http://yadyra.ru

Московская сельскохозяйственная академия
имени К.А. Тимирязева

Кафедра энтомологии

Курсовая работа

Яйца насекомых. Эмбриональное развитие насекомых

Выполнил:
студент 207 группы
агрономического факультета
Майчак И.А.
Проверил: Захваткин Ю.А.

Москва
2005

Оглавление

Яйца насекомых 3
Эмбриональное развитие 9
Список используемой литературы..... 34

Яйца насекомых

В ходе эволюции гаметы дифференцировались на яйцо и сперматозоид и, оставаясь одноклеточными особями, специализировались для исполнения различных функций. Яйцо совершенствовалось в обеспечении все большего и большего объема формообразовательных процессов, а сперматозоид специализировался в направлении поиска и осеменении яйца. Представляя собой ядро, снабженное мощным, но кратковременно действующим двигательным аппаратом, сперматозоид лишен способности к формообразованию, столь характерной для яйца.

Яйцо, как клетка многоклеточного организма, сравнима с отдельной особью прогамного поколения простейших, но отличается от него развитием новых факторов морфогенеза. Именно наличие этих факторов, обеспечивая согласованность развития в различных частях зародыша при участии многочисленных клеток, отличает онтогенез многоклеточного от индивидуального развития простейших.

Для насекомых характерны относительно крупные, богатые желтком яйца. Развиваясь в полости овариолы и испытывая давление ее стенок, они несколько вытягиваются в длину, утрачивая характерную для яиц членистоногих округлую форму (рис. 1), т.е. округлые в исходном состоянии яйца насекомых сменяются эллиптическими и в той или иной мере билатерально-симметричными у вышестоящих форм. При этом билатеральная симметрия яиц относительно примитивных Odonata и Polyneoptera проявляется в уплощении вентральной стороны, а относительно совершенных Ollgoneoptera – в уплощении дорзальной стороны яйца.

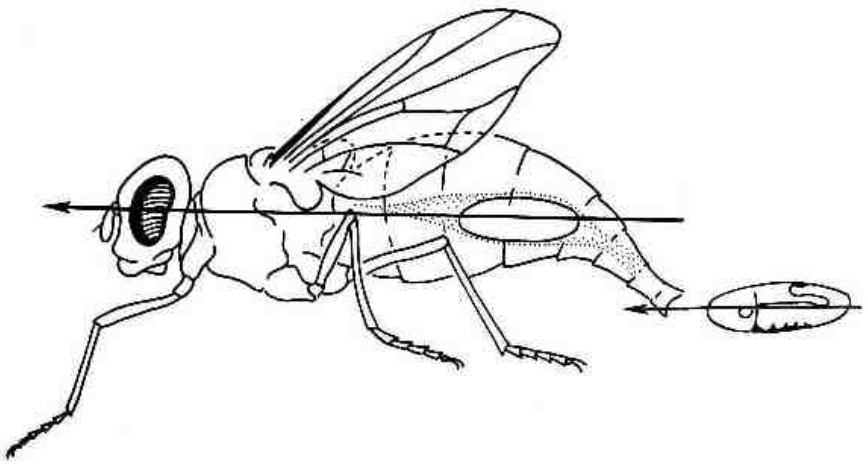

Рис. 1. «Правило Алле». *Продольная ось формирующегося яйца совпадает с осью тела самки и формирующегося в яйце эмбриона (морфологические оси – стрелки)*

У бабочек и некоторых клопов яйца становятся округлыми вторично. Яйца насекомых разнообразны по форме и размерам (рис. 2).

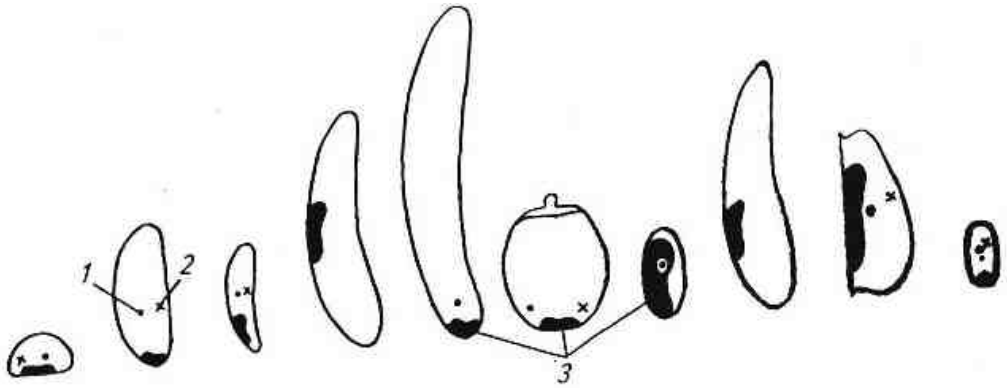

Рис. 2. Форма яиц насекомых. *1 – ядро яйца; 2 – полярное тельце; 3 – зародышевая полоска*

Наиболее крупные из них достигают 15 мм в длину (у пчелы Xylocopa), а самые мелкие не превышают 0,05 мм. Они варьируют от 1,35% длины тела самки (микротипические яйца мух-тахин) до 44 и даже до 70% (зимующие яйца тлей). У тараканов и прямокрылых яйца уплощены с вентральной и выпуклы с дорсальной стороны развивающихся в них эмбрионов, а у двукрылых и перепончатокрылых дорсальная сторона яйца вогнута, а вентральная выпукла.

Плотная скорлупа яйца – хорион, секретируемый фолликулярными клетками, – двухслойная, пронизана системой воздухоносных полостей и функционирует по принципу трахейных жабр, или пластрона (рис. 3). Очевидно, способность к абсорбции кислорода из водной и воздушной сред особенно важна при периодическом затоплении яиц при обильной росе. Изредка под хорионом отлагаются слой воска и дополнительная кутикула. Яйца насекомых некоторых живородящих и паразитических форм вообще лишены хориона или сбрасывают его в начале развития.

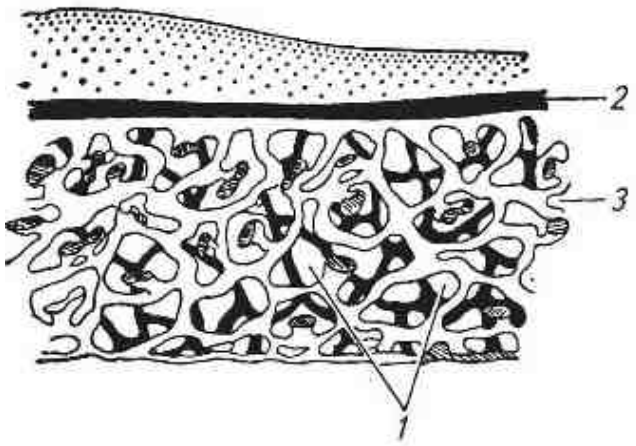

Рис. 3. Ультраструктура хориона. *1 – воздухоносные полости; 2 – экзохорион; 3 – эндохорион*

Защищенное хорионом яйцо выделяет собственную, проницаемую для жидкостей и газов желточную оболочку. По-видимому, она сравнима с вителлиновой мембраной, формирующейся при оплодотворении и препятствующей проникновению избыточных сперматозоидов. Яйцо представляет собой гигантскую специализированную клетку, густо и равномерно заполненную гранулами желтка. Лишь на его периферии, непосредственно под желточной оболочкой, остается свободный от желтка слой цитоплазмы – периплазма, связанная тончайшими тяжами с околоядерным скоплением цитоплазмы в глубине яйца.

