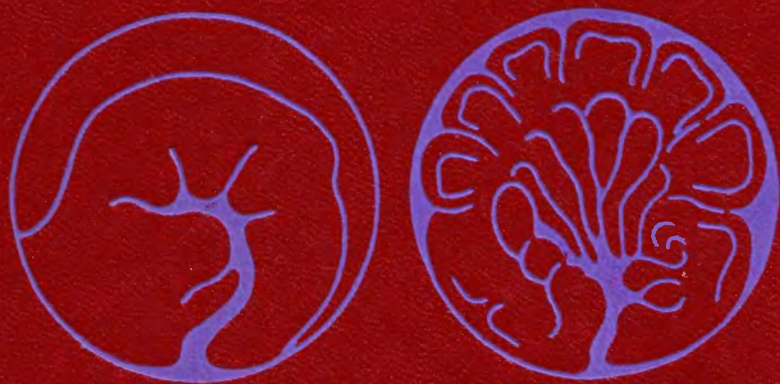


Ю.А. ЗАХВАТКИН

ЭМБРИОЛОГИЯ
НАСЕКОМЫХ



Ю.А. ЗАХВАТКИИ

ЭМБРИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

(КУРС ЛЕКЦИЙ)

Допущено Министерством
высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебного пособия
для студентов биологических
специальностей университетов



МОСКВА «ВЫСШАЯ ШКОЛА» 1975

ЮРИЙ АЛЕКСЕЕВИЧ ЗАХВАТКИН

ЭМБРИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

Редактор В. И. Черкасова
Художественный редактор Н. Е. Ильенко
Технический редактор Н. В. Яшукова
Корректор С. К. Марченко

Сдано в набор 20/VI—74 г. Подп. к печати 24/II—75 г.
Формат 84×108¹/₃₂. Бум. тип. № 2. Объем 10,25 печ. л.
Усл. п. л. 17,22. Уч.-изд. л. 18,01. Изд. № Е—242. Тираж 11.000 экз.
Цена 79 коп.

План выпуска литературы издательства
«Высшая школа» (вузы и техникумы) на 1975 г. Позиция № 119.

Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14,
Издательство «Высшая школа»

Московская типография № 8 Союзполиграфпрома
при Государственном комитете Совета Министров СССР
по делам издательств, полиграфии и книжной торговли,
Хохловский пер., 7. Зак. 1082.

Захваткин Ю. А.

3—38 Эмбриология насекомых (курс лекций).
Учеб. пособие для ун-тов. М., «Высш. школа»,
1975.

328 с. с ил. и табл. Библиогр.: с 322—327.

Настоящая книга — первое оригинальное учебное пособие, в котором дано систематизированное изложение курса «Эмбриология насекомых», читаемого автором в течение ряда лет на биологическом факультете Московского университета. При составлении труда автором использованы как литературные данные, так и материалы его собственных исследований.

Учебное пособие, снабженное большим числом иллюстраций и списком литературы, предназначено для студентов-биологов, специализирующихся по эмбриологии и энтомологии, а также научных сотрудников, занимающихся исследованиями в этих областях знаний.

3 21003—206
001(01)—75 119—75

59

В существующих курсах эмбриологии и энтомологии сведения о развитии насекомых весьма ограничены или вообще отсутствуют. Из этого, однако, не следует, что эмбриология насекомых разработана слабо и не имеет общего значения. По эмбриологии насекомых опубликованы многочисленные исследования, и многие важные открытия, определившие облик современной биологии, были выполнены в этой области.

Настоящий труд представляет собой первую попытку планомерного изложения эмбриологии насекомых, в основу которого положен курс лекций, читаемых автором в течение ряда лет на кафедрах энтомологии и эмбриологии Московского университета. При его составлении использованы данные ряда сводок и оригинальных статей, а также материалы собственных исследований.

Выражаю глубокую благодарность проф. Е. С. Смирнову, проф. О. М. Ивановой-Казас и проф. П. Г. Светлову за советы и консультации, значительно облегчившие выполнение данного труда.

Основным объектом исследований в эмбриологии является онтогенез, или развитие индивидуума. Для того чтобы определить биологический смысл онтогенеза и его роль, необходимо оценить своеобразие биологической формы вообще.

«Если мы пожелаем составить себе верное представление о сущности жизни, мы должны взглянуть в нее в тех существах, где проявления ее всего проще, и мы быстро заметим, что она состоит в способности некоторых вещественных систем длительно существовать в определенной форме, непрерывно привлекая в свой состав вещество из окружающей среды и отдавая стихиям часть своего собственного вещества... Итак, жизнь есть вихрь, то более быстрый, то более медленный, более сложный или менее сложный, увлекающий в одном направлении одинаковые молекулы. Но каждая отдельная молекула вступает в него и покидает его, и это длится непрерывно, так что форма живого существа более существенна, чем материал» (Жорж Кювье, 1817). В этом красочном определении стопятидесятилетней давности высказывается взгляд, что жизнь есть морфопротесса, сущность жизни — форма, длящаяся в потоке обмена. Однако это определение недостаточно.

Прежде всего, если форма организмов определяется законом, по которому движутся частицы в потоке обмена веществ, закон этот менее всего постоянен: он непрерывно меняется и вместе с ним изменяется форма орга-

низма. Правда, некоторые из этих изменений — функциональные и приспособительные — не нарушают данного Ж. Кювье определения, так как сами направлены на сохранение и поддержание специфических свойств данной биологической формы. Развитие функциональных и приспособительных изменений обеспечивает ее сохранность в изменяющихся условиях среды. Однако наряду с функциональными и приспособительными существуют еще три типа изменения формы, не сводящиеся к регуляции отклонений от данного состояния:

1. Онтогенетические изменения формы, связанные с индивидуальным развитием организмов.

2. Некротические изменения, приводящие к дегенерации и гибели организма.

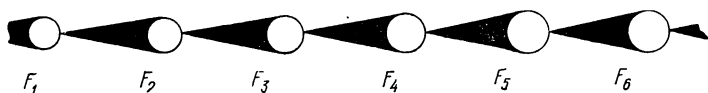
3. Изменения формы, отражающие половое состояние организма.

Как правило, эти три типа изменений слагаются в общий ритмический процесс, который В. Н. Беклемишев предложил назвать нормальным морфопроцессом.

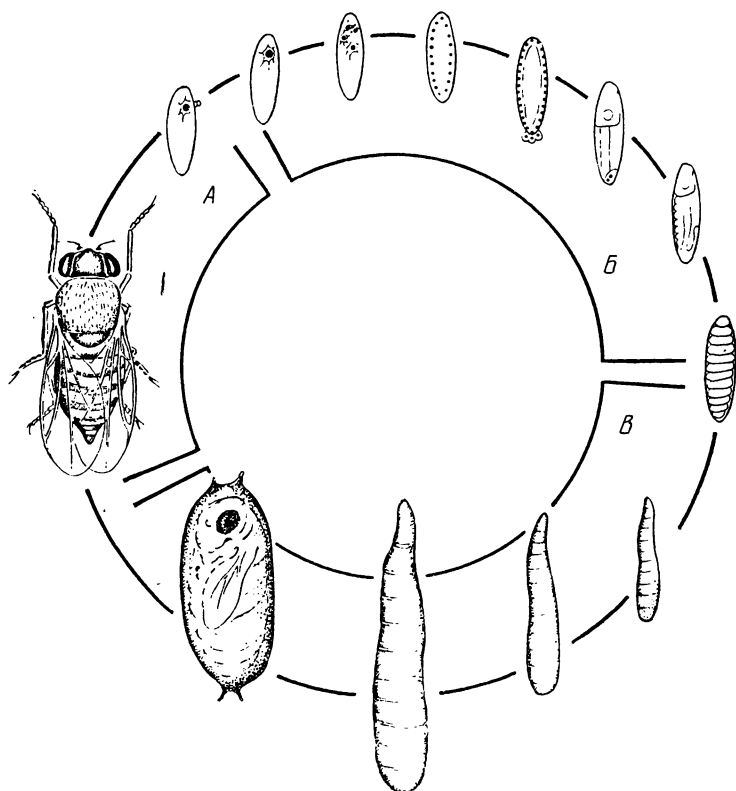
Располагая приведенными мнениями, можно выделить онтогенетические изменения как основной предмет интересов эмбриологии и определить биологический смысл онтогенеза его местом в общем ритме морфопроцесса (рис. 1). Очевидно, что морфопроцесс непрерывен, и сформированные индивидуумы последовательных поколений связаны друг с другом в единый ряд эволюционирующих онтогенезов.

Что же имеют в виду эмбриологи, говоря об индивидуальном развитии? Приведем два примера.

Дрозофила откладывает оплодотворенное яйцо (рис. 2). Сложные процессы эмбриогенеза приводят к дифференциации личиночных тканей, органов и аппаратов. Личинка вылупляется из яйца, но в ее теле остаются отдельные скопления недифференцированных клеток, из которых при последующем метаморфозе развиваются органы столь не похожего на личинку, а тем более на яйцо, крылатого насекомого. Лишь отдельные органы личинки сохраняются относительно неизменными, все остальное лизируется и фагоцитируется и служит субстратом для развития взрослого насекомого. В сформированных гонадах завершается развитие спермиев и яиц. При оплодотворении мужской и женской пронуклеусы формируют ядро зиготы, и начинается эмбриональное развитие нового индивидуума. Тем временем самец



- 1 Морфопроцесс, в котором особи последовательных поколений (кружки) связаны друг с другом посредством онтогенезов (зачерненные конусы)



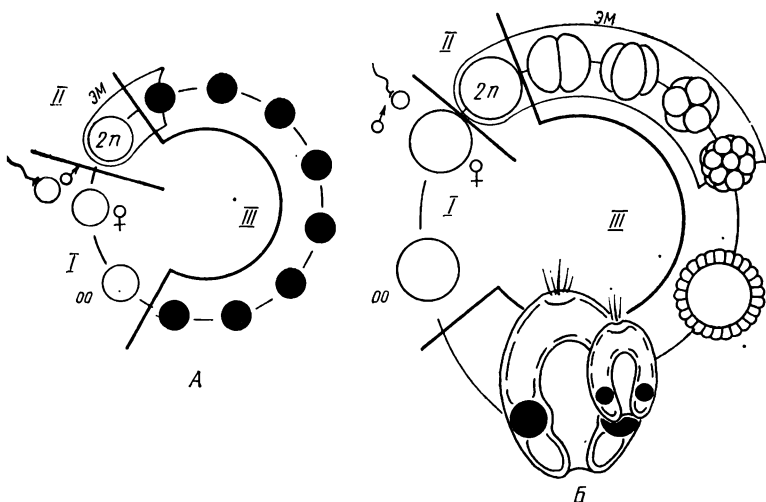
- 2 Жизненный цикл дрозофилы: А — период гаметогенеза; Б — период эмбриогенеза; В — период постэмбриональных превращений

и самка дают жизнь новым потомкам и через определенный срок умирают.

Строго говоря, индивидуальное развитие организма начинается с его зачатия и заканчивается естественной смертью. Неоплодотворенное яйцо не следует считать индивидуумом Metazoa.

Однако пример дрозифилы слишком сложен. Рассмотрим свободноживущих амев. Исходная материнская особь делится на две дочерние особи. По прошествии некоторого периода роста последние также приступают к делению, и в этой серии бесконечно делящихся особей при постоянных внешних условиях никаких морфологических различий не наблюдается.

Очевидно, эти примеры более сложного и более простого формирования особей в равной мере принадлежат эмбриологии, хотя различия между ними весьма значительны.



3 Жизненный цикл метазойного типа у простейших (А — циклический морфопроцесс) и у многоклеточных (Б — терминальный морфопроцесс);

I — прогамный период, II — сингамный период, III — метагамный период, ЭМ — период онтогенеза, обеспеченный материнским организмом (эмбриогенез):

oo — ооцит, ♂ и ♀ — мужская и женская гаметы, 2n — зигота, зачерненные кружки — особи последовательных поколений

В простейшем случае, при циклических морфопроцессах Protozoa (рис. 3, А), преемственность поколений обеспечивается половинным набором органелл, переходящим к дочернему организму от материнского, а онтогенез ограничивается пополнением этого набора до исходного состояния. В более сложных жизненных циклах Protozoa осуществляется закономерное чередование поколений, особи которых отличаются по строению, функциям и требованиям к условиям существования. Например, жизненный цикл малярийного плазмодия включает более 10 разнокачественных поколений, способы преемственности которых также различны. В соответствии с этим онтогенезы дочерних особей не всегда ограничиваются пополнением набора органелл до состояния материнского организма, но включает формирование новых, материнскому организму не свойственных образований. Однако лишь в редких случаях онтогенезы Protozoa осуществляются посредством таких явлений, как различия в темпах митозов, перемещения клеток и клеточных пластов и т. п. Как правило, онтогенезы простейших не выходят за пределы одноклеточности, и их средства ограничены пределами клетки.

