь по Y-образному шву.

Гребенников (Grebennikov, 2013), обнаружив, что минирующие гусеницы из сем. Gracillariidae при линьке сбрасывают кутикулу головной капсулы целиком, сравнил необычную линьку минирующих грацилляриид с обычной линькой свободноживущих личинок жуков и сидячебрюхих перепончатокрылых и на основании этого сделал вывод, что особенности линьки связаны с приспособлением к минированию листьев. Однако он не сравнивал личиночные линьки грацилляриид с личиночными линьками других чешуекрылых и поэтому не смог сделать правильный вывод о таксономическом значении данного признака.

Описаны изменения, происходящие с тканями головы у *Pieris brassicae* от личинки первого возраста до куколки (Eassa, 1953). Однако при этом каждый личиночный возраст рассмотрен только на одной фазе своего развития, поэтому процесс дегенерации тканей и их последующего восстановления остался незамеченным.

Некоторые авторы используют промеры головной капсулы гусениц бабочек для изучения общих закономерностей роста животных (Springolo et al., 2019; Fusco et al., 2021; Varaldi et al., 2023). При этом игнорируется тот факт, что ткани головы растут не поступательно, а перед каждой линькой подвергаются значительной дегенерации.

Филогенетическая интерпретация особенностей личиночной линьки чешуекрылых

В настоящее время принято считать, что чешуекрылые (Lepidoptera) наиболее близки к ручейникам (Trichoptera), с которыми их объединяют в таксон Amphimesenoptera Kiriakoff, 1848. В отличие от личинок чешуекрылых, личинки ручейников не имеют ложноножек на брюшке и для передвижения активно пользуются хорошо развитыми грудными ногами. Многие личинки ручейников не имеют домиков или иных укрытий, так что в течение всего периода подготовки к линьке на следующий личиночный возраст должны активно пользоваться ногами. У изученных нами личинок *Rhyacophila nubila* Zetterstedt, 1840, зафиксированных перед линькой на следующий личиночный возраст, растущие ткани головы, ротовых придатков, туловища, ног и анальных крючьев расположены под старой кутикулой соответствующих частей тела; при этом растущие ткани мандибул и коготков (которые не могут полностью поместиться под старой кутикулой мандибул и коготков) уложены под старой кутикулой таким способом, который обеспечивает их постоянную способность функционировать (рис. 1, 1, 2; 2, 1). В этом отношении ручейники (Trichoptera) сходны с другими насекомыми и резко отличаются от чешуекрылых (Lepidoptera).

Согласно общепринятому представлению о филогении чешуекрылых (Packard, 1895; Kristensen, 1984, и др.), наиболее филогенетически обособленным таксоном в составе чешуекрылых является сем. Micropterygidae, которое либо включают в плезиоморфон Protolepidoptera, противопоставляемый голофилетическому таксону Glossolepidoptera, либо рассматривают как таксон, сестринский всем прочим чешуекрылым. В свою очередь, таксон Glossolepidoptera делится на плезиоморфон Palaeolepidoptera и обширный голофилетический таксон Neolepidoptera.

1. Lepidoptera Linnaeus, 1758 (= Glossata Fabricius, 1775)

1.1. Protolepidoptera Packard, 1895 (= Zeugloptera Chapman, 1917)

1.2. Glossolepidoptera Kluge, 2005

= Haustellata Packard, 1895 (non Haustellata Clairville, 1798);

= Glossata Packard, 1895 (non Glossata Fabricius, 1775)

1.2.1. Palaeolepidoptera Packard, 1895

2.2.2. Neolepidoptera Packard, 1895

Среди исследованных нами чешуекрылых, помимо разнообразных представителей Neolepidoptera, имеется личинка *Eriocrania* sp. (относящаяся к Palaeolepidoptera), зафиксированная перед линькой на следующий личиночный возраст. У этой личинки, так же как у личинок Neolepidoptera, выросшие живые ткани головы сдвинуты далеко назад и вдавлены в переднегрудь, так что между ними и старой кутикулой головы образовалось обширное пустое пространство (см. рис. 7). Это свидетельствует о том, что перед началом своего роста ткани головы подверглись дегенерации, как и у исследованных личинок Neolepidoptera. Сравнить личиночный процесс в ногах у Palaeolepidoptera и Neolepidoptera невозможно, поскольку у личинок всех Palaeolepidoptera ноги утрачены.

Для понимания филогенетического значения описанного выше признака (особой личиночной линьки, сопровождающейся дегенерацией тканей головы и ног) необходимо

изучить этот признак у представителей Micropterygidae. Личинки Micropterygidae сильно отличаются от гусениц Neolepidoptera, не имеют ложноножек с втягивающимися крючками на III–VI и X сегментах брюшка, а вместо этого могут иметь ложноножки иного строения на I–VIII сегментах брюшка; голова способна втягиваться в грудь. Нам не удалось наблюдать линьку личинок Micropterygidae. Лоренц (Lorenz, 1961) провел детальные наблюдения за развитием нескольких тысяч особей *Micropteryx caltella* и только 2 раза наблюдал линьку личинки на следующий личиночный возраст. По его данным, перед тем, как сбросить старую кутикулу, личинка 2–2.5 дня пребывает в неподвижном положении, прикрепившись задним концом тела к субстрату; после этого ее кутикула рвется на дорсальной стороне тела по неправильному продольному шву, не достигающему головы (Lorenz, 1961: 10–11, Abb. 8–10). Это краткое описание позволяет предположить, что у *Micropteryx*, как и у других чешуекрылых, линька сопровождается глубокой перестройкой, вызывающей длительное обездвиживание личинки, а личиночный шов не затрагивает головную капсулу.