Гетерогенное распределение веществ и органоидов может регулироваться, когда сформированное яйца теряет связь с питающими клетками. В оогониях и молодых ооцитах ядро занимает центральное положение и сохраняет его у всех исследованных ногохвосток, некоторых щетинохвосток, поденок, стрекоз и немногих других насекомых. Гораздо чаще ядро ооцита смещается к проксимальному или дистальнону полюсам, в дорзальном или, реже, в вентральном направления. Отчетливый градиент окислительно–восстановительных свойств, совпадающий с продольной осью яиц дрозофилы и веснянок, как было показано Гиллом, представляет собой общий градиент овариолы, а не расположенного в ней ооцита. При этом было отмечено, что пространственная неоднородность фолликулярного эпителия индуцируется ооцитом, а не наоборот, как полагал Ч.М. Чайлд.

При наступлении делений созревания ядро яйца обычно сдвигается к дорзальной стороне и выделяет полярные тельца в непосредственной близости от проксимального полюса. Сравнительно редкие нарушения этого правила вполне объяснимы, как результат

компромисса между унаследованным способом выделения полярных телец и изменением структуры яйца. Во всяком случае, следует ограничить значение этого признака, как показателя полярности.

Проведенный анализ всех возможных проявлений полярности позволяет считать, что яйцо насекомых ею не обладает, но зато характеризуется более или менее полным проявлением черт билатеральной симметрии. Однако, отрицая анимально-вегетативную поляризацию яйца насекомых, мы не можем провести соответствующие гомологии наиболее общих свойств их эмбрионального развития с развитием нижестоящих форм, где проявления полярности вполне однозначны.

У многих других животных, в частности у кольчатых червей, распределение желтка, напротив, неравномерно. Концентрируясь в нижней вегетативной половине яйца, желток оставляет свободной верхнюю, анимальную, половину, создавая анимально-вегетативный градиент в распределении желточных гранул, а также в свойствах яйца. Например, верхний, анимальный, полюс, обычно отмеченный положением полярных телец, служит очагом метаболических процессов, и именно здесь впоследствии зарождаются многие формообразовательные процессы, например формируется головной конец эмбриона. Противоположный, вегетативный, полюс яйца отличается иными признаками, в частности развитием процессов гаструляции и формированием заднего конца тела. Исходная анимально-вегетативная полярность яйца совпадает с главной осью тела развивающегося организма и предопределяет ход и направление основных процессов формообразования.

У насекомых, как было показано выше, сколько-нибудь явных

проявлений анимально-вегетативной полярности яйца не обнаружено, и все градиенты его свойств направлены от центра к периферии. Положение полярных телец здесь непостоянно, хотя чаще всего они выделяются близ переднего полюса на дорсальной стороне эллиптического яйца. Лишь при сопоставлении ориентации всех основных формообразовательных процессов у примитивных ногохвосток (и членистоногих других групп) с соответствующими процессами у щетинохвосток и прочих насекомых можно признать продольную ось их яиц гомологичной оси полярности (оси анимально-.вегетативного градиента) у тех организмов, где проявления ее очевидны.

Следует также отметить, что исходное центральное положение синкариона сменяется на эксцентричное, при котором, оставаясь на продольной оси яйца, синкарион смещается либо к переднему, либо к заднему полюсам яйца, либо, наконец, отходя от продольной оси, он смещается в передне–дорзальном направлении.

Эмбриональное развитие

Эмбриональное развитие животных начинается дроблением яйца и формированием множества клеток, объединенных в бластулу. Далее происходит гаструляция, ведущая к обособлению зародышевых листков (эктодермы, мезодермы и энтодермы), и оформляющийся зародыш начинает сегментироваться.

Несколько позднее появляются зачатки отдельных органов. Их развитие и дифференциация (органогенез) продолжаются до вылупления из яйца. С началом свободного существования период эмбриогенеза заканчивается и сформированный организм вступает в период постэмбриональных преобразований, длящихся до наступления половой зрелости.

Формирование зародыша

Мелкие округлые яйца ногохвосток, сформированные в лишенном овариол яичнике, подвергаются полному (тотальному) дроблению. При этом тело яйца последовательно дробится на 2, затем на 4, 8, 16, 32 клетки-бластомеры (рис. 4). Те из них, которые впоследствии дадут начало вспомогательным, внезародышевым структурам (обслуживающим зародыш), группируются точно так же, как у кольчатых червей, по принципу спирального дробления. Другие располагаются по принципу двусторонней симметрии в соответствии с планом строения формируемого ими зародыша. Примечательно, что в пределах отряда ногохвосток наблюдается постепенный переход от полного дробления к поверхностному. Этот переход определяется расхождением ритмов деления ядер и цитоплазмы.

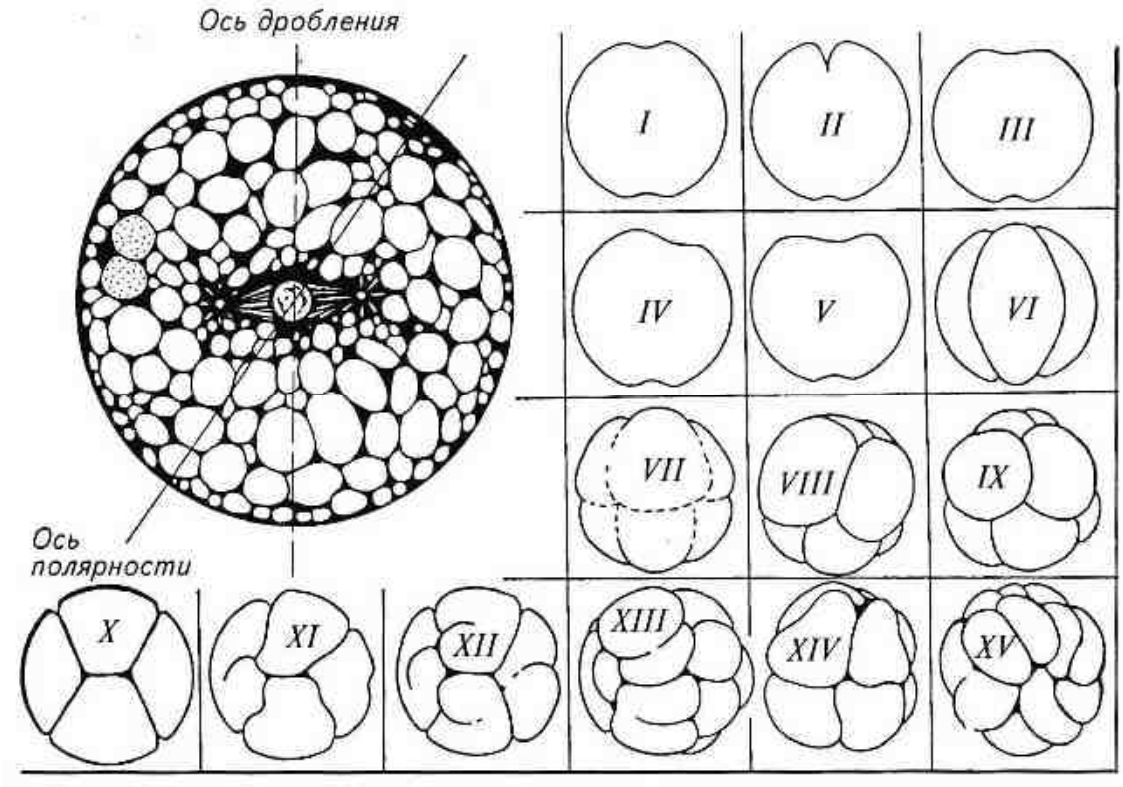

Рис. 4. Строение и последовательные стадии дробления (I-XV) яйца ногохвосток.

При типичном поверхностном дроблении, свойственном насекомым, тело яйца вообще не дробится на бластомеры, и размножающиеся в нем ядра лишь впоследствии приобретают вокруг себя стенки клеток. Таким образом, на примере ногохвосток прослеживаются общие тенденции преобразований эмбриогенеза кольчатых червей и членистоногих.