Очевидно, что способы установления преемственности поколений различны у простейших и многоклеточных. Цикличность морфопроцесса, предполагая «потенциальное бессмертие простейших», при формировании многоклеточных сменяется состоянием, в котором «потенциальное бессмертие половых клеток» сочетается с временным состоянием сомы. Морфопроцессы терминального типа (рис. 3, Б), свойственные многоклеточным, отличаются от циклических морфопроцессов Protozoa и способами установления преемственности в ряду поколений, и средствами онтогенеза. Желая понять истинный смысл этих отличий, необходимо обратиться к проблеме происхождения многоклеточных и их онтогенеза.

Далее следует рассмотреть исходные онтогенезы многоклеточных и всех тех организмов, которые в эволюционном ряду форм предшествуют насекомым. Поэтому вслед за развитием кишечнорастных — наиболее примитивных членов этого ряда необходимо обратиться к источникам и путям формирования онтогенезов кольчатых червей, являющихся общим прототипом для всех членистых животных. В восходящем морфологическом ряду кольчатых червей сменяют членистоногие разных

групп, в том числе и наиболее близкие к насекомым многоножки.

Переходя к анализу онтогенезов насекомых, являющихся результатом длительного и противоречивого процесса эволюции, необходимо выделить наиболее примитивные состояния и, далее, рассмотреть их преобразования в высоко совершенные онтогенезы самых совершенных из насекомых. Только таким образом, при неуклонном соблюдении эволюционного подхода, можно понять и объяснить онтогенезы насекомых.

Многоклеточные животные Metazoa произошли от одноклеточных, сравнимых с современными Protozoa. В вопросе о протозойном происхождении Metazoa существуют две неравноценные точки зрения. Согласно одной из них, так называемой «гипотезе целлюляризации», многоклеточные произошли от многоядерных простейших одномоментным разделением их тела на клетки по числу ядер. Пытаясь согласовать эту гипотезу с фактами, ее сторонники прибегают к ряду дополнительных построений, обнаруживающих серьезное расхождение с материалом протистологии и зоологии беспозвоночных.

Другая точка зрения, отвечающая современным знаниям, предполагает объединение отдельных одноклеточных индивидов в индивидуум более высокого ранга, в многоклеточное существо. Теряя черты протозойной индивидуальности, каждая клетка тела многоклеточного животного специализируется для исполнения частных функций. Каждая клетка становится частью целого и, совершенствуясь в определенном направлении, становится все более и более зависимой от других клеток. Признание этой гипотезы позволяет заметить в современном мире многоклеточных животных многочисленные аналогии самых ранних этапов их эволюции. Например, при формировании колоний асцидий, мшанок, сифонофор и многих других животных интеграция колонии и дифференциация отдельных ее членов настолько значительна, что можно предположить формирование индивидуума еще более высокого ранга, чем многоклеточное. Колонии такого рода в отношении внешнего мира выступают как целое и способны восстанавливать свою целостность после естественных или экспериментальных травм.

Весьма вероятно, что основой для формирования онтогенеза многоклеточных послужил жизненный цикл «метазойного типа», встречающийся и у современных

простейших наряду с множеством других, весьма разнообразных жизненных циклов. Он образован закономерным чередованием прогамных, сингамных и метagamных поколений (рис. 3, А).

Особь прогамного поколения имеет гаплоидный набор хромосом и в этом отношении сравнимы с гаметами многоклеточных животных. При их слиянии в зиготу формируется диплоидная особь сингамного поколения, которая в свою очередь разделяется на ряд последовательных метagamных поколений. Преобразование жизненного цикла простейших в жизненный цикл многоклеточных осуществляется следующим образом.

Избыточный, но не прерываемый делениями рост особи прогамного поколения (так называемая гипертрофическая дистомия) сменяется серией сближенных во времени делений (так называемой палинтомией). Гипертрофированная материнская особь разделяется на два, затем на четыре, восемь, шестнадцать и т. д. потомков метagamных поколений, которые, не успевая вырасти, дифференцироваться и обрести самостоятельность, в свою очередь приступают к делениям (рис. 3, Б). Очевидно, что этот способ бесполого размножения, поражающий своим сходством с дроблением яйца многоклеточных, предопределяется тем, что ряд метagamных палинтомических поколений может существовать за счет запасов, накопленных гипертрофированным материнским организмом. Целый ряд метagamных поколений переходит на иждивение материнского организма или, иначе, эмбрионируется. Указанный ход событий обстоятельно аргументирован А. А. Захваткиным, создавшим на основе своей «теории эмбрионизации» наиболее убедительную и непротиворечивую концепцию происхождения онтогенеза Metazoa¹. Существенным следствием этой концепции является признание гипертрофической дистомии и палинтомии — средствами преобразования циклических морфопроцессов в морфопроцессы терминальные.

Сходству палинтомического деления простейших с дроблением яйца многоклеточных соответствует сходство гипертрофической дистомии и оогенеза. Палинтомиче-

¹ Обстоятельный обзор гипотез о происхождении многоклеточных животных в недавнее время был предпринят А. В. Ивановым (1968).

ское формирование большого количества однородных и недифференцированных клеток, принадлежащих одному поколению, предполагает их относительно одновременную дифференциацию. Например, после седьмого палинтомиического деления образуется 128 клеток седьмого метагамного поколения, восьмое поколение состоит уже из 256 клеток, девятое — из 512 и т. д., причем эти клетки остаются связанными друг с другом в единое дробящееся существо. Из этого следует, что многоклеточные отличаются от простейших характером процесса дифференциации. У первых дифференцирующиеся клетки принадлежат одному многочленному поколению, тогда как у простейших дифференцируются особи последовательных поколений (рис. 3, А, Б). Таким образом создается основа для формирования новых отношений в ряду поколений и новых средств онтогенеза, отличающих многоклеточных. Из этих средств важнейшее значение принадлежит полярности яйца, обеспечивающей согласованность процессов развития в различных частях зародыша.

Исходя из приведенного материала, можно заключить, что онтогенез многоклеточного не равнозначен онтогенезу простейшего. Онтогенез многоклеточного соответствует метагамному периоду «метазойного» жизненного цикла простейших и отличается приобретением средств, обеспечивающих пространственную дифференциацию клеток. Учитывая эти заключения, рассмотрим отдельные периоды жизненного цикла у многоклеточных.

Прогамный период, или период гаметогенеза, завершается формированием спермиев и яиц. В простейшем случае различия между мужскими и женскими гаметам невелики. Их даже именуют «+» и «—» гаметами, не характеризуя по принадлежности к полу. Не обнаруживая заметных морфологических различий, «+» и «—» гаметы, тем не менее, физиологически разнокачественны: «+» гамета спаривается только с «—» гаметой и наоборот, но никогда с гаметой одинакового знака. 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.

Сингамный период жизненного цикла Metazoa — это период перехода от состояния гаплоидных гамет к диплоидной зиготе. Оплодотворенное яйцо — развивающийся индивидуум, особь многоклеточного, а не его отдельная клетка, как гамета. Оплодотворением начинается онтогенез, а началом сингамного периода является мейоз, приводящий к формированию гаплоидных гамет. Этот процесс имеет не меньшее значение, чем оплодотворение, подготавливая возможность рекомбинации, реализующейся при формировании синкариона. Гаплоидное состояние у громадного большинства животных весьма кратковременно. Лишь самцы некоторых перепончатокрылых сохраняют гаплоидность в течение всей жизни.

Не менее важным моментом сингамного периода, значение которого подчас остается недооцененным, является стимуляция яйца к развитию. Стимуляция яйца к развитию — специфическая функция сперматозоида, но в эксперименте можно заставить развиваться неоплодотворенное яйцо, провоцируя его стимуляцию неспецифическими агентами. В ходе процесса стимуляции у некоторых животных происходит перераспределение компонентов яйца, приводящее к новой расстановке ооплазматических факторов морфогенеза.

Метагамный период, наступающий вслед за формированием зиготы, в свою очередь подразделяется на метagamный палинтомический и метagamный монотомический периоды. Первый период соответствует периоду дробления, когда размеры образующихся бластомеров уменьшаются примерно в геометрической прогрессии. Монотомический период — это период последующих преобразований, в основе которых лежит не палинтомическое деление, а обычные деления клеток, восстанавливающих свой объем после каждого митоза (монотомия). У многих низших Metazoa палинтомический период соот-

ветствует эмбриогенезу, а монотомический — постэмбриональным преобразованиям.

Метагамный период является периодом индивидуального развития многоклеточных животных. Его отношение к матагамному периоду жизненного цикла простейших рассмотрено выше, а эволюционные преобразования этого периода, вплоть до самых совершенных онтогенезов высших насекомых, будут рассмотрены в дальнейшем.

Рассмотрим некоторые аспекты взаимоотношений материнского организма и развивающегося потомка, которые, сформировавшись на основе гипертрофической дистомии, не остаются постоянными и совершенствуются. Для начала напомним, что гипертрофическая дистомия Protozoa напоминает оогенез многоклеточных тем, что гипертрофированная материнская особь принимает на себя функции по обеспечению ряда клеточных поколений. У Metazoa обеспечение эмбриогенеза зависит от материнского организма, снабжающего яйцеклетки запасом пластических веществ. Таким образом, становление Metazoa и их онтогенеза обеспечивается усилиями предыдущего поколения, освобождающего формирующегося потомка от необходимости самому обеспечивать свое существование.

Можно выделить, по крайней мере, два аспекта взаимоотношений потомка с материнским организмом. Во-первых, развивающийся потомок все более и более переходит на иждивение матери. Об этом свидетельствуют данные табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Основные вещества, необходимые для развития эмбриона, содержащиеся (+) или отсутствующие (—) в яйце (по Needham, 1936)

Животные	Органические вещества	Минеральные вещества	H ₂ O	O ₂
Гребневики (Beroe)	+	—	—	—
Ракообразные (Eimerite)	+	—	—	—
Костистые рыбы (Salmo)	+	+	—	—
Амфибии (Rana)	+	+	—	—
» (Hyla)	+	+	+	—
Птицы (Gallus)	+	+	+	±

В приведенном ряду мать предоставляет эмбриону все больший набор веществ, необходимых для развития, и эмбрион освобождается от необходимости добывать их самостоятельно. В конечном счете развитие этих отношений ведет к освобождению развивающегося потомка от внешней среды, но увеличивает его зависимость от предыдущего поколения. Для описания степени этой освобожденности употребляют термин «клеидоичность», и в этом смысле яйца квакши *Hyla* более клейдоичны, чем яйца гребневика или лягушки *Rana*. Развитие клейдоичности осуществляется посредством снабжения яиц все большим набором веществ, необходимых для развития.

Второе важное следствие взаимоотношений эмбриона с материнским организмом вытекает непосредственно из первого. Конкретное осуществление процессов эмбриогенеза при углублении отношений с материнским организмом, будь то обогащение яиц желтком или приобретение способности живорождения, существенно изменяется. Появляется необходимость в формировании различных приспособлений или органов, служащих посредниками в питании эмбриона либо материнским организмом, либо желтком яйца. Посредниками такого рода служат специальные желточные клетки, своеобразный трофамнион, плацента и тому подобные образования, формируемые потомком или материнским организмом.

Помимо алиментарных, связанных с питанием, вырабатываются защитные, осморегуляторные, экскреторные и ряд других приспособлений. Они представляют собой временные (провизорные) органы, которые используются только в ходе эмбриогенеза и резорбируются к моменту его завершения. Очевидно, что развитие этих органов приводит к тому, что не все яйцо участвует непосредственно в формировании эмбриона, а некоторая его часть используется для образования этих временных приспособлений. В связи с этим различают голобластическое и меробластическое развитие¹. При меробластическом развитии в яйце выделяются эмбриональная и экстраэмб-

¹ В общей эмбриологии термины голо- и меробластичность используются для описания форм дробления (соответственно полное и неполное). Говоря о голо- и меробластичности (ολοσ — целый; μέρος — часть, доля; βλαστοσ — зародыш) развития, имеется в виду большее или меньшее участие яйца в развитии внезародышевых образований. Именно в этом смысле данные термины используются в эмбриологии насекомых (см. А. А. Захваткин, 1953).

риональная фракции, идущие на образование соответственно эмбриона и эмбриональных приспособлений. Имея в виду большее или меньшее участие яйца в образовании этих приспособлений, можно говорить о большей или меньшей меробластичности.