Эти сведения о линьках у *Micropteryx* позволяют предположить, что охарактеризованные выше особенности личиночных линек чешуекрылых исходно присущи общему предку чешуекрылых, т. е. представляют собой аутапоморфию Lepidoptera.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С. Ю. Синёву (Зоологический институт РАН, С.-Петербург; ЗИН) за предоставление возможности изучения гусениц чешуекрылых в коллекции ЗИН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Клюге Н. Ю. 2012. Кладоэндзис и новый взгляд на эволюцию метаморфоза у насекомых. Энтомологическое обозрение **91** (1): 63–78.
- Клюге Н. Ю. 2020. Систематика насекомых и принципы кладоэндзиса. В 2 томах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1037 с.
- Тихомирова А. Л. 1983. О гомологии члеников личиночной и имагинальной ног насекомых с полным преобразованием (на примере *Tenebrio molitor*). Зоологический журнал **62** (4): 530–539.
- Baraldi S., Rigato E., Fusco G. 2023 Growth regulation in the larvae of the lepidopteran *Pieris brassicae*: a field study. *Insects* **14** (2): 167.
- Birket-Smith J. S. R. 1984. Prolegs, Legs and Wings of Insects. Entomonograph 5. Copenhagen: Scandinavian Science Press, 128 p.
- Braun A. F. 1963. The genus *Bucculatrix* in America north of Mexico (Microlepidoptera). *Memoirs of the American Entomological Society* **18**: 1–208.
- Eassa J. E. E. 1953. The development of imaginal buds in the head of *Pieris brassicae*. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* **104** (3): 39–50.
- Fusco G., Rigato E., Springolo A. 2021. Size and shape regulation during larval growth in the lepidopteran *Pieris brassicae*. *Evolution & Development* **23**: 46–60.
- Gonin J. 1894. Recherches sur la métamorphose des lépidoptères. De la formation des appendices imaginaux dans la chenille *Pieris brassicae*. *Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles* **30**: 89–139, 5 pls.
- Grebennikov V. V. 2013. Life in two dimensions or keeping your head down: Lateral exuvial splits in leaf-mining larvae of *Pachyschelus* (Coleoptera: Buprestidae) and *Cameraria* (Lepidoptera: Gracillariidae). *European Journal of Entomology* **110** (1): 165–172.
- Kim Ch.-W. 1959. The differentiation center including the development from larva to adult leg in *Pieris brassicae* (Lepidoptera). *Journal of Embryology and Experimental Morphology* **7** (4): 572–582.
- Kluge N. J. 2005a. Larval/pupal leg transformation and a new diagnosis for the taxon *Metabola* Burmeister, 1832 = Oligoneoptera Martynov, 1923. *Russian Entomological Journal* **13** (4) (for 2004): 189–229.
- Kluge N. J. 2005b. Metamorphosis and homology of mouthparts in Neuropteroidea (Hexapoda: Metabola), with remarks on systematics and nomenclature. *Russian Entomological Journal* **14** (2): 87–100.

- Kluge N. J. 2010. Paradoxical molting process in *Orthezia urticae* and other coccids (Arthroidignatha, Gallinsecta). *Zoosystematica Rossica* **19** (2): 246–271.
- Kristensen N. P. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). *Steenstrupia* **10**: 141–191.
- Kuske G. 1963. Untersuchungen zur Metamorphose der Schmetterlingsbeine. *Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen* **154** (4): 354–377.
- Kuske G., Penner M. L., Pierno H. 1961. Zur Metamorphose des Schmetterlingsbeines. *Biologisches Zentralblatt* **80**: 347–351.
- Lorenz R. E. 1961. Biologie und Morphologie von *Micropterix calthella* (L.) (Lepidoptera: Micropterygidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift (Neue Folge)* **8**: 1–23.
- Lower H. F. 1954. A morphological interpretation of post-embryonic insect development. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale. Notes et Revue* **91** (2): 51–72.
- Packard A. S. 1895. On the phylogeny of the Lepidoptera. *Zoologischer Anzeiger* **18** (465): 228–236.
- Packard A. S. 1898. *A Text-Book of Entomology*. New York, London: MacMillian Co., 729 p.
- Springolo A., Rigato E., Fusco G. 2019. Larval growth and allometry in the cabbage butterfly *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). *Acta Zoologica* **102** (1): 77–87.
- Trouvelot L. 1868. The American silk worm. *The American Naturalist* **1**: 30–38.

PARADOXICAL LARVAL MOLTS – AUTAPOMORPHY OF THE ORDER LEPIDOPTERA

N. Ju. Kluge, A. P. Sedneva

Key words: systematics, phylogeny, cladoendesis, metamorphosis, molt, larva, caterpillar, Lepidoptera.

SUMMARY

For all examined species of butterflies and moths (Lepidoptera), common peculiarities of larval molts are revealed, which distinguish them from all other insects: with the molt from one larval instar to another, living tissues of head and thoracic legs undergo significant destruction; the remaining tissues of the head shift backward and are partly impressed into the prothorax, and the remained tissues of the legs are shortened; with the ecdysis, the old head capsule is not broken by the Y-shaped suture, but is shed as a whole. In contrast to the larval molts, the molt from larva to pupa in most lepidopterans (except Gracillarioidea) passes without shifting of the head and legs tissues, and the cuticle of head capsule breaks by the Y-shaped suture. Peculiar adaptations allow lepidopteran larvae to live through long-term immobility of the head and the legs during each molt which separates two active larval instars. The set of species examined by us allows to express a statement that the peculiar mode of larval molt is inherent to all lepidopterans and differentiates them from all other insects, i. e. is an autapomorphy of the order Lepidoptera.