Дальнейшие деления бластомеров у ногохвосток приводят к образованию периферического слоя мелких клеток, облекающих центральную массу более крупных, иногда сливающихся друг с другом бластомеров.

Первым признаком оформления тела зародыша служит зародышевая полоска, образованная направленной миграцией и концентрацией периферических клеток в вегетативном полушарии яйца. Охватывая полукольцом его вегетативный полюс, она имеет явственные головные доли и туловище (протокорм), а несколько позже разделяется на сегменты. Продолжая дифференцироваться, зародыш ногохвостки перегибается на вентральную сторону посредством глубокой борозды вентрального изгиба, и после выделения зародышевых листков в нем начинают формироваться органы (рис. 5).

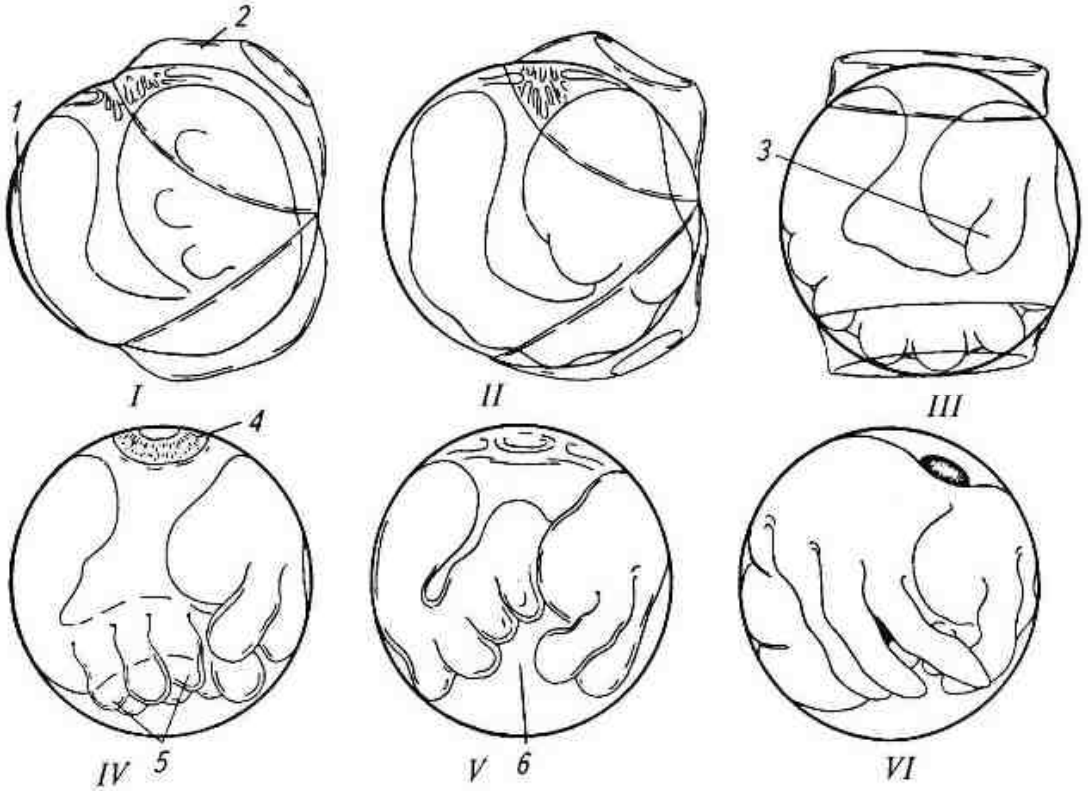

Рис. 5. Дифференциация и вентральное изгибание зародышевой полоски ногохвосток: *1 – эмбриональная кутикула; 2 – лопнувший хорион; 3 – антенна; 4 – дорсальный орган; 5 – ноги; 6 – вентральное изгибание; I – VI – стадии развития*

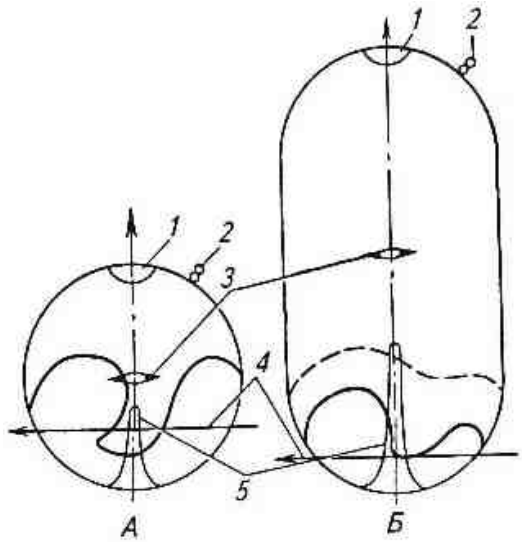

Рис. 6. Сопоставление координат формообразования в яйцах ногохвосток (А) и щетинохвосток (Б): *1 – дорсальный орган; 2 – полярные тельца; 3 – веретено первого деления; 4 – морфологические оси яйца и зародыша; 5 – борозда вентрального изгиба*

Не касаясь отдельных аспектов эмбриологии этих весьма своеобразных членистоногих, по многим признакам близких к многоножкам, выделим на схеме (см. рис. 6) лишь те из них, которые существенны для последующего сравнения с насекомыми.

Положение ядра (синкариона) в яйце насекомых предопределяет положение центра дробления, в котором зарождаются первые митозы. Формирующиеся здесь ядра дробления остаются связанными друг с другом тяжами плазмы. Их потомки, продолжая делиться, постепенно расходятся к периферии, и обычно после седьмого синхронного деления большая часть образовавшихся при этом 128 ядер достигает периплазмы. При следующих митозах они проникают в периплазму и окружаются клеточными стенками. В результате на поверхности желтка формируется бластодерма – однослойный клеточный эпителий,

но некоторые ядра остаются в его глубинах как первичные желточные клетки – вителлофаги. Таким образом достигается состояние бластулы, которая в данном случае при поверхностном дроблении именуется перибластулой.

В центробежной миграции ядер к периферии, сопровождаемой ритмической пульсацией яйца, наступает момент, когда одно из них проникает в расположенный близ заднего полюса яйца центр активации. Влияние этого центра определяет ход последующих процессов формообразования, в чем можно убедиться при анализе результатов следующих экспериментов. При перешнуровывании пополам свежеотложенного яйца стрекозы Platycnemis получают зародыш только в заднем изоляте, тогда как передний дегенерирует. В других экспериментах было обнаружено, что при смещении перетяжки назад развитие либо приостанавливается, либо область формирования зародыша ограничивается все более малым задним изолятом.

Однако развитие происходит только в том случае, если в задний изолят успевает проникнуть хотя бы одно из ядер. Если же перетягивающая яйцо петля пройдет позади «центра активации», то результат эксперимента изменяется: развитие зародыша происходит только впереди от петли, в обширном переднем изоляте.

На ранних стадиях эмбриогенеза ядра генетически однородны. Выжигая пучком ультрафиолетового света сразу после седьмого деления все ядра, кроме одного, можно лишь притормозить, но не нарушить ход развития. Оставшееся ядро, испытав дополнительные митозы, вскоре восстанавливает их набор без видимых последствий для дальнейшего формообразования. Эти эксперименты, проведенные в начале XX в. Ф. Зейделем, привели к открытию еще одного

морфогенетического центра на вентральной стороне яйца стрекозы Platycnemis – центра дифференциации, определяющего формирование зародышевой полоски, последовательность выделения в ней сегментов и их дифференциацию.

Приведенное описание выражает состояние, типичное для насекомых, но у паразитических перепончатокрылых, яйца которых не содержат желтка, дробление своеобразно. При первом делении яйцо Litomastix рассекается снизу глубокой бороздкой, не дойдя до экватора, она пересекается бороздой второго деления (рис. 7).