Таким образом, между клейдоичностью яиц и меробластичностью развития существует определенная зависимость. Развитие клейдоичности приводит к совершенствованию среды яйца, в которой происходит формообразование. Развитие меробластичности приводит к совершенствованию приспособленности развивающегося эмбриона к этой среде. Конкретные соотношения меробластичности развития и клейдоичности яиц можно продемонстрировать примерами трех различных типов онтогенеза.

При личиночном типе развития из яйца вылупляется личинка — существо, мало похожее на взрослое животное. После некоторого периода питания, накопив необходимые для последующих процессов резервы, личинка преобразуется в организм, уже похожий на взрослый, но отличающийся от него размерами, числом различных органов, отсутствием половой зрелости и некоторыми другими чертами. Например, у *Polychaeta* вылупляющаяся из яйца личинка — трохофора, активно плавает и питается, а затем преобразуется в молодого червя. В связи с тем, что яйцо обеспечивает формирование только относительно просто устроенной личинки, и основные формообразовательные процессы осуществляются постэмбрионально, его клейдоичность весьма ограничена. В то же время меробластичность развития проявляется слабо, и практически весь материал яйца используется для построения личинки.

При несвободном личиночном типе развития ограниченной клейдоичности яиц сопутствует значительная меробластичность. Например, некоторые пиявки и олигохеты откладывают яйца в особый кокон, заполненный белковым секретом. Вылупляющиеся из яйца личинки заглатывают этот секрет, растут, преобразуются в маленьких дождевых червей и покидают кокон. Клейдоичность яиц дополняется белковым секретом, вырабатываемым самкой, но обитание в нем требует специальных органов: мощно развитой глотки, приспособлений для регуляции осмотического давления и т. п. Все эти органы являются чисто эмбриональными и, не преоб-

разуясь в органы взрослой особи, резорбируются до вылупления из кокона.

При неличиночном типе развития некоторых олигохет и пиявок из яйца вылупляется не личинка, а маленький червь. Его последующее развитие постепенно и сводится к достижению взрослого состояния, а стадия, соответствующая трохофоре, проходит в эмбриогенезе. В этом случае ограниченной меробластичности развития сопутствует значительная клейдоичность яиц.

Несвободный личиночный и неличиночный типы развития пиявок и дождевых червей выводится из личиночного типа развития Polychaeta. В первом случае, его выведение не представляет труда: достаточно предположить лишь увеличение эмбрионального периода развития за счет событий постэмбрионального формообразования. Гораздо труднее объяснить состояние несвободного личиночного развития, так как ранняя специализация личинок приводит к значительным изменениям эмбриогенезов. В то же время несвободный личиночный и неличиночный типы развития сближаются друг с другом в том, что участие материнского организма в формообразовании потомка становится более глубоким, чем при личиночном типе онтогенеза. Углубление этого участия — основная тенденция в эволюции эмбриогенезов кольчатых червей, но проявление этой тенденции своеобразно в обоих случаях. Для нас существенное значение имеет преобразование постэмбриональных стадий в стадии эмбриональные, которое наблюдается при становлении неличиночного типа развития. Некоторое сходство с эмбрионизацией развития можно видеть в гипертрофической дистонии материнской особи при переходе от циклических морфопроцессов к терминальным.

Каждый тип онтогенеза характеризуется определенными соотношениями клейдоичности яиц (или яиц вместе с коконами), меробластичности развития и глубины взаимоотношений с материнским организмом. В конкретных эмбриогенезах взаимодействие этих простых явлений приводит подчас к столь сложным эффектам, что не всегда поддается анализу.

Разобрав важные для понимания природы онтогенеза положения и понятия, рассмотрим некоторые стороны индивидуального развития низших Metazoa. При этом преследуются две цели: дать конкретное основание некоторым гипотетическим положениям, изложенным выше,

и общее представление о том состоянии, с которого началась прогрессивная эволюция онтогенезов, приведшая в конце концов к формированию онтогенезов насекомых. Благодаря этому впоследствии можно будет судить о том, что является унаследованным, а что — новоприобретенным в онтогенезах насекомых.

ИСХОДНОЕ СОСТОЯНИЕ — ОНТОГЕНЕЗ НИЗШИХ METAZOA

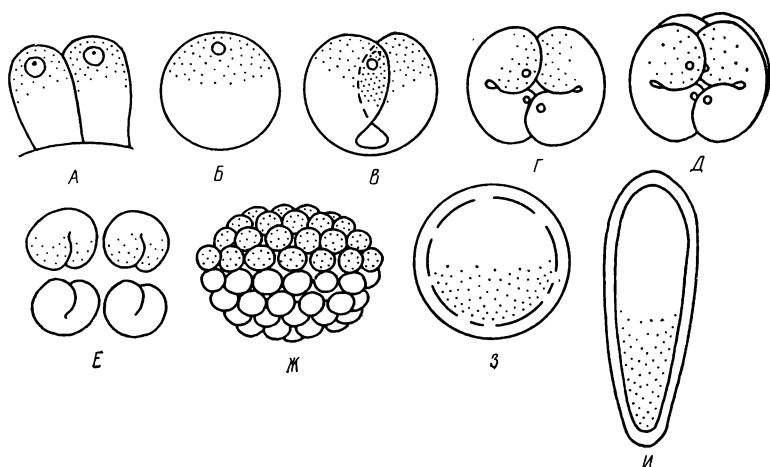
У известковых губок (*Calcarea*) и метагенетических гидромедуз (*Leptolida*), которые считаются примитивнейшими из современных *Metazoa*, процессы оогенеза и эмбриогенеза имеют много общих черт. Эта общность определяется не столько родством, сколько общей примитивностью. Образование оогониев не приурочено к какому-либо определенному месту. Будущий оогоний может быть клеткой мезоглеи, эктодермального или энтодермального эпителия, археоцитом или интерстициальной клеткой. Сколько-нибудь оформленная гонада отсутствует, хотя у некоторых гидроидов оогонии более часто образуются вблизи гонофоров или же мигрируют к ним из других мест. Одна из клеток, которой суждено стать половой, окружается группой таких же, но обреченных на фагоцитоз клеток. Лишенный оболочки, захватывающий псевдоподиями все новые и новые клетки, ооцит растет, прикрепляется одним полюсом к эпителиальной стенке и созревает. Для описания последующих процессов примером может служить гидромедуза *Amphisbetia*.

У *Amphisbetia* сформированное яйцо прикреплено одним концом к эпителию и содержит желтоватые гранулы пигмента на противоположном свободном конце (рис. 4, А). Пигментированный полюс обладает наибольшей чувствительностью к ядам, что свидетельствует о высоком уровне метаболизма в этом районе. На этом же полюсе выделяются полярные тельца и после оплодотворения появляется врезающаяся борозда первого деления. Таким образом, яйцо *Amphisbetia* обладает определенной полярностью, которая проявляется также в близости его ядра к пигментированному полюсу.

Борозда первого деления распространяется в направлении противоположного полюса и образующиеся бластомеры поворачиваются друг относительно друга, по

мере углубления борозды (рис. 4, *В*). Некоторое время они остаются соединенными узким мостиком ооплазмы, но потом разделяются и более плотно прилегают друг к другу. Плоскость первого деления в отношении морфологических осей будущей личинки не является строго фиксированной, но всегда меридиональна по отношению к оси полярности яйца. Второе деление обычно также меридионально, и его борозда распространяется от центра к периферии, т. е. центробежно (рис. 4, *Г*).

Третье деление осуществляется в принципе так же, как и второе; каждый бластомер делится центробежной врезающейся бороздой (рис. 4, *Д*). Его плоскость обычно экваториальна, хотя плоскости делений отдельных бластомеров располагаются на разных уровнях. Вообще говоря, плоскости делений, начиная со второго, не являются едиными, и каждый бластомер делится самостоятельно. Здесь происходят деления отдельных бластомеров, а не яйца как целого, и нет строгого порядка в чередовании плоскостей делений, столь характерного для высших Metazoa. Группировка бластомеров на этой стадии бывает весьма различной, и у разных Lepto-



4 Развитие *Amphisbetia*. А — ооциты; Б — Е — последовательные деления дробления, приводящие к формированию бластулы (Ж и З); И — личинка-планула (по Teissier, 1930).

lida варьирует от более или менее строгого спирального расположения до состояния, в котором трудно отметить какой-либо порядок.

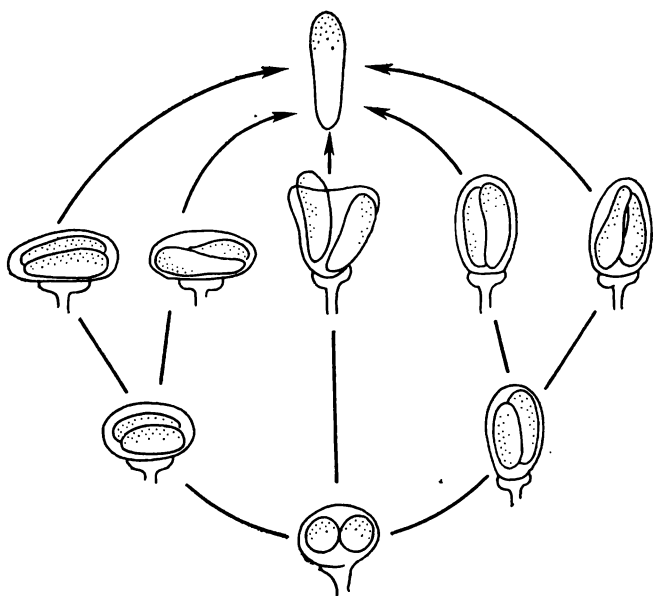
Четвертое деление дробления яйца *Amphisbetia* по преобладающей ориентации плоскостей делений отдельных бластомеров можно назвать меридиональным (рис. 4, *E*). Его результатом является стадия 16 бластомеров, расположенных по 8 в два слоя. Так же, как и предыдущие, это деление осуществляется посредством центробежных врезающихся борозд. Однако при пятом делении центробежное распространение борозд сменяется центростремительным, и синхронность делений отдельных бластомеров нарушается. При этом одни делятся экваториально, другие — меридионально, третьи — под некоторым углом к исходной полярности ооцита.

Общее число делений дробления яйца *Amphisbetia* достигает 9 или 10. В ходе их осуществления, посредством раздвигания бластомеров, образуется полость дробления — бластоцель и на этом заканчивается эмбриональный период развития. Клетки бластулы (рис. 4, 3, *И*) приобретают жгутики, и такая бластулообразная личинка не питается, а расходуя оставшиеся запасы желтка, активно плавает в толще воды.

Оценивая дробление яйца *Amphisbetia*, можно лишь присоединиться к мнению К. Н. Давыдова, что разнообразие способов деления бластомеров, их группирования и отсутствие порядка в чередовании плоскостей делений производит впечатление «чего-то неустановившегося». Это впечатление усилится, если учесть судьбу первоначального градиента полярности яйца *Amphisbetia*. Исходная полярность яйца этой гидромедузы сменяется состоянием, когда каждый из образующихся бластомеров обнаруживает собственную полярность. При формировании бластулы восстанавливается единая полярность, но ее градиент ориентирован в противоположную сторону.

Столь разительная переориентация полярности не представляет собой исключительного явления. Например, у *Clava* и многих других низших представителей *Metazoa* полярность яйца не обнаруживает связи с устанавливающейся впоследствии полярностью бластулы (рис. 5), а у некоторых иглокожих полярность яйца не проявляется до поздних стадий дробления. Вероятно, эта более поздняя полярность соответствует полярности бластулы *Amphisbetia*, а не полярности ее яйца.