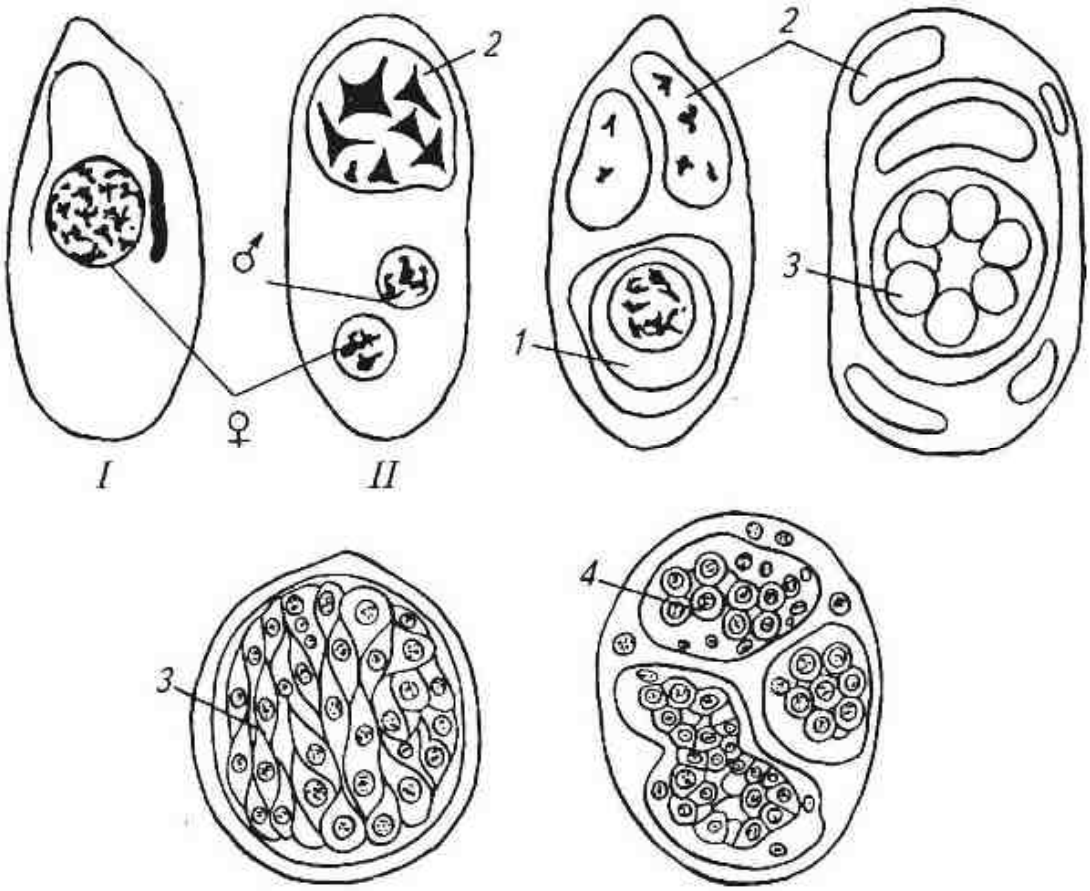

Рис. 7. Полиэмбриония перепончатокрылых Litomastix: *I, II – соответственно осеменение и созревание яйца; 1 – зигота; 2 – парануклеарное тело; 3 – дробление яйца; 4 – обособление зародышей*

Верхняя нераздробившаяся половина, включающая полярные тельца, постепенно разрастается в виде парануклеарного тела вокруг нижней, интенсивно дробящейся половины. Когда число эмбриональных клеток в ней достигнет 200–250, некоторые на них приобретают веретеновидную форму и разделяют зародыш на дробящиеся фрагменты по 15–20 клеток. Продолжая делиться, эти фрагменты, в свою очередь, распадаются на отдельные группы клеток, и процесс, многократно повторяясь, приводит к образованию громадного числа отдельностей – будущих личинок паразита. Между тем парануклеарное тело становится органом, проводящим питательные вещества из гемолимфы хозяина. Благодаря этому явлению, называемому полиэмбрионией, исходная продуктивность материнской особи увеличивается в сотни и тысячи раз; оно отмечено по меньшей мере у 30 видов.

Обычно делящиеся ядра генетически однородны, но у галлицы Wachtliella после третьего деления одно из ядер проникает в плазму заднего полюса и в дальнейшем приобретает собственный ритм митозов. При следующем (четвертом) делении семь ядер, оставшихся за пределами этой области, подвергаются элиминации хроматина и впоследствии формируют бластодерму. Когда эти ядра достигают периферии яйца, в них вновь происходит элиминация хроматина, но только в тех яйцах, которые развиваются в самцов. В результате исследований были выявлены факторы элиминации, противоположные свойствам заднего полюса, где впоследствии формируются крупные клетки полового зачатка.

Таким образом, уже после третьего деления ядра дифференцируются в зависимости от их положения в яйце, но для

большинства насекомых характерна более поздняя дифференциация ядер, наступающая при выходе их в периплазму. При этом дифференциация ранее однородных ядер происходит за счет неоднородности цитоплазмы в разных местах периплазмы.

Например, в яйцах мух периплазма с самого начала представляет собой мозаику предопределяемых зачатков и зон развития органов. Повреждая до начала дробления ту или иную зону, можно вызвать дефекты определенных органов и структур. Таким образом, основные процессы дифференциации клеток и образуемых ими тканей и органов предопределены или детерминированы до начала развития, еще в ходе оогенеза. Из этого, однако, не следует, что судьба ядер, вышедших в определенную зону периплазмы, не может быть изменена в процессе развития и что все вызванные дефекты не регулируются. В опытах с центрифугированием яиц комара Chironomus в зависимости от их положения в поле искусственно созданной силы тяжести возможно появление уродцев с непропорционально крупной головой, с двумя брюшными отделами или вообще лишенных головы.

В еще большей мере способность к регуляции проявляется в яйцах стрекоз, прямокрылых, некоторых клопов и других насекомых. Например, получение двух гармонично развитых, но соответственно уменьшенных эмбрионов-двойников в одном яйце здесь достигается с большей легкостью, чем у высших двукрылых, а в приведенном выше описании полиэмбрионии сам факт ее существования обязан регуляции. Следовательно, противопоставление детерминированного и регулятивного развития насекомых не лишено смысла. Различна лишь степень проявления способности к регуляции, например у сверчков она больше, чем у мух.

Однако изучение генетических нарушений развития и мутаций, проявляющихся на самых ранних стадиях развития, показало, что они зависят лишь от материнского генотипа, под контролем которого осуществляется оогенез. Генотип самого зародыша, объединяющий свойства обоих родителей, проявляется позже, в дифференциации клеток бластодермы и в органогенезах. С этим положением вполне согласуются факты развития энуклеированных (лишенных ядер) и впоследствии дегенерирующих яиц, в которых происходят «дробление» безъядерных плазматических островков, их выход на периферию, а иногда и концентрация в некое подобие зародышевой полоски.

Сходные результаты могут быть и при скрещивании особей с несовместимыми генотипами: ранние стадии развития не требуют непосредственного участия ядер и содержащейся в них генетической информации. Не следует, однако, считать, что в этот период генетическая информация вообще не имеет значения: ведь формирование яйца со всеми его свойствами происходит при непосредственном участии и под контролем ядра ооцита, точнее, его генов, представляющих собой генотип матери. Эти свойства, весьма важные для ранних стадий эмбриогенеза, служат проводниками генетической информации, своеобразными посредниками между ядром ооцита и дифференцирующимися впоследствии ядрами клеток зародыша.

После оформления бластодермы начинается концентрация ее клеток в зародышевую полоску, которая, как и у ногохвосток, имеет зачатки головных долей и туловища. В этот момент влияние возбужденного центра активации, распространяясь по яйцу, достигает

центра дифференциации, который индуцирует волны судорожных сокращений желтка. При этом желток оттягивается от хориона и высвобождается пространство, необходимое для закладки зародышевой полоски.

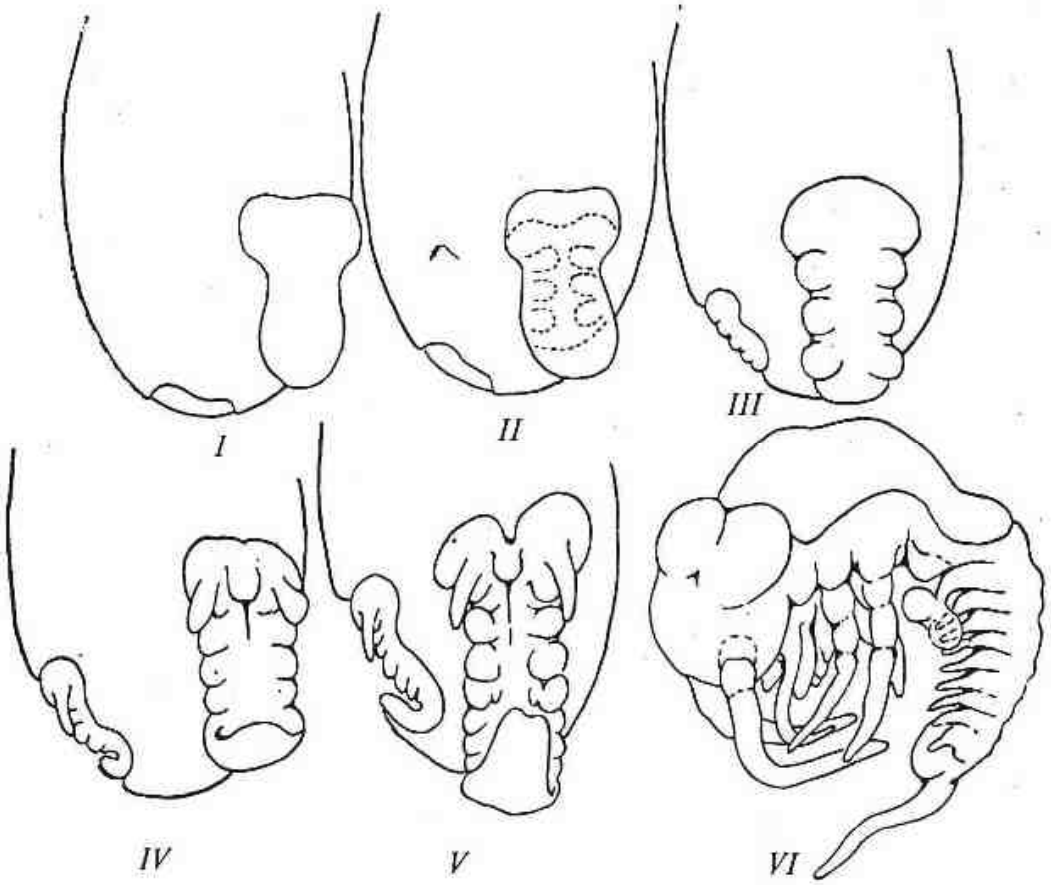

Рис. 8. Бластокинез щетинохвостки Petrobius: I–VI – последовательность стадий

В исходном для насекомых состоянии зародышевая полоска, как и у ногохвосток, закладывается на заднем полюсе яйца, но затем погружается в желток, в формирующуюся амниотическую полость. У щетинохвосток Machilis и Petrobius формирующиеся амниотические складки (рис. 8), нависая над зародышевой полоской, не смыкаются

друг с другом, и ограничиваемая ими полость остается открытой. Однако гораздо чаще складки срастаются над эмбрионом, изолируя его от периферии двумя эмбриональными оболочками: внешней – серозой и внутренней – амнионом (рис. 9).

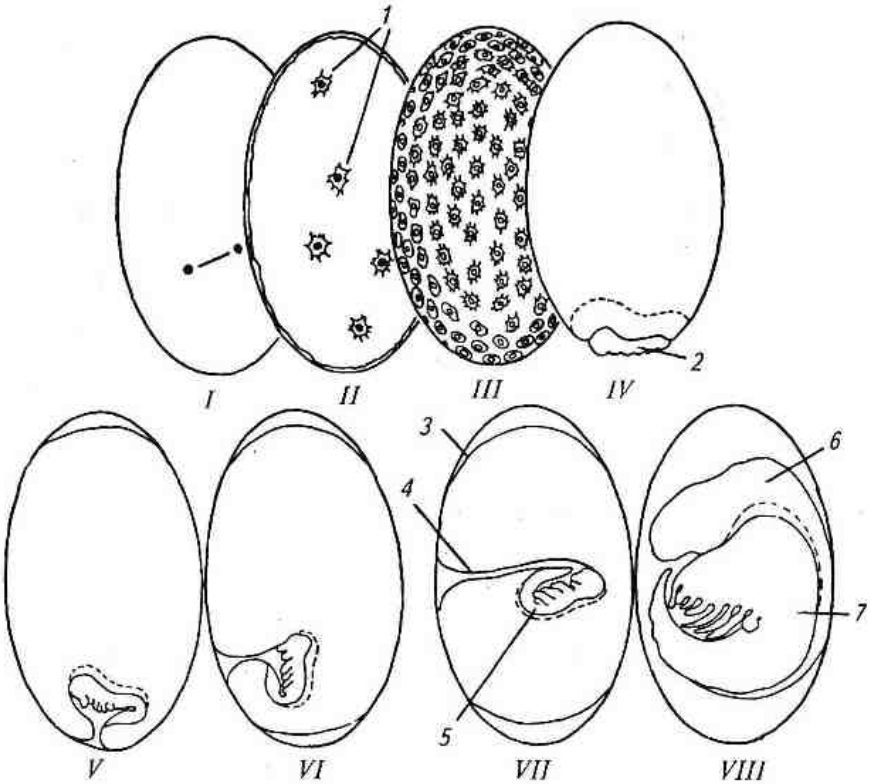

Рис. 9. Бластокинез (I–VIII – последовательность стадий) и формирование зародышевых оболочек у щетинохвостки Lepisma: *1 – вителлофаги; 2 – зародышевая полоска; 3 – сероза; 4 – амнион; 5 – амниотическая полость; 6 – желток; 7 – обрастание желтка зародышем*

Погружение зародышевой полоски в желток сопровождается формированием вентрального изгиба, как у ногохвосток. Оставаясь в глубине желтка, зародышевая полоска подвергается сегментации и через некоторое время возвращается на поверхность, занимая постоянное положение на вентральной стороне яйца. Это перемещение зародыша, названное бластокинезом (лат. blastos – зародыш, kinesis –

движение), весьма характерно для насекомых и, видимо, связано с необходимостью изменения исходного положения зародыша в удлиненных и обогащенных желтком яйцах. Выход зародышевой полоски на вентральную сторону яйца значительно сокращает последующие процессы обрастания желтка ее стенками. В противном случае эти процессы проходили бы от заднего полюса яйца к переднему, по наиболее долгому пути.

У многих, более совершенных насекомых зародыш с самого начала закладывается в задней вентральной области яйца и бластокинезы существенно ограничиваются. У высших двукрылых и перепончатокрылых бластокинезы вообще редуцированы, так как оформляющаяся зародышевая полоска с самого начала занимает положение на вентральной стороне яйца.