С первого взгляда разнообразию отношений полярности яйца и полярности бластулообразной личинки низших Metazoa трудно дать рациональное объяснение. Однако можно приблизиться к пониманию этого разнообразия, если учесть, что проявление полярности определяется свойствами кортикального слоя, испытывающего обширные перемещения в ходе дробления. При характерных для низших Metazoa формах дробления яйца ни одна точка кортикального слоя не остается стабильной. Лишь на более поздних стадиях, по мере мельчания бластомеров, делящихся центростремительными бороздами, перемещения кортикального слоя ограничиваются некоторыми «стационарными зонами». Подробнее этот вопрос будет рассмотрен далее. Сейчас же ограничимся мнением, что полярность яйца и отдельные градиенты полярности бластомеров у *Amphisbetia* наряду с общей хаотичностью дробления и рядом других черт являются



5 Развитие полярности у *Clava*. Пунктированы участки максимальной физиологической активности, соответствующие анимальному полюсу (по Belousov а. Ostroumova, 1969, видоизменено)

свидетельствами протозойной индивидуальности бластомеров, еще не преодоленной в эмбриогенезах многоклеточных.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ИСХОДНОГО СОСТОЯНИЯ

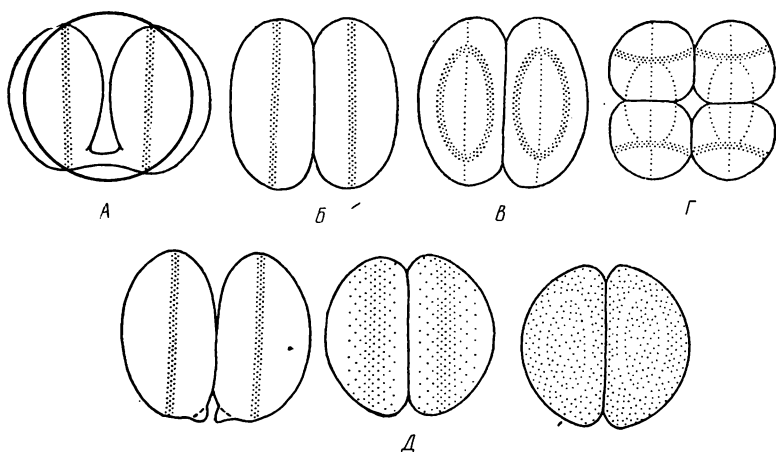
В преобразованиях исходных эмбриогенезов низших Metazoa, сводящихся, по сути дела, к дроблению, проявляются две тенденции: преобразование форм дробления яйца и установление соответствия в ориентации оси полярности яйца и оси полярности бластулы. Связь обеих тенденций друг с другом настолько тесна, что разделение их не всегда возможно.

Преобразование форм дробления. Дробление яиц губок и низших кишечнополостных весьма разнообразно; встречаются различные формы тотального дробления от хаотического до спирального, а наряду с ними и поверхностное дробление. Иногда разнообразные формы дробления встречаются у особей одного и того же вида. Например, у *Dynamena pumila* формирование личинок происходит тремя различными путями, из которых два представляют собой различные модификации тотального дробления, а один — дробление поверхностное.

Вышестоящие организмы в противоположность низшим Metazoa отличаются определенностью дробления. Например, моллюскам, кольчатым червям и многим другим животным свойственно спиральное дробление, а другие типы дробления для них не характерны. Из этого следует, что в ходе эволюции первоначальное разнообразие форм дробления существенно ограничивается. Это ограничение осуществляется посредством замены центробежных врезающихся борозд делений на центростремительные кольцевые, посредством снижения подвижности бластомеров и отдельных компонентов яйца в ходе деления и более компактного расположения бластомеров и, наконец, посредством формирования единых плоскостей делений, последовательно рассекающих яйцо в трех измерениях пространства.

Установление соответствия в ориентации осей полярности яйца и бластулы. Вопреки распространенному мнению, протаксония, или, иначе, совпадение оси полярности яйца и оси полярности бластулообразной личинки, не является исходным свойством эмбриогенезов многоклеточных. Напомним, что у *Amphisbetia* полярность

бластулы соответствует ее главной морфологической оси и оси радиальной симметрии, но не соответствует изначальной полярности яйца. Можно предположить, что полярность бластулы этой гидромедузы постепенно распространялась на более ранние стадии развития и, наконец, стала явственной в нераздробившемся яйце. Возникающая при этом протаксония отмечает большее совершенство эмбриогенезов, все процессы которых, даже самые ранние, подчиняются единой задаче — построению радиально-симметричного существа. Биологическая целесообразность протаксонии определяется тем, что отпадает необходимость в переориентации и соответствующей перестройке формообразования. В то же время ис-



- 6** Стационарные зоны кортикального слоя дробящегося яйца морского ежа (пунктированы). А — первое деление (по Дап, 1958), при котором кортикальный слой остается неподвижным только в области стационарных зон; Б — Г — стационарные зоны последующих делений на геометрической модели; В — пересечение стационарных зон 1-го и 2-го деления; Г — пересечение стационарных зон трех первых делений. Только в местах пересечения этих зон точки поверхности яйца сохраняют неподвижность и соответствуют точкам поверхности нераздробившегося яйца; Д — распространение факторов, связанных с сохранением полярности за пределы стационарных зон. После того как эти факторы распространятся на всю периферию яйца (пунктир), начинается следующее деление и сопутствующие ему стационарные зоны располагаются в плоскости рисунка (оставлены светлыми)

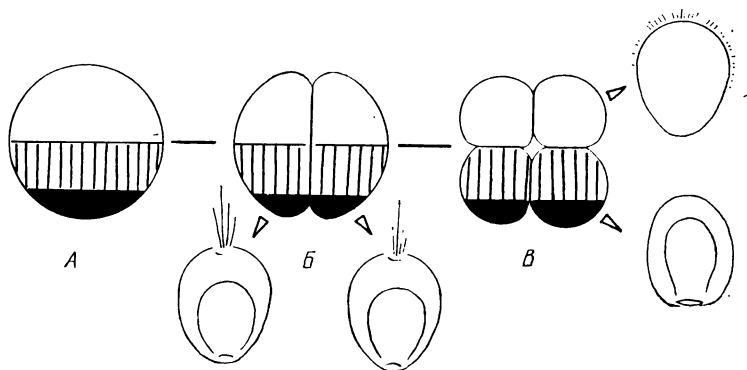
ходная полярность яйца и отдельные градиенты полярности бластомеров *Amphisbetia*, представляющие собой следы протозойной индивидуальности, еще не преодолены в этом весьма несовершенном эмбриогенезе.

Соотношения полярности и дробления. Для того чтобы оценить эти соотношения в ходе преобразований исходного состояния, целесообразно сначала рассмотреть их на примере протаксонных эмбриогенезов.

При изучении механизмов митоза у морского ежа было отмечено, что распространению врезающейся борозды первого деления сопутствуют обширные перемещения кортикального слоя, ограниченные лишь узкими «стационарными зонами», параллельными плоскости деления (рис. 6).

Используя параметры первого деления, можно представить себе дальнейшее течение событий.

У некоторых низших *Metazoa* перемещения кортикального слоя и других компонентов яйца в ходе деления не допускают существования стационарных зон и, соответственно, проявления полярности. Эти перемещения становятся более ограниченными на поздних стадиях и, вероятно, последовательное ограничение перемещений на более ранних стадиях приводит к более раннему проявлению метазойной полярности. Таким образом, преобразования форм дробления и становление протаксонии тесно связаны друг с другом.



7 Распределение компонентов яйца (А) при равнокачественных (Б) и разнокачественных (В) делениях дробления (по Wilson, 1931, видоизменено)

Морфогенетические последствия преобразования исходного состояния. Когда полярность яйца устанавливается до начала дробления, ее ориентации обычно соответствует распределение различных компонентов яйца. Например, вблизи анимального полюса сосредоточивается свободная от желточных включений ооплазма, а вегетативный полюс отличается большим содержанием желтка (рис. 7, А). При таком распределении компонентов два первых меридиональных деления можно назвать равнокачественными, так как каждый из образующихся бластомеров равноценен любому другому. При изоляции этих бластомеров друг от друга из них развиваются соответственно уменьшенные, но гармонично сложенные личинки (рис. 7, Б). Однако при третьем, экваториальном, делении верхние бластомеры отличаются от нижних большим содержанием ооплазмы и меньшим содержанием желтка. Это деление следует считать разнокачественным, и при экспериментальном разделении верхних и нижних бластомеров из первых развиваются анимализованные, а из вторых — вегетализованные уроды (рис. 7, В).

Из этого следует, что раннее проявление полярности обеспечивает дроблению участие в сегрегации ооплазмы, в ходе которой различные компоненты яйца распределяются по разным бластомерам и определяют их последующую судьбу. Формирование анимально-вегетативного градиента у очень многих животных происходит в течение оогенеза в организме матери и таким образом обеспечивается его участие в формообразовании потомка.

ОНТОГЕНЕЗ КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ КАК ПРОТОТИП ОНТОГЕНЕЗА ЧЛЕНИСТОНОГИХ ЖИВОТНЫХ

В процессе эволюции онтегенеза *Annelida* произошли довольно сложные преобразования исходного состояния. Некоторые из них уже были рассмотрены. Однако онтогенез кольчатых червей не сводится к преобразованному исходному состоянию, но дополняется целым рядом новых, не свойственных низшим *Metazoa* морфогенетических процессов. Рассмотрим то новое, что приобрели *Annelida* в процессе эволюции и что отличает их организацию от организации низших кишечнополостных.

Прежде всего, *Annelida* характеризуются билатеральной симметрией тела в противоположность радиальной симметрии *Coelenterata*. Возникновение билатеральной симметрии соответствует приобретению способности к сохранению ориентации организма в направлении поступательного движения. При этом передний и задний концы тела организма, а также его верхняя и нижняя стороны испытывают резко различные воздействия со стороны среды и сами несут по отношению к ней разные функции. Впервые способность к ориентированному передвижению и, соответственно, билатеральная симметрия тела среди многоклеточных развивается у плоских червей и некоторых гребневиков и уже от них наследуется кольчецами.

Вторым важным приобретением является мезодерма — третий зародышевый листок *Metazoa*. У низших многоклеточных функция передвижения выполняется ресничным аппаратом. Однако уже у кишечнополостных появляются сократимые элементы, первоначально участ-

вующие в выполнении хватательно-глотательной и защитносократительной функций, но которые постепенно принимают все большее участие в передвижении животного. Развитие мезодермы связывается с приобретением способности к поступательному движению при помощи системы мышц. Передвижению такого рода соответствует билатеральная симметрия тела, которая так же, как и третий зародышевый листок, впервые появляется у турбеллярий и гребневиков. Однако, преобладающее развитие мезодерма получает в связи с формированием вторичной полости тела — целома, третьего важного приобретения Annelida. Развитие мезодермы и целома вплотную подводит нас к проблеме возникновения метамерии — четвертого существенного отличия организации кольчатых червей. Наибольшей популярностью пользуются три точки зрения на происхождение метамерии.

Согласно первой точке зрения, связанной с именем А. Ланга (1881), метамерия возникла как приспособление к червеобразному движению некоторых турбеллярий и уже от них перешла к кольчецам. У морской турбеллярии *Procerodus lobata* все органы расположены метамерно, хотя наружная сегментация не выражена. Это состояние рассматривается как определенное преимущество при ползающем образе жизни и является метамерией упорядочения в расположении органов. В недавнее время было высказано мнение, что метамерия возникла в результате дифференциации сплошного ресничного покрова пелагических предковых форм на отдельные ресничные кольца (трохи). В свою очередь это обеспечило большую скорость и маневренность движения возможного предка кольчатых червей.

Вторая точка зрения на происхождение метамерии, принадлежащая Ван-Бенедену (1849) и Б. Гатчеку (1878), может быть названа «стробилиационной гипотезой». Возможную аналогию метамерии названные исследователи видели в явлении стробилиации гидромедуз, при которой от бесполого полипа друг за другом отпочковываются эфироны и превращаются в половое поколение медуз. Вторая возможная модель этой гипотезы — отчленение проглоттид от сколекса ленточных червей.

Обе точки зрения стремятся объяснить, как возникает метамерия.

Согласно третьей точки зрения, принадлежащей А. Седжвику (1884), метамерия выводится непосредст-

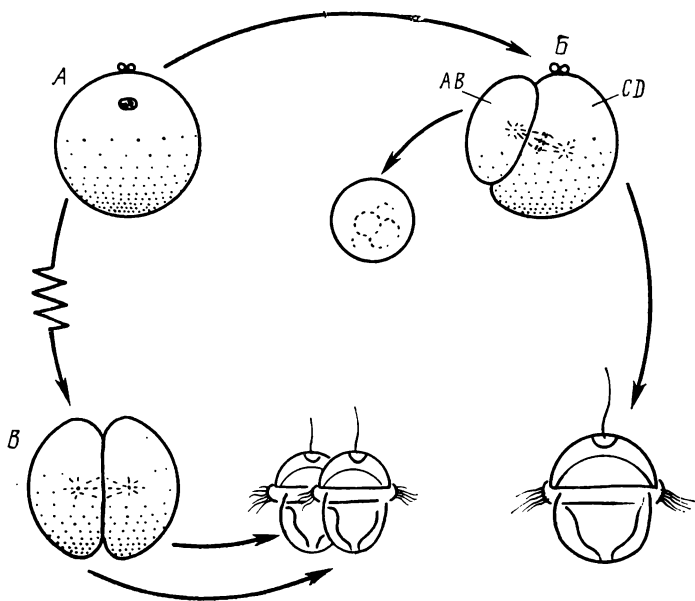
венно из цикломерии кишечнорасположенных, радиально расположенные антимеры которых при растяжении рта полипа в одной плоскости преобразуются в метамеры.