Указанному ходу преобразований положения зародыша отвечает пополнение морфогенетических потенций периплазмы яйца, которое проявляется следующим образом. При типе короткого зародыша, свойственном яйцам относительно примитивных форм, повреждение участков зародышевой полоски не приводит к развитию дефектов или они проявляются в самой общей форме; при типе длинного зародыша, характерном для яиц двукрылых, нанесенные повреждения вызывают адекватные нарушения. Например, повреждение области зачатка слюнных желез лишает сформированных насекомых этих органов, повреждение зачатка головного мозга приводит к нарушениям в его развитии. Переходу от типа короткого зародыша к типу длинного зародыша соответствуют пополнение набора детерминированных зачатков, а также последовательная редукция бластокинезов.

В ходе дальнейшего эмбрионального развития зародышевая

полоска образует по всей длине продольную первичную бороздку, со дна которой выклиниваются клетки нижнего зародышевого листка – совокупного зачатка мезодермы и эндодермы. Распространяясь под поверхностью, они оформляются в две ленты, подстилающие эктодермальную зародышевую полоску с обеих сторон от бороздки. Ее передний конец, углубляясь в желток в виде слепой трубки, дает начало передней кишке эмбриона – стомодеуму, а задний – задней кишке – проктодеуму.

Эти процессы, сравнимые с гаструляцией других животных, особенно своеобразны в крупных, заполненных гранулами желтка яйцах перелетной саранчи. В соответствии с разработанной на этом объекте концепцией мультифазной гаструляции ее первая фаза начинается при дроблении с выделения первичных желточных клеток, которые можно сравнить с первичной энтодермой, вторая фаза – с появления первичной бороздки. Выделяющиеся из бороздки клетки, оседая на желтке, образуют желточную мембрану – временный эпителий средней кишки эмбриона; третья фаза, отмеченная появлением вторичной бороздки, сопровождается выделением клеточных элементов нижнего зародышевого листка, четвертая фаза мультифазной гаструляции состоит в обособлении вторичных желточных клеток, соответствующих вторичной энтодерме. Если принять, что удельный вес и значение каждой фазы не постоянны, а меняются в связи с общими эволюционными преобразованиями эктодермы, мезодермы и энтодермы, то приведенную концепцию можно распространить на весь класс насекомых.

Одновременно с выделением зародышевых листков начинается сегментация. Сначала обособляется сегмент нижней губы,

расположенный в области центра дифференциации, затем выделяются сегменты максилл, переднегруди, и процесс сегментации распространяется далее в обоих направлениях. Наряду с появлением межсегментных перетяжек в эктодерме из подстилающих ее лент нижнего листка выделяются мезодермальные сомиты, которые вскоре приобретают замкнутые целомические полости. Однако у термита Anacanthotermes сначала обособляются сомиты лабиального, максиллярного и мандибулярного сегментов. Далее выделяются сомиты преантенн, антенн и премандибулярного сегмента, а у палочника Carausius формируются также парные сомиты верхней губы. Впрочем, у большинства насекомых сомиты верхней губы, преантенн и премандибулярного сегмента не развиваются или чрезвычайно малы.

После выделения головных и челюстных сегментов в зародышевой полоске Anacanthotermes происходит обособление четырех туловищных сегментов и передними формируется зона нарастания–скопление недифференцированных мезодермальных клеток. Однако впоследствии мезодерма этих сегментов сливается в единую массу, и вторично они обособляются уже после формирования впередилежащих сегментов из зоны нарастания. После образования сомитов оформляются межсегментные границы в эктодерме, и процесс сегментации, распространяясь в область груди и брюшка зародыша термита, завершается выделением одиннадцатого брюшного сегмента.

Последовательность выделения сегментов подчиняется влияниям центра дифференциации, но экспериментальные исследования эмбриогенеза цикадки Euscelis выявили более сложную зависимость. Перешнуровывая яйцо пополам на разных стадиях развития, начиная с делений созревания яйца и заканчивая концентрацией бластодермы в

головные доли зародыша, удалось установить, что способность заднего изолята к формообразованию приобретается не сразу. В яйце, перетянутом до начала дробления, зародышевая полоска не образуется. Однако сходная процедура, проведенная в конце дробления, приводит к формированию в яйце зародышевой полоски, лишенной головы. При еще более поздних воздействиях такого рода в заднем изоляте образуется полноценный, но несколько уменьшенный зародыш.

Приведенные результаты расходятся с данными, полученными для стрекозы Platycnemis, которые нельзя объяснить только деятельностью центров активации и дифференциации.

У цикадки Euscelis при изоляции заднего полюса яйца, отмеченного присутствием симбиотических организмов, наблюдается следующее. Если такую изоляцию создают до начала дробления, то в переднем изоляте образуется фрагмент головного отдела зародышевой полоски; если в более поздние сроки, то указанный фрагмент пополняется 1–2 сегментами. При оформлении бластодермы передний изолят приобретает способность к развитию полноценного зародыша.

Сопоставляя способности переднего и заднего изолятов к формообразованию, можно предположить, что развитие нормальной зародышевой полоски обеспечивается взаимодействием факторов, исходящих от переднего и заднего полюсов яйца. Это предположение позволяет объяснить результаты экспериментов, в которых изоляции частей яйца предшествовало перенесение симбионтов с окружающей их плазмой во впередилежащие части яйца.

Формирование перевернутых зародышевых полосок, зеркальносимметричных дупликаций и фрагментов разного состава вскрыло взаимодействие обоих факторов в более наглядной форме.

Оказалось, что до начала дробления фактор переднего полюса контролирует до 60 % длины яйца и продолжает распространяться к заднему полюсу в ходе дробления. Фактор заднего полюса распространяется медленнее: к началу дробления область проявления его деятельности ограничена лишь 10 %.

Таким образом, экспериментальные нарушения эмбриогенеза цикадки свидетельствуют о динамичности отношений и о значительных способностях к регуляциям. Предполагая, что область распространения обоих факторов до начала дробления варьирует у разных видов, можно объяснить результаты многих экспериментов, выполненных на других объектах: в частности, у стрекозы Platycnemis – более ранним распространением фактора переднего полюса, который к началу проведения экспериментов уже охватывает все яйцо. В таком случае деятельность центра активации можно свести к проявлению активности только одного фактора заднего полюса.

Рассмотрим органогенезы, происходящие в зародышевых листках и зачатках. Общее представление о природе и генеалогии отдельных тканей и органов насекомого дает схема, приведенная на рисунке 10.

Производные мезодермы. Формирующиеся сомиты стрекозы Epiophlebia представлены скоплениями распределенных в один слой клеток мезодермы. Их последующие деления приводят к образованию двухслойных пластинок, и полость, возникающая при их расщеплении, становится полостью целома. При этом внешний слой, за счет клеток которого развивается скелетная, соматическая, мускулатура, назван слоем соматической мезодермы, а внутренний, используемый для обслуживания и формирования внутренних, висцеральных, органов, – слоем висцеральной мезодермы.

Рис. 10. Генеалогия отдельных тканей и органов у насекомых

Головное скопление мезодермы делится на два участка: передний образует парные целомы верхней губы, задний – целомы антенн. Кроме целомической мезодермы у заднего края грудных и челюстных сегментов развивается первичная медиальная мезодерма. Вместе со вторичной медиальной мезодермой, образованной краями сближенных сомитов грудных сегментов, она используется для создания гемоцитов.

Позднее вентральные стенки грудных целомов значительно утолщаются, а дорсальные становятся все более тонкими. Наконец они

разрываются, полости целомов и тела объединяются в смешанную полость – миксоцель. В это же время целомы верхней губы, распадаясь на отдельные клетки, участвуют в образовании мускулатуры данного придатка.

Дорсальная стенка самого крупного антеннального целома впоследствии поставляет клетки жирового тела, а вентральная стенка позднее преобразуется в аорту. Вместе с клетками миниатюрного премандибулярного целома эта стенка участвует также в образовании мускулатуры стомодеума.

Большая часть клеток распадающихся целомов максилл и мандибул формирует челюстную мускулатуру, так же как и вентральные лопасти целомов нижней губы. Их дорсолатеральные части наряду с соответствующими частями целомов грудных и первых брюшных сегментов становятся висцеральной мезодермой, облекающей желточную массу и участвующей в образовании жирового тела.

Целомы брюшных сегментов дольше остаются замкнутыми и помимо висцеральной мускулатуры образуют жировое тело и скелетную мускулатуру. Сплошные сомиты десятого и одиннадцатого сегментов брюшка участвуют в формировании спинного сосуда личинки стрекозы.

При обрастании желтка клетки висцеральной мезодермы разных сегментов тела объединяются в две продольные ленты. Располагаясь по вентральной поверхности массы желтка, по сторонам от средней линии тела, эти ленты подходят к слепым концам стомодеума и проктодеума. Края лент разрастаются, и вскоре они облекают желток формирующимися продольными и кольцевыми мышцами кишечника.

На дорсолатеральных краях целомов седьмого – девятого сегментов брюшка, в том месте, где слой висцеральной мезодермы смыкается с соматической, дифференцируются крупные клетки – кардиобласты. Подходя друг к другу с обеих сторон тела при обрастании желтка, они формируют спинной сосуд, позднее соединяющийся с аортой.

Центральная диафрагма, отделяющая эпиневральный синус от околокишечного, формируется из соматической мезодермы грудных и брюшных сегментов, а дорсальная диафрагма – из клеток соматической мезодермы, расположенных вблизи кардиобластов. Под дорсальной стенкой целомов пятого-шестого сегментов брюшка располагаются первичные половые клетки. Возникая при дифференциации бластодермы на заднем полюсе яйца, они связываются с задним концом зародышевой полоски и вместе с ней погружаются в желток при бластокинезах. Впоследствии они проникают в целомы соответствующих сегментов и входят в состав генитального гребня, образованного висцеральной мезодермой третьего – пятого сегментов. При обрастании желтка этот гребень сближается со спинным сосудом и разделяется на зачаток мезодермальной капсулы с включенными в нее половыми клетками и на зачаток терминального филамента овариолы.

Производные эктодермы. При обособлении сомитов в грудных и челюстных сегментах происходят заметные изменения в эктодермальном листке зародышевой полоски. У оснований формирующихся здесь придатков располагается зона медиальной эктодермы, которая вскоре рассекается строго по средней линии тела нервной бороздкой. С обеих сторон от бороздки формируются нервные валики – сегментарные скопления крупных клеток – нейробластов. На дне нервной бороздки выделяются более мелкие нейробласты

медиального нервного тяжа. Продуцируя мелкие ганглиозные клетки в направлении к периферии, медиальные нейробласты противопоставляются нейробластам нервных валиков, образующих ганглиозные клетки. Последние располагаются в направлении к мезодерме. Позднее, когда нервные валики покрываются слоем недифференцированных клеток эктодермы, в них обнаруживаются местные утолщения – зачатки трех челюстных, трех грудных и одиннадцати брюшных ганглиев.

Затем ганглии челюстных сегментов сливаются в единый подглоточный нервный узел, а ганглии десятого и одиннадцатого сегментов брюшка объединяются с ганглием девятого сегмента.

В формировании головного мозга, составленного протоцеребрумом, дейтоцеребрумом и тритоцеребрумом, обнаруживается определенное сходство с формированием брюшной нервной цепочки. Три-тоцеребрум возникает из пары зачатков, расположенных позади сто-модеума, и эктодермальных клеток, находящихся между зачатками. Дейтоцеребрум формируется из парных зачатков, лежащих впереди антенн, и некоторых клеток стомодеума. Зачатки этих отделов представлены 5–6 нейробластами. Формирование протоцеребрума происходит следующим образом. Сначала в области премандибулярного сегмента появляется несколько нейробластов, и из образуемых ими ганглиозных клеток оформляются три пары протоцеребральных лопастей. Затем латеральные лопасти разделяются на три массы, отвечающие зачаткам оптических пластинок, и в каждой из них возникают группы из 3–5 нейробластов. Две другие лопасти протоцеребрума также включают отдельные группы нейробластов, продуцирующих ганглиозные клетки.

Впоследствии все эти зачатки объединяются друг с другом в надглоточный ганглий.

Формирование стоматогастрической нервной системы, в частности фронтального ганглия, связано с дорсальной стенкой стомодеума, но в дальнейшем эта связь утрачивается. Как впячивания гиподермы формируются трахеи, эноциты, линочные железы, а от слепого конца проктодеума образуются пальцевидные врастания мальпигиевых сосудов. Стомодеум утрачивает подстилающую мезодерму и, окружаясь тонкой мембраной, дифференцируется на глотку, пищевод, зоб и провентрикулус. На конце стомодеума, упирающегося в массу желтка, остаются крупные недифференцированные клетки эктодермы – передний зачаток эпителия средней кишки. Сходные клетки остаются и на конце проктодеума в качестве заднего зачатка эпителия средней кишки.

Производные энтодермы. В процессе эмбриогенеза передний и задний отделы средней кишки у личинок стрекоз формируются из соответствующих эктодермальных зачатков, и лишь срединная ее часть образуется из иного источника, только после вылупления из яйца. При этом вителлофаги, оставшиеся в желтке, выходят на его периферию и образуют под слоем висцеральной мезодермы отдельные скопления клеток (рис. 11). Желток распадается на отдельные блоки, и у вылупляющейся из яйца личинки между этими блоками образуется просвет.

Происходящие затем интенсивные деления клеток периферических скоплений приводят к оформлению сплошного эпителия средней кишки, который, таким образом, имеет двойственную природу: его передняя и задняя части происходят из эктодермы, а

срединная часть – из энтодермы, представленной желточными клетками – вителлофагами.

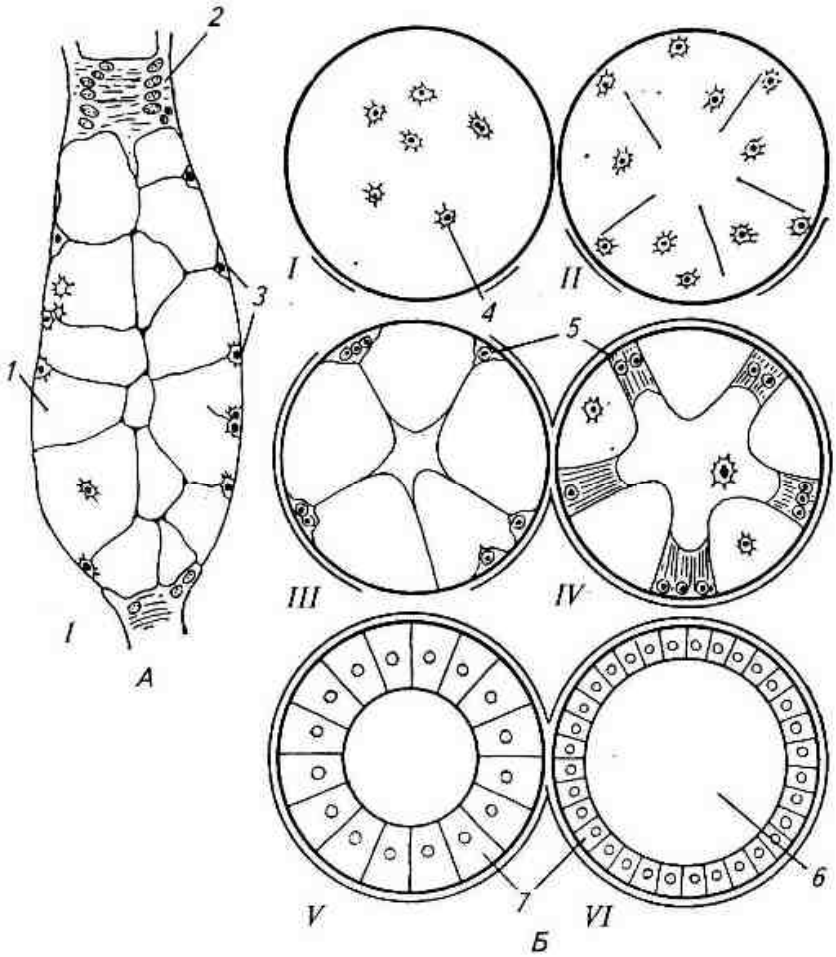

Рис. 11. Формирование средней кишки из желточных клеток у стрекозы: *1 – желток; 2 – эктодерма; 3 – энтодерма; 4 – вителлофаги; 5 – первичная энтодерма; 6 – кишечник; 7 – эпителий средней кишки; А, Б – соответственно продольный и поперечный срезы; I–VI – последовательные стадии*