Каждая точка зрения имеет свои преимущества и недостатки — в вопросе о происхождении метамерии нет единого мнения и сегодня.

Таковы важнейшие морфологические отличия кольчатых червей от кишечнорасположенных, которым соответствуют различия их онтогенезов.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

В только что отложенном яйце *Polychaeta* ядро занимает эксцентричное положение, основная масса питательных веществ располагается вблизи вегетативного полюса, а активная плазма — вблизи анимального полюса.



- 8 Разнокачественность (B) и принудительная равнокачественность (B') первого деления яйца (A) *Chaetopterus*; AB и CD — бластомеры

люса яйца. Когда желтка в яйце много, активная плазма почти целиком сосредоточивается на анимальном полюсе (рис. 8, А). При наступлении созревания ядро подходит к анимальному полюсу и дважды с небольшим интервалом делится. Образующиеся полярные тельца выступают над поверхностью анимального полюса. Таким образом, яйцо *Polychaeta* имеет отчетливую полярность, проявляющуюся в распределении его компонентов. Полярность связана с кортикальным слоем, так как сохраняется неизменной после центрифугирования, нарушающего распределение всех прочих компонентов яйца, кроме кортикального слоя.

	<i>Podarke</i>	<i>Amphitrite</i>	<i>Neanthes</i>	<i>Capitella</i>	<i>Platynereis</i>
2-е деление					
3-е деление					
4-е деление					
Бластула					
Трохофора.					

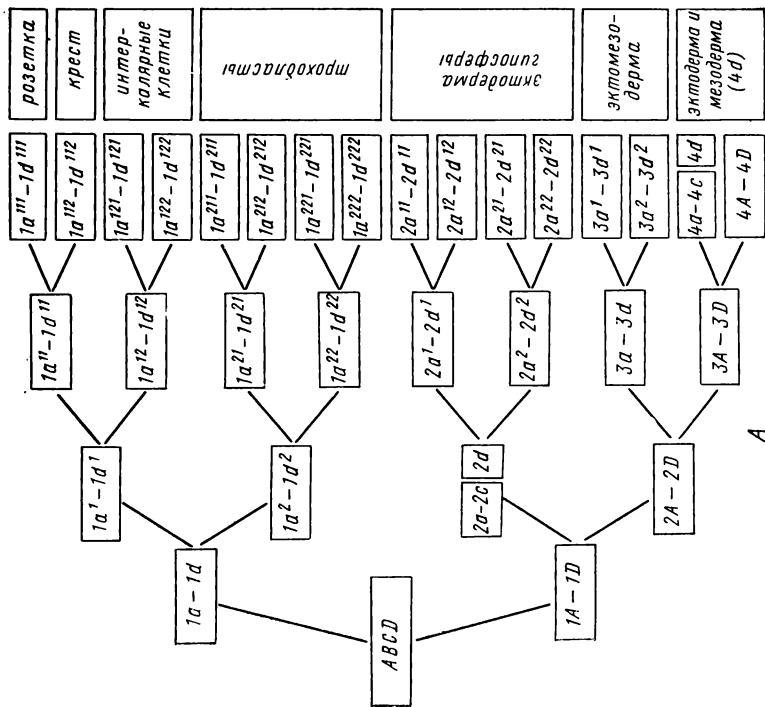
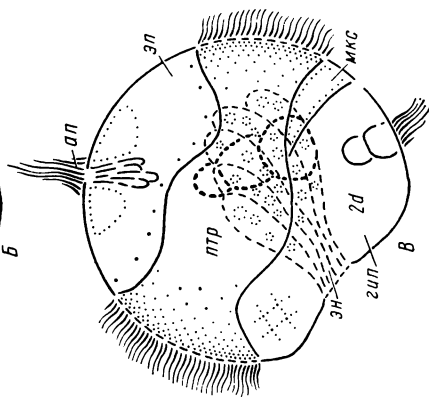
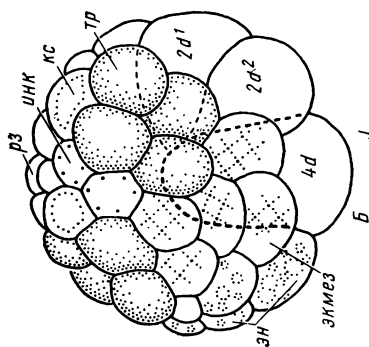
9 Разнообразие форм спирального дробления *Polychaeta*, становление гетероквадрантности и депрессия трохофоры:

нвт — невротрохонд, г. д. — головной и туловищный зачатки эмбрионизированной трохофоры, 2д и 4д — I и II соматобласты

Дробление всегда полное, спиральное и большей частью неравномерное (рис. 9). Равномерное дробление встречается реже (*Podarke*, *Lepidonotus*, *Eupomatès* и др.). Борозда первого деления проходит меридиально, обычно постепенно распространяясь с верхнего полюса на нижний либо одновременно охватывая все яйцо (*Lepidonotus*, *Chaetopterus*). В результате формируются два бластомера, обозначаемые как *AB* и *CD* (см. рис. 8). Второй бластомер обычно крупнее первого и в отношении дальнейших процессов развития имеет первостепенное значение. Например, разделяя оба бластомера *Chaetopterus*, удастся получить более или менее развитую личинку только из бластомера *CD*, тогда как отделенный бластомер *AB* не способен к развитию.

В данном случае уже первое меридиональное деление разнокачественно, что объясняется тем, что более крупный бластомер *CD* почти целиком охватывает задний полюс яйца и включает в свой состав присутствующие вблизи него компоненты (см. рис. 8, *B*). С этой схемой согласуется факт образования двух гармонично развитых личинок при разделении бластомеров после принудительного равномерного вместо нормального неравномерного деления яйца *Chaetopterus*. В этом опыте достигалось равномерное распределение между обоими бластомерами существенных для эмбриогенеза компонентов яйца (см. рис. 8, *B*).

Второе деление также меридионально и его плоскость образует прямой угол с плоскостью первого деления. Деления бластомеров *AB* и *CD* обычно происходят синхронно, но иногда один из них делится раньше другого (*CD* у *Amphitrite*, *AB* у *Scolecoplepis*). При завершении этого деления образуются четыре бластомера: *A*, *B*, *C* и *D*, причем бластомер *D* часто крупнее остальных и в дальнейшем служит основным источником мезодермы и эктодермы туловища червя. Бластомеры *A* и *C* соединяются друг с другом на анимальном полюсе яйца и несколько отодвигают бластомеры *B* и *D* в сторону вегетативного полюса. На вегетативном полюсе отношения противоположны: бластомеры *B* и *D* соединяются друг с другом полярной спайкой и вытесняют бластомеры *A* и *C* к анимальному полюсу яйца. В микролецитальных яйцах все четыре бластомера имеют одинаковые размеры, хотя и в этом случае роль бластомера *D* в последующих процессах столь же значительна. По отношениям к



осям тела сформированной личинки плоскость второго деления либо совпадает с сагиттальной плоскостью, либо повернута относительно нее на 45° и последняя, таким образом, соответствует плоскости, проведенной через середину бластомеров *B* и *D* (Amphitrite).

Борозда третьего деления в отличие от первых двух проходит экваториально и отделяет от бластомеров *A*, *B*, *C* и *D* четыре новых и обычно более мелких бластомера, называемых микромерами I квартета (рис. 9 и рис. 10, *A*). Они обозначаются символами *1a*, *1b*, *1c* и *1d*, а отделившие их бластомеры принимают наименования макромеров или бластомеров основного квартета. Обозначаются они как *1A*, *1B*, *1C* и *1D*. В тех случаях, когда дробление равномерно, микромеры I квартета равны по величине бластомерам основного квартета.

При третьем делении вершины бластомеров *A*, *B*, *C* и *D*, содержащие активную плазму, отклоняются в правую сторону, и, соответственно, склоняются веретена делений. В результате образующиеся микромеры смещаются относительно бластомеров основного квартета вправо или дексиотропно (по ходу часовой стрелки). Расположение образовавшихся бластомеров по отношению к главной оси тела личинки различны у разных видов. У одних ось соответствует плоскости, проведенной через макромеры *1B* и *1D*, у других — плоскости, проведенной через микромеры *1b* и *1d*.

Микромеры I квартета и их потомки образуют в дальнейшем верхнее полушарие трохофоры (эписферу), часть нижнего полушария (гипосферы) и разделяющий их ресничный пояс (прототрох) (рис. 10, *B*, *B*).

Четвертое деление является чрезвычайно важным событием эмбриогенеза, так как 5 из 8 новообразованных бластомеров получают совершенно определенные перспективы дальнейшего развития. Происходит оно как серия более или менее синхронных делений. Микромеры I квартета отделяют влево от себя (леотропно или против хода часовой стрелки) четыре новых бластомера и,

10 Генеалогия бластомеров (*A*) и распределение зачатков в бластуле (*B*) и у трохофоры (*B*):

рз — розетка, *кс* — крест, *инк* — интеркалярные клетки, *тр* — трохобласты, *эн* — энтодерма, *экмез* — эктомезодерма, *ап* — апикальный султан ресничек, *эп* — эписфера, *птр* — прототрох, *гип* — гипосфера, *мкс* — потомки клеток креста, мигрировавшие в гипосферу

таким образом, состав I квартета достигает восьми клеток (рис. 9, 10).

Схематически этот процесс можно представить так:

$$1a-1d \begin{cases} 1a^1-1d^1 \\ 1a^2-1d^2, \end{cases}$$

где показатели 1 и 2 обозначают верхний или нижний продукт деления, буквы свидетельствуют о принадлежности каждого бластомера определенному квадранту четырехклеточного эмбриона *A, B, C, D*, а цифра, стоящая перед буквой, является символом I квартета. Бластомеры $1a^2-1d^2$ в соответствии с образующимся из них личиночным органом — прототрохом называются первичными трохобластами. Одновременно с делениями микромеров I квартета происходит леотропное деление основного квартета. Отделяя от себя микромеры II квартета ($2a, 2b, 2c, 2d$), макромеры принимают обозначения $2A-2D$.

Из клеток II квартета обычно (кроме случаев равномерного дробления) выделяется своими размерами бластомер $2d$, иногда превосходящий по размерам даже $2D$ и, таким образом, являющийся самым крупным из 16 бластомеров (например, у *Capitella*). Из производных этого бластомера $2d$, называемого I соматобластом, образуется основная масса эктодермы нижнего полушария трохофоры и почти вся эктодерма туловища червя. У донной формы *Platynereis massiliens* течение четвертого деления своеобразно тем, что четыре клетки I квартета не принимают в нем участия, и отделяется лишь II квартал микромеров.

Следующее пятое деление приводит к формированию 32-клеточного эмбриона и является дексиотропным. Как и предыдущие, оно представляет собой серию синхронных делений и сводится к выделению микромеров III квартета ($3a-3d$), делению четырех микромеров II квартета на восемь клеток ($2a^1-2d^1, 2a^2-2d^2$) и делению восьми клеток I квартета на 16 ($1a^{11}-1d^{11}, 1a^{12}-1d^{12}, 1a^{21}-1d^{21}, 1a^{22}-1d^{22}$). Из микромеров II квартета $2d$ делится обычно несколько раньше. После отделения III квартета клетки основного квартета обозначаются как $3A-3D$.

Шестое деление бывает синхронным лишь в исключительных случаях. Оно сводится к леотропному выде-

лению микромеров IV квартета ($4a - 4d$) и делениям клеток I, II и III кварталов. При образовании IV квартета самой крупной клеткой является потомок макромера D — бластомер $4d$. Так как из него происходит вся дефинитивная мезодерма, он именуется II соматобластом (см. рис. 9, 10). После шестого деления эмбрион представляет собой мозаику клеток, причем судьба большинства клеток уже predetermined, и все они распределены между тремя зародышевыми листками, являясь либо эктодермальными (I, II, III кварталы микромеров), либо мезодермальными (II соматобласт — $4d$), наконец, энтодермальными (макромеры и три клетки IV квартета: $4a, 4b, 4c$).

Взаимное расположение бластомеров у *Polychaeta* отличается строгой правильностью. На анимальном полюсе располагается «розетка» из четырех бластомеров $1a^{111} - 1d^{111}$. В промежутках между клетками розетки в виде «креста» располагаются бластомеры $1a^{112} - 1d^{112}$. Между лучами креста — «интеркалярные клетки» — $1a^{121} - 1d^{121}$, $1a^{122} - 1d^{122}$, а сами лучи упираются в трохобласты — $1a^{211} - 1d^{211}$, $1a^{212} - 1d^{212}$, $1a^{221} - 1d^{221}$, $1a^{222} - 1d^{222}$ (рис. 10, Б).

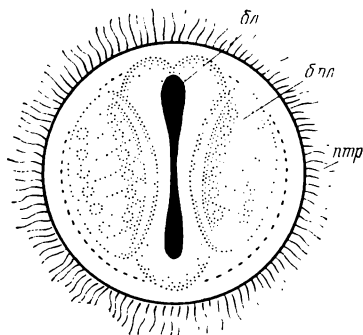
В последующих процессах эмбриогенеза синхронных делений уже не происходит. Деления отдельных клеток ведут к построению организма личинки — трохофоры (рис. 10, В). Особенно интенсивно и своеобразно формообразовательные процессы проходят в D -квadrante гипосферы. Потомки I соматобласта делятся билатерально, образуя так называемую «соматическую пластинку», дальнейшее разрастание которой ведет к перемещению впереди лежащих участков еще дальше вперед и вверх к прототроху. Одновременно с этим начинается гастрuliaция, приводящая энтодермальные клетки и клетки мезодермы к погружению в глубь яйца (рис. 10, В).

Способы гастрuliaции у *Polychaeta* весьма разнообразны. В микролецитальных яйцах энтодермальные клетки, сравнимые по величине с другими клетками эмбриона, впячиваются внутрь. В этом случае гастрuliaция проходит по типу инвагинации. В том случае, когда яйца богаты желтком, этот процесс носит характер эпibолии, т. е. обрастания крупных клеток энтодермы эктодермальными элементами. По мере развития гастрuliaции и разрастания соматической пластинки происходит дальнейшая дифференциация зачатков органов, распре-

деление которых соответствует их положению у трохофоры.

Трохобласты образуют охватывающий тело личинки ресничный пояс — прототрох, клетки розетки и креста — апикальный орган с султаном ресничек и мозг, а интеркалярные клетки — остальную часть эктодермы верхнего полушария. Микромеры III квартета, погружаясь под поверхность, дифференцируются в личиночную мускулатуру, а часть элементов II квартета становится стоматобластами — клетками, образующими глотку и окружение стомодеума. Последний возникает из не вполне сомкнутого бластопора, сдвинутого кпереди нарастающей соматической пластинкой. У некоторых форм судьба бластопора иная (рис. 11). Суживаясь в средней части, он разделяется на два отверстия. Переднее сохраняет свое значение стомодеума, а заднее дает начало проктодеуму. Между обоими отверстиями по средней линии сомкнутого бластопора развивается ресничная полоска — невротрохонид (например, у *Podarke*, см. рис. 9).

Завершение описанных процессов приводит к формированию вполне дифференцированной личинки, ведущей свободное пелагическое существование, питающейся сначала остатками эмбрионального желтка, а затем — планктоном. Таким образом, эмбриогенез заканчивается формированием организма трохофоры, причем ведущая роль в этом процессе, безусловно, принадлежит дроблению. Отличающееся удивительной правильностью и постоянством дробление яйца *Polychaeta* производит распределение бластомеров в строгом соответствии с требованиями последующей дифференциации. Каждый бластомер располагается именно в том месте, где впо-



11

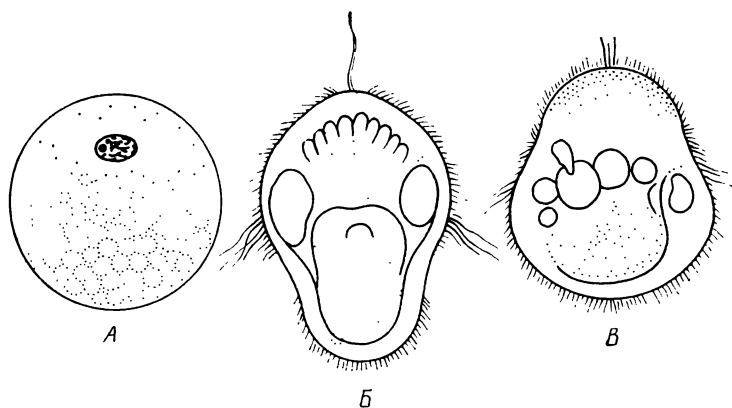
Разделение бластопора у *Lopadorhynchus* (по Kleinberg, 1886)

бл — бластопор. б.пл. — брюшные пластинки, птр — прототрох

следствии развивается соответствующий аппарат или орган трохофоры. В связи с этим последующие перемещения бластомеров весьма ограничены и по сути дела сводятся к гастрюляции и вворачиванию глотки.

Очевидно, что дробление спирального типа, в ходе которого осуществляется столь точное распределение зачатков, является высоко совершенным средством сегрегации ооплазмы. Помимо ранней разнокачественности делений, о сегрегационной роли дробления свидетельствуют описанные выше эксперименты по изменению морфологии дробления *Chaetopterus*, а наряду с ними эксперименты с яйцами *Nereis*, сдавленными между двумя стеклянными пластинками. В этом случае происходят лишь меридиональные деления и изменяется распределение ядер. Тем не менее, даже в этих условиях отличия бластомеров по величине сохраняются, и бластомер *D* является наиболее крупным.

В классических экспериментах А. Лилли было показано, что пространственная дифференциация зачатков может происходить и без дробления: добавляя в морскую воду хлористый кальций, удается предотвратить развитие борозд делений и расхождение ядер. Ядро яйца, испытывая серию эндомитозов, разбухает и отстраняется от участия в дроблении. Тем не менее, направленное перетекание слоев ооплазмы имитирует сегрегацию при дроблении и в результате формируется «одно-



12 Яйцо (А), нормальная (Б) и «одноклеточная» (В) трохофора *Chaetopterus* (по Lillie, 1902)

клеточная трохофора» (рис. 12, *В*). Это существо активно плавает, но, помимо своей «одноклеточности», отличается от нормальной трохофоры (рис. 12, *Б*) отсутствием ротового и анального отверстий, апикального органа, мезодермы и билатеральной симметричности гипосферы. Впоследствии «одноклеточная трохофора» дегенерирует, но сам факт дифференциации без дробления весьма показателен.

Можно предположить, что благодаря морфологической правильности спирального дробления колец первоначальное распределение компонентов яйца изменяется строго определенным образом. В таком случае дробление лишь переводит первоначальные различия в распределении компонентов яйца в соответствующие различия бластомеров и клеток. Коль скоро этот «перевод» осуществляется точно и без ошибок, любое изменение первоначального распределения воплощается при дроблении в соответствующие изменения зачатков на стадии бластулы. Таким образом, создается возможность участия процессов оогенеза и, в конечном счете, материнского организма в формировании потомка. причем точность дробления является необходимым условием этого участия. При хаотическом, неопределенном дроблении низших Metazoa участие такого рода невозможно.

Приведенное описание эмбриогенеза является схематичным и приложимо лишь к отдельным случаям реального разнообразия. Наиболее близко к схеме гомоквадрантное дробление, названное так потому, что размерные отличия бластомеров *A*, *B*, *C* и *D* на стадии четырех клеток выражены слабо. Обычно гомоквадрантное дробление считается привилегией микрорецитальных яиц.

Большинство исследованных представителей Rotifera характеризуется гетероквадрантным дроблением, при котором бластомер *D* является наиболее крупной клеткой четырехклеточного эмбриона (см. рис. 9). Под гомо- и гетероквадрантностью дробления следует подразумевать только эти размерные отношения между четырьмя первыми бластомерами. Расширение значения этих терминов и их использование для описания большего или меньшего сходства процессов эмбриогенеза в разных квадрантах яйца сталкивается с рядом затруднений.

Действительно, специфика формообразования в *D*-квадранте очевидна и при гомоквадрантном типе дробления. Например, у *Podarke*, отличающейся очень полной равномерностью дробления вплоть до выделения IV квартета, производные клеток креста в *D*-квадранте начинают делиться билатерально и в отличие от соответствующих клеток других квадрантов поставляют не только эктодермальный материал эписферы, но и некоторую часть эктодермы гипосферы. Происходит это так, что прототрох остается незамкнутым в *D*-квадранте (случай весьма распространенный) и через образованную брешь клетки мигрируют в гипосферу (см. рис. 10, *B*). У *Podarke* такими иммигрантами являются $1d^{1221}$ и $1d^{1222}$, у *Amphitrite* — $1d^{1222}$ и $1d^{121}$, а у *Neanthes* — $1d^{1122}$ и, вероятно, $1c^{1122}$.

Таким образом, гомоквадрантность проявляется только на самых ранних стадиях дробления некоторых *Polychaeta*. Впоследствии своеобразие формообразовательных процессов в *D*-квадранте становится все более и более очевидным. Следовательно, развитие *Polychaeta* всегда характеризуется некоторой гетероквадрантностью, только у одних форм она проявляется на ранних стадиях дробления, а у других — на более поздних. Если попытаться провести достаточно полный анализ разнообразия в пределах класса, то окажется, что изменения многих процессов эмбриогенеза связаны с определенным проявлением гетероквадрантности.

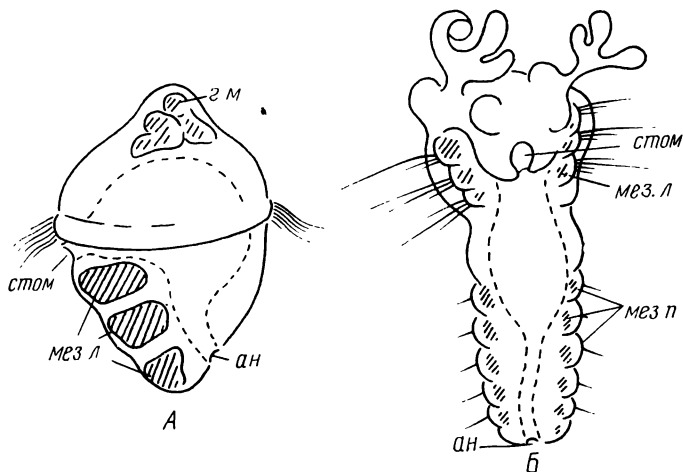
Однако прежде чем обсудить разнообразие эмбриогенезов, целесообразно описать последующие преобразования трохофоры, происходящие у многих *Polychaeta* в постэмбриональный период развития. Примером типичных преобразований, который может быть принят в качестве схемы для *Polychaeta*, является метаморфоз трохофоры *Eupomatus*.

В нижнем полушарии трохофоры *Eupomatus* происходит закладка трех пар параподий (рис. 13). Непосредственно над анальным отверстием начинается деление двух крупных клеток мезодермы — потомков II соматобласта. Эти клетки, именуемые мезодермальными телобластами, отпочковывают в направлении к эписфере группу более мелких мезодермальных клеток. Возможно, что к этим клеткам мезодермы примешиваются клетки личиночной мезодермы — эктомезенхимы, образованной из микромеров III квартета. Впоследствии все эти

клетки образуют две мезодермальные полосы, простирающиеся от анального отверстия вверх к прототроху. Затем начинается усиленный рост гипосферы, а клетки мезодермальных полосок становятся еще более мелкими и группируются в три пары сгущений, в соответствии с тремя парами эктодермальных зачатков пароподий. Таким образом, происходит формирование трех первых сегментов тела червя. Характерно, что эти сегменты сначала намечаются в эктодерме, благодаря появлению зачатков пароподий, и уже потом, в зависимости от образования эктодермальных метамеров, сегментируется телобластическая мезодерма.

В верхнем полушарии клетки креста стягиваются к апикальному органу и образуют два клеточных сгущения — зачаток надглоточного нервного ганглия (рис. 13, А). Эписфера преобразуется в предротовую лопасть — простомииум кольчатого червя. Часть мезенхимы, образованной из элементов III квартета, преобразуется в мускульные клетки предротовой лопасти.

Сформировавшийся в ходе этих процессов организм именуется нектохетой, т. е. «плавающий с помощью ще-



13 Метаморфоз метатрохофоры *Eupomates* (А) в червя (Б) (по П. П. Иванову, 1937):

г.м — надглоточный ганглий, стом — стомодеум, мез.л — мезодерма ларвальных сегментов, мез.п — постларвальные сегменты, ан — анальное отверстие

тишок», или метатрохофорой. Он состоит из трех щетинкопосных сегментов, простомиума и хвостовой лопасти — пингидиума. Последующие преобразования метатрохофоры сводятся к формированию новых сегментов тела и дифференциации органов. Образование новых сегментов происходит совсем не так, как происходило образование трех первых сегментов тела. Вблизи заднего конца удлиняющейся гипосферы внешних признаков метамерии не обнаруживается. Непосредственно перед анальным отверстием, за счет преобразования клеток эктодермы — производных соматобласта $2d$ формируется зона нарастания новых сегментов тела. Характерно, что из этой эктодермальной зоны образуется не только эктодермальный материал для формирования новых сегментов, но также и мезодерма. Зона нарастания поставляет в направлении к переднему концу тела все новые и новые группы клеток, которые оформляются в мезодермальные сомиты. На некотором расстоянии от этой зоны под влиянием образовавшихся сомитов начинает сегментироваться эктодерма. Таким образом, в данном случае мезодерма побуждает эктодерму к образованию сегментов, а не наоборот, как при образовании трех первых сегментов тела. В каждом сегменте образуется целомишеская полость и происходит дифференциация мезодермы на соматический и висцеральный листки.

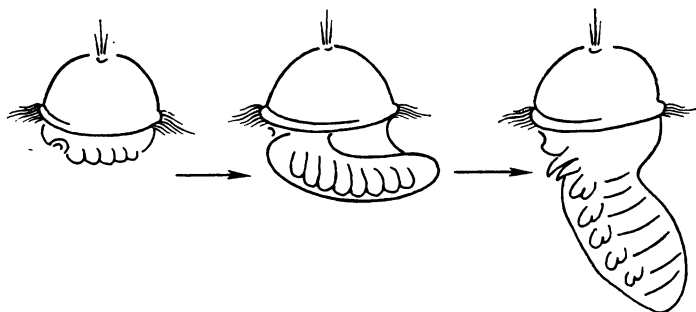
Таким образом, у *Euromatius* обнаруживаются две группы сегментов тела, отличающихся друг от друга способом образования и принадлежностью их мезодермы к двум разным соматобластам. П. П. Иванов, открывший это явление, обозначил три первых сегмента как ларвальные (личиночные), а все остальные как постларвальные. Число ларвальных сегментов не обязательно равно трем; в разных группах *Annelida* число ларвальных сегментов различно. Столь же необязательно позникновение мезодермы ларвальных и постларвальных сегментов из двух разных источников — соматобластов $4d$ и $2d$. У многих кольцецов и ларвальная, и постларвальная мезодерма образуется из одного источника — соматобласта $4d$. П. П. Иванов объясняет это тем, что в ходе дробления компоненты яйца, связанные со способностью к образованию постларвальной мезодермы, в одних случаях попадают в $2d$, и тогда зона нарастания является эктодермальной, в других случаях эти компоненты попадают только в бластомер $4d$, который

дает мезодерму и ларвальных, и постларвальных сегментов.

Двойственность метамерии, проявляющаяся в способах образования мезодермальных сомитов, свойственна не только кольцецам, но и членистоногим разных групп, хотя ее проявление бывает не столь очевидным.

Выше был рассмотрен метаморфоз трохофоры *Eurotatus*. Наряду с описанным способом преобразования трохофоры встречаются и другие. Например, трохофора *Lopadorhynchus* построена так, что плоскость щелевидного blastopora перпендикулярна главной оси тела, а не наклонна по отношению к ней, как у большинства изученных *Polychaeta* (рис. 14, А). Соматическая пластинка *Lopadorhynchus* имеет вид двух «брюшных пластинок», которые располагаются по бокам суживающегося посередине blastopora. Полного смыкания blastopora не происходит — он разделяется срединной перетяжкой на два отверстия, соответствующие ротовому и анальному (см. рис. 11). Брюшные пластинки представляют собой зачаток туловища червя и состоят из утолщенного эктодермального эпителия и лежащих под ним двух полосок мезодермы.

Хотя эмбриональное развитие *Lopadorhynchus* остается неизученным, есть все основания полагать, по аналогии с другими кольцецами, что брюшные пластинки являются производными I соматобласта, а мезодермальные ленты — производными II соматобласта. Далее каждая брюшная пластинка распадается на 7—8 сегментов, на которых образуется по два бугорка — зачатка спин-



ных и брюшных параподиальных щетинок. За счет деятельности зоны нарастания, расположенной непосредственно перед анальным отверстием, количество сегментов увеличивается до 12—16 и, таким образом, тело будущей аннелиды закладывается вокруг сомкнувшегося blastopore (см. рис. 11 и рис. 14, А). Поэтому сагиттальная плоскость формирующегося тела червя перпендикулярна главной оси трохофоры и анимально-вегетативной оси яйца. Такое соотношение морфологических осей носит название плагиаксонии (перекрестноосности) и не является характерным для большинства Polychaeta. Обычно сагиттальная плоскость тела червя соответствует главной оси трохофоры и оси полярности яйца, т. е. соотношение морфологических осей является протаксонным (первичноосным).

У *Lopadorhynchus* дальнейшее разрастание брюшных пластинок приводит к тому, что задний конец формирующегося червя выступает далеко за пределы гипосферы (рис. 14, Б). Эписфера трохофоры не испытывает существенных преобразований и остается радиально-симметричной, тогда как гипосфера приобретает ярко выраженную билатеральную симметрию. Впоследствии главная ось тела червя постепенно сближается с главной осью трохофоры, и происходит восстановление протаксонии (рис. 14, В). *Lopadorhynchus* не является единственной формой среди Polychaeta, которой свойственна онтогенетически первичная плагиаксония. Сходные отношения отмечены у *Polygordius* и некоторых других форм.

Приведенные схематические описания онтогенезов соответствуют типичному состоянию и не исчерпывают реального разнообразия. Пытаясь оценить реальные отношения, мы сталкиваемся с рядом тенденций. Наиболее важными представляются эмбрионизация развития и становление и развитие гетероквадрантности.

ЭМБРИОНИЗАЦИЯ РАЗВИТИЯ

У *Podarke*, вылупляющийся из яйца, организм представляет собой своеобразную бластулу с дифференцированным прототрохом и апикальным органом (рис. 10, В). Гастрюляция происходит после вылупления из яйца и, таким образом, первая личиночная стадия *Podarke* представлена организмом, устроенным гораздо проще, чем

типичная трохофора. У *Amphitrite* и *Arenicola* личинка покидает яйцо на стадии трохофоры, у *Neanthes* и многих других *Polychaeta* личинка покидает яйцо на стадии метатрохофоры, т. е. в виде организма, уже начавшего преобразовываться в червя. В еще большей степени эмбрионизовано развитие *Capitella* и *Platynereis*. Здесь из яйца вылупляется молодой кольчатый червь, и развитие приобретает характер неличиного. За пределами класса *Polychaeta* обнаруживается дальнейшее развитие этой тенденции, вплоть до того состояния, когда вылупляющийся из яйца организм имеет полный набор сегментов, а постэмбриональные превращения сводятся к росту и приобретению половой зрелости (*Hirudinea*, некоторые *Oligochaeta*).

Таким образом, среди *Annelida* эмбрионизация развития является широко распространенным средством формирования и усложнения эмбриогенеза. Включение трохофоры в эмбриогенез и обогащение яиц желтком, сопутствующее эмбрионизации, приводит к существенному преобразованию всего периода эмбрионального развития. В первую очередь это проявляется в изменении морфологии дробления, редукции многих органов трохофоры, связанных со свободным существованием и увеличением меробластичности развития. Приведенному ряду форм *Podarke* — *Amphitrite*, *Arenicola* — *Neanthes* — *Capitella* — *Platynereis* — *Clepsine* (*Hirudinea*) — *Bdellodrilles* (*Oligochaeta*) соответствуют все более и более глубокие изменения эмбриогенезов (см. рис. 9).

Дробление по мере того, как основная масса желтка заполняет вегетативную половину яйца, становится все более и более неравномерным. Отличия размеров макро- и микромеров становятся более резкими, так как именно макромеры являются зачатками энтодермы, развивающейся в кишечник, облегающий массу желтка. В том случае, когда желтка в яйце особенно много, макромеры утрачивают способность к делениям и, соответственно, к образованию эпителия кишечника. Макромеры становятся только вместилищем желтка, а энтодермальный эпителий формируется за счет других бластомеров. У *Platynereis* и некоторых других форм на помощь загруженным желтком макромерам приходит соматобласт 4d и образует эпителий кишечника наряду с выполнением своей исходной функции — образованием целомической мезодермы.

В некоторых случаях обогащение яиц желтком настолько осложняет деления макромеров, что, не говоря уж об эпителии кишечника, бластомеры основного квартета неспособны образовать должного количества кварталов микромеров. Общим правилом является выделение четырех кварталов, однако у *Neanthes* выделяются только три квартета, а четвертый представлен одним единственным бластомером — $4d$. У *Platynereis* после выделения I квартета микромеров они на некоторое время отстраняются от участия в последующих делениях дробления. При образовании II квартета из четырех новообразованных микромеров выделяется своими размерами очень крупный соматобласт $2d$. Далее происходит выделение III и последнего квартета микромеров, которые у большинства *Polychaeta* не обнаруживают размерных отличий. Однако у *Platynereis* бластомер $3d$ значительно крупнее бластомеров $3a$, $3b$ и $3c$, вместе взятых. Поскольку выделения IV квартета не происходит, бластомер $4d$ не образуется, но его функцию соматобласта выполняет бластомер $3d$.

Оценивая преобразования форм дробления в ответ на обогащение макромеров желтком, нельзя не признать, что при всем разнообразии отдельных вариантов, основные черты типа спирального дробления сохраняются в полной мере (см. рис. 9). Меняются размеры отдельных бластомеров, меняется их значение в последующих процессах, но взаимное расположение бластомеров остается неизменным. Столь же неизменно выделение соматобластов и микромеров I квартета. Это объясняется тем, что соматобласты образуют вентральную пластинку — зачаток туловища аннелиды, а микромеры I квартета — эписферу трохофоры, которая преобразуется в головной мозг и простомииум.

При сильном обогащении яйца желтком и глубокой эмбрионизации развития эписфера редуцируется до «цефалических долей» — зачатков головного мозга и простомииума (см. рис. 9). Таким образом, от трохофоры, ушедшей в эмбриогенез, остаются два сгущения клеток: зачатков туловища и цефалических долей. В верхней трети яйца, разделяя оба зачатка, проходит рудиментарный прототрох — единственное свидетельство прежнего свободного существования трохофоры. Впоследствии он редуцируется, а оба зачатка объединяются в зародышевую полосу, лежащую на загруженных желтком макро-

мерах. Сохранение соматобластов и микромеров I квартета во всех преобразованиях дробления определяется их участием в построении тела червя. Они необходимы даже при полной редукции эмбрионизованной трохофоры.

СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ГЕТЕРОКВАДРАНТНОСТИ

Редукция трохофоры — естественное следствие эмбрионизации развития и обогащения яиц желтком. Вполне понятным следствием обогащения яиц является увеличение макромеров. Но существует ли зависимость между обогащением яиц желтком и развитием гетероквадрантности? Гетероквадрантность проявляется в том, что бластомер *D* выделяется своими размерами. Особое значение *D*-квадранта определяется содержанием в нем компонентов яйца, важных для построения тела червя. У *Capitella* *D*-квадрант богат активной плазмой, но не желтком, о чем свидетельствует то, что потомок бластомера *D*-соматобласт *2d* практически не содержит желтка, но является самой крупной клеткой 16-клеточного эмбриона (см. рис. 9). Из этого следует, что между обогащением яиц желтком и развитием гетероквадрантности прямой зависимости нет. Тем не менее приведенному ряду форм *Podarke* — *Amphitrite*, *Arenicola* — *Neanthes* — *Capitella* — *Platynereis* — *Clepsine* соответствует возрастание гетероквадрантности.

Обогащение яиц желтком сопутствует эмбрионизации развития. Превращение свободноплавающей личинки в стадию эмбриогенеза сопровождается редукцией ее органов, связанных со свободным существованием, но редукция не затрагивает соматобласты и микромеры I квартета — зачатки туловища червя. Более того, их значение возрастает. Из яйца вылупляется не трохофора, а формирующийся червь, и в соответствии с этим возрастает значение процессов эмбриогенеза, ведущих к построению тела червя. Эти процессы в значительной мере обеспечиваются соматобластами, и их гипертрофия представляется естественным следствием эмбрионизации. Учитывая, что соматобласты формируются в *D*-квадранте, следует признать, что гипертрофия соматобластов определяется гипертрофией *D*-квадранта. Таким образом, развитие гетероквадрантности, вероятно, определяется гипертрофи-

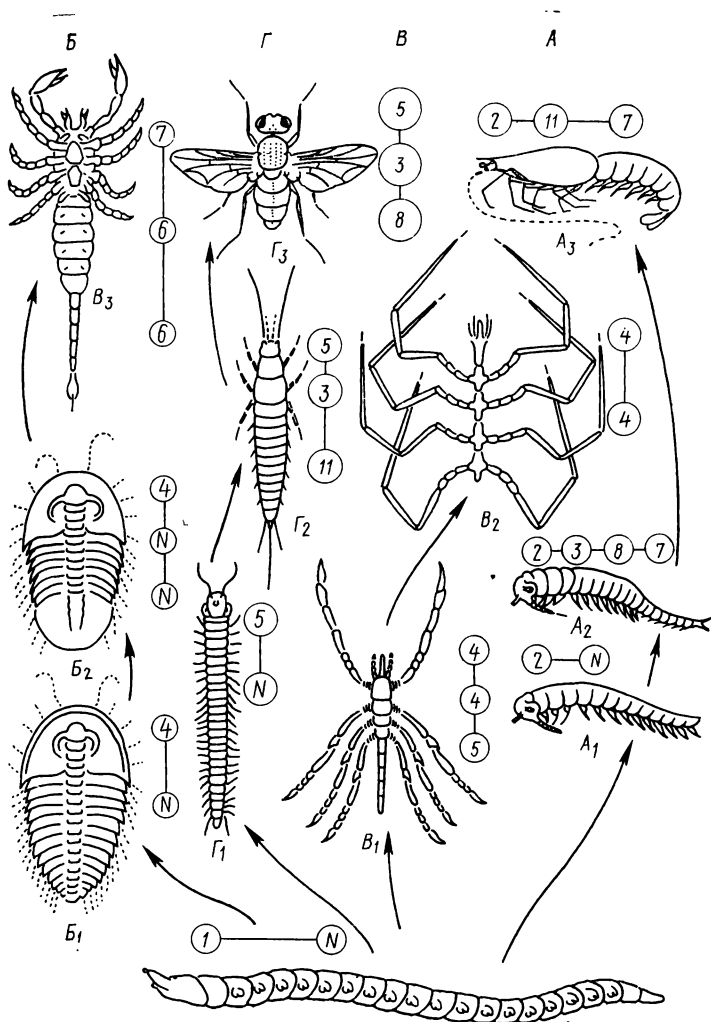
ей зачатков туловища червя наряду с редукцией личиночных органов и их эмбриональных зачатков. Развитие гетероквадрантности свидетельствует о начавшихся преобразованиях эмбриогенеза.

Рассматривая преобразования типичного спирального дробления, необходимо учесть следующее. В сравнении с дроблением низших Metazoa дробление кольцецов поражает совершенством. Показателем этого совершенства является протаксония, отражающая неизменность ориентации процессов формообразования, точность сегрегации ооплазмы и распределения зачатков, и весьма высокая голобластичность. Сформировавшись у кишечнополостных и турбеллярий, дробление спирального типа совершенствовалось как средство построения их радиально-симметричных личинок и уже в сформированном виде досталось примитивным кольцецам. Радиальная симметрия распределения бластомеров проявляется особенно полно при гомоквадрантном дроблении низших Polychaeta, так как здесь источником мускулатуры личинки служат все четыре микромера III квартета, а не только соматобласт 4d. Столь полное соответствие процессов эмбриогенеза плану строения формирующейся личинки резко нарушается, когда в результате эмбрионизации из яйца вылупляется билатерально-симметричный организм.

ОНТОГЕНЕЗ ЧЛЕНИСТОНОГИХ РАЗНЫХ ГРУПП
(КРОМЕ ATELOCERATA)

Происхождение Arthropoda от аннелидообразных предков не вызывает сомнений. И кольцецы, и членистоногие разных групп в своем строении и развитии обнаруживают фундаментальное сходство. Поэтому говорят о единстве плана строения и развития аннелид и членистоногих, единстве, которое проявляется в следующем: тело членистоногого и тело аннелиды построено из гомологичных частей, а именно предротовой лопасти (простомий аннелид — акрон членистоногих), большого количества более или менее единообразных, но двойственных по своей природе сегментов и анальной лопасти, или тельсона. Нервная система представлена надглоточным и подглоточным ганглиями и брюшной нервной цепочкой; кровеносная система, становясь незамкнутой у членистоногих, сохраняется в виде спинного сосуда, а по бокам центрально расположенного кишечника из двух лент мезодермы развиваются сомиты с целомическими полостями. Членистоногим в исходном состоянии свойственны черты спирального дробления яиц, формирование свободных или эмбрионизованных стадий, сравнимых с трохофорой или метатрохофорой Polychaeta, и постэмбриональное развитие по типу анаморфоза, т. е. в продолжающемся формировании новых сегментов тела.

Общий план строения выражен наиболее полно и в наиболее чистом виде у примитивных кольцецов, тогда как у многих членистоногих наложение позднее развившихся черт в известной мере маскирует его. Однако, привлекая к сравнению промежуточные формы, всегда уда-



15 Эволюция метамерии членистоногих разных групп. А — ракообразные; Б — трилобиты и хелицеровые; В — морские пауки; Г — многоножки и насекомые; числа в кружках — количество сегментов в соответствующих тагмах

ется свести даже самые извращенные формы к единому плану. В настоящее время выделяют 4 крупные группы членистоногих: Crustacea, Trilobita — Chelicerata, Pantopoda, Atelocerata. Для того чтобы представить взаимоотношения этих групп друг с другом и с примитивными кольчецами, рассмотрим основные тенденции в эволюции каждой группы (рис. 15).

Crustacea. Ракообразных выводят либо непосредственно от кольчатых червей, сравнимых с *Polychaeta Eragantia*, либо из трилобитов, либо от общего для всех членистоногих гипотетического предка. Самыми примитивными Crustacea являются листоногие раки, которые могут считаться наиболее примитивными из всех ныне живущих Arthropoda.

Обладая гомономным членистым телом, листоногие раки имеют обособленный головной отдел — протоцефалон, состоящий из слившегося с акроном первого туловищного сегмента. Каждый туловищный сегмент несет пару двуветвистых конечностей, выполняющих локомоторную и дыхательную функции. Только три первых сегмента туловища, лежащие непосредственно за протоцефалом, несут челюстные придатки: пару мандибул и две пары максилл.

Таким образом, в теле примитивного ракообразного выделяются следующие отделы (тагмы): протоцефалон, челюстной отдел (гнатоцефалон) и гомономно метамерное туловище, заканчивающееся тельсоном (рис. 15, A_1). Преобразования этого исходного состояния разворачиваются в следующих направлениях. Прото- и гнатоцефалон сливаются в единую тагму — синцефалон, а в туловищном отделе выделяются грудь и брюшко, состоящие первоначально из неопределенного количества сегментов.

Позднее происходит фиксация их числа: 8 сегментов для грудного и 6—7 сегментов для брюшного отделов (рис. 15, A_2). У высших раков грудной отдел сливается с синцефалом или гнатоцефалом в головогрудь (цефалоторакс) или челюстегрудь (гнатоторакс). В последнем случае протоцефалон остается в виде самостоятельного отдела (рис. 15, A_3). Дифференциации туловища на тагмы сопутствовала или даже предшествовала дифференциация конечностей.

Trilobita — Chelicerata. Трилобиты семейства *Olenellidae* — самые примитивные представители этой

группы. По единообразию конечностей, расположенных на всех сегментах позади рта, они не уступают примитивным кольцецам, хотя у трилобитов это действительно членистые придатки, а у кольцецов — нечленистые пароподии. Наряду с выполнением локомоторной и дыхательной функций двуветвистые конечности трилобитов, снабженные челюстными отростками, участвовали в пережевывании пищи.

У трилобитов, в отличие от кольцецов, акрон объединен с 4 прилежащими сегментами тела в четко обособленный головной отдел (рис. 15, B_1). У примитивных форм границы головных сегментов прослеживаются на всем протяжении, однако более характерно частичное или даже полное слияние этих сегментов. У специализированных трилобитов туловищный отдел разделен на грудь, состоящую из обособленных сегментов, и пигидий, сегменты которого иногда полностью слиты друг с другом (рис. 15, B_2). Строгой определенности в количестве сегментов груди и пигидия не обнаружено.

У *Chelicerata* — потомков трилобитов тело разделено на просому из 7 сегментов и 12-сегментную опистосому, которая в свою очередь разделяется на два равных отдела: мезо- и метасому (рис. 15, B_3). Конечности и сегменты метасомы у очень многих современных и ископаемых *Chelicerata* редуцируются, а конечности мезосомы преобразуются в половые и жаберные крышечки, паутинные бородавки и других органы. Конечности просомы дифференцируются на ротовые и локомоторные придатки.

Дифференциация тагм у трилобитов не сопровождалась дифференциацией конечностей и лишь у вымерших и очень похожих на трилобитов меростомоидных животных конечности первой и последней пары видоизменялись, другие же частично редуцировались. Дифференциация конечностей, сравнивая с дифференциацией конечностей у ракообразных, наблюдается уже у хелицеровых. Таким образом, *Trilobita* — *Chelicerata*, несмотря на сходство общих эволюционных тенденций, все же отличаются от *Crustacea* сегментарным составом тагм и последовательностью дифференциации сегментов и их придатков. У *Crustacea* дифференциация придатков опережает формирование тагм, а у *Trilobita* — *Chelicerata*, наоборот, формирование тагм предшествует дифференциации придатков.

Pantopoda. Морские пауки в своем строении и развитии наряду с общей примитивностью обнаруживают далеко идущую специализацию. Каких-либо вымерших или ныне живущих форм, позволяющих связать Pantopoda и Annelida, не обнаружено. Тело Pantopoda состоит из головогруды и брюшка. В головогрудном отделе насчитывается 4 послеротовых сегмента, составляющих собственно голову и 3—5 сегментов груди. Каждый сегмент несет пару членистых конечностей, в которые заходят дивертикулы кишечника. Брюшко состояло из 3—5 сегментов у вымерших представителей группы (рис. 15, B_1), у современных морских пауков — это нечленистый придаток (рис. 15, B_2).

Вопрос о происхождении Pantopoda, сохраняющих общий план строения членистоногих животных, остается спорным. Вероятным представляется мнение, что Pantopoda произошли от примитивных трилобитообразных существ, но испытали резкое укорочение тела еще до того момента, когда в нем начали выделяться отдельные тагмы.

Atelocerata. Примитивные представители этой группы — многоножки — имеют сложный и высокосвершенный головной отдел, образованный слиянием акрона с 5—6 туловищными сегментами. Конечности некоторых из них преобразованы в челюсти (мандибулы, максиллы и нижняя губа).

Голова многоножек по своему строению весьма напоминает голову некоторых высших ракообразных, и многие исследователи рассматривают ракообразных как возможных предков Atelocerata. В то же время туловищный отдел многоножки, по гомономности сегментов и их придатков, вполне сравним с туловищем трилобита или кольчеца (рис. 15, G_1). Резкое обособление головного отдела наряду с гомономностью неразделенного на тагмы туловища — состояние, характерное для низших Atelocerata. Вопрос о том, каким образом Atelocerata развивались из аннелидообразного предка, остается неясным до сих пор. Неполнота палеонтологической летописи и неполнота данных о ныне живущих формах сообщают всякому решению этого вопроса значительную гипотетичность.

Долгое время господствовало мнение о происхождении Atelocerata от первичнотрахейных, но целый ряд фактов, накопленных позднее, свидетельствует, что первичнотрахейные во многих отношениях примитивнее са-

мых примитивных кольцецов. Вероятно, что первично-трахейные — обособленная группа, возникшая от общих предков с кольцецами, далёкая от эволюционного пути *Annelida* — *Atelocerata* и приобретающая черты сходства с членистоногими независимо от них.

Выведение *Atelocerata* от примитивных трилобитов или примитивных ракообразных сталкивается с необходимостью признания вторичного упрощения исходно примитивных организмов либо требует создания дополнительных гипотез и новой трактовки известных фактов.

В последнее время большинство исследователей склоняется к мнению, что *Atelocerata* следует выводить непосредственно от кольцецов, не привлекая в качестве связующих звеньев любую из современных групп членистоногих. Открытие ископаемой многоножки (?), вероятно, ведущей исходно водный образ жизни, предполагает развитие исследований именно в этом направлении.

Выведение насекомых из многоножек не сталкивается со столь серьезными затруднениями. Укорочение тела, дифференциация грудной и брюшной тагм, состоящих в исходном случае соответственно из трех и одиннадцати сегментов, прогрессивное развитие целого ряда органов и аппаратов (крылья!) при сохранении общего плана строения привело к созданию насекомых (рис. 15, G_2 , G_3).

Рассматривая эволюционные преобразования формы тела членистоногих, нетрудно видеть наиболее общие тенденции, которые можно суммировать следующим образом.

В пределах каждой крупной группы членистоногих наблюдается: 1) уменьшение количества сегментов (олигомеризация) и стабилизация их числа; 2) развитие гетерономной метамерии, приводящее к выделению тагм (тагматизация) и 3) пополнение состава передней тагмы — головы включением в нее прилежащих туловищных сегментов (цефализация).

Таким образом, помимо единства плана строения и развития, всех членистоногих объединяет общность эволюционных преобразований. Тем не менее в каждой