Однако у более примитивных щетинохвосток эктодерма не принимает участия в построении средней кишки, она образуется целиком за счет потомков вителлофагов. У многих, более совершенных

насекомых, напротив, весь кишечник развивается из эктодермы. У паразитического перепончатокрылого Prestwichia он формируется из разросшегося стомодеума, а функции энтодермы ограничиваются присутствием в массе желтка постепенно дегенерирующих вителлофагов. Таким образом, в эволюционных преобразованиях эмбриогенезов насекомых происходит постепенное замещение энтодермы эктодермальными зачатками кишечника.

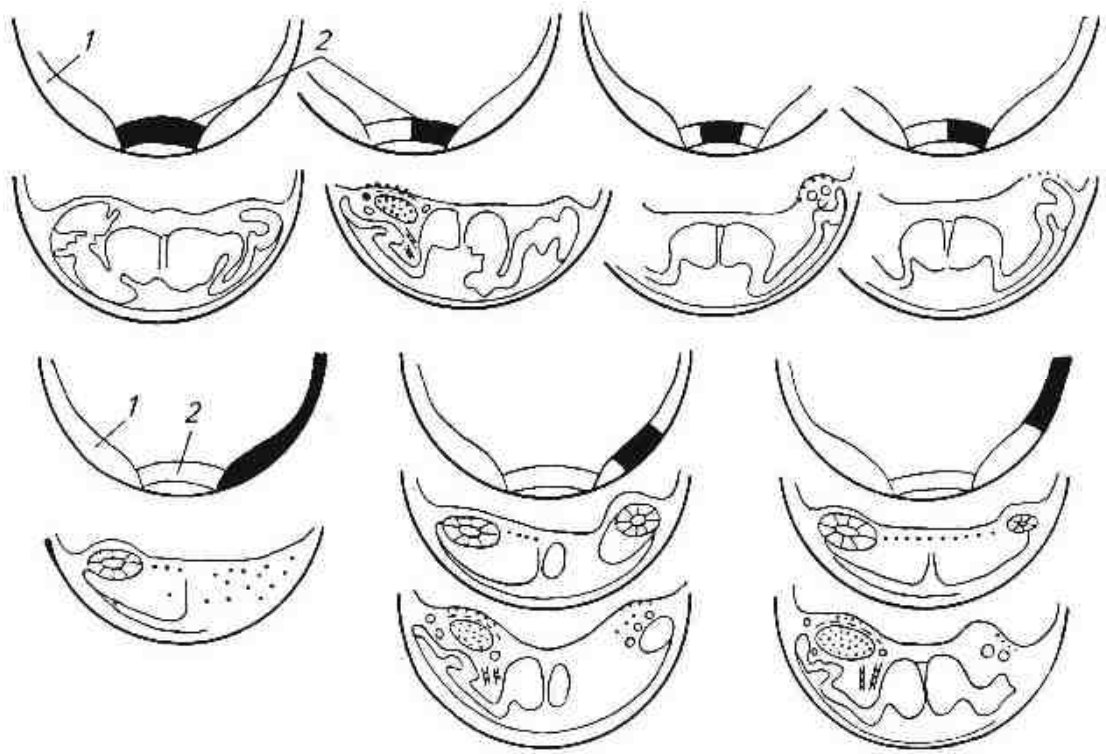

Рис. 12. Взаимодействие эктодермы (индуктор) и мезодермы (компетентная ткань) в органогенезах златоглазки. *Зачертанные области* – участки повреждений: *1 – эктодерма; 2 – мезодерма*

Своеобразие органогенезов определяется конкретными взаимоотношениями зародышевых листков друг с другом. Это отчетливо проявляется в эксперименте (рис. 12). Например, при разрушении срединной части зародышевой полоски, почти целиком представляющей собой мезодерму, формирующийся эмбрион

златоглазки Chrysopa оказывается лишенным мезодермальных органов, хотя его эктодерма вполне дифференцирована. В эктодерме развиваются нейробласты, оформляются придатки и другие производные этого зародышевого листка. Они отличаются от нормальных более или менее обширными деформациями, морщинистостью и другими дефектами, обусловленными отсутствием мезодермальной основы. Из этого следует, что в процессе обрастания желтка мезодерма исполняет роль каркаса для формирующейся эктодермы и эктодерма способна самодифференцироваться в отсутствие мезодермы. Отсутствие мезодермальной основы проявляется особенно резко при формировании придатков, которые напоминают пустые чехлы. Однако при более внимательном анализе дефектов обнаруживается, что роль мезодермы не сводится к роли каркаса. В отсутствие мезодермы придатки не расчленяются, а эктодерма, не обрастая желток, смыкается под ним.

Более ограниченные повреждения срединной пластинки, например одной ее половины, приводят к частичному нарушению формирования мезодермы, что свидетельствует об ограниченности регуляционных способностей в пределах мезодермального листка. При этом мезодермальные клетки, оставшиеся неповрежденными, распространяются в латеральном направлении под эктодермой и дифференцируются как латеральные производные мезодермы даже в том случае, если они происходят из середины срединной пластинки. Это свидетельствует о том, что способность к распространению под эктодермой сохраняется в мезодерме, но характер дифференциации определяется положением под эктодермальным листком. Например, если срединные клетки мезодермы оказываются вблизи латерального

края эктодермы, то они образуют не срединный мезодермальный тяж, как при нормальном развитии эмбриона, а его кардиобласты.

Влияние эктодермы на дифференциацию мезодермы проявляется также при разрушении латеральных пластинок зародышевой полоски, которые представляют собой эктодерму. При разрушении одной из латеральных пластинок клетки мезодермы сохраняют способность перемещаться в латеральном направлении, но не дифференцируются и вскоре дегенерируют. Более ограниченное повреждение латеральной пластинки приводит к тому, что мезодерма оформляется в уменьшенный целомический пузырек, несмотря на то что число ее клеток остается прежним. При повреждении латерального края пластинки не развиваются латеральные производные мезодермы – кардиобласты, а при разрушении медиального края – медиальные производные мезодермы. Следовательно, эктодерма насекомых определяет формообразование в мезодерме, а не наоборот, как у амфибий и других позвоночных животных.

Список используемой литературы

1. Захваткин Ю.А. Эмбриология насекомых (курс лекций). Учебное пособие для университетов. – М.: Высшая школа, 1975.
2. Захваткин Ю.А. Курс общей энтомологии. – М.: Колос, 2001.
3. Захваткин Ю.А. Проморфология эмбриогенезов членистых (сравнительно-морфологический анализ эмбрионального развития насекомых). / Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. – М., 1974.
4. Давыдов К.Н. Эмбриология насекомых. Москва – Ленинград, 1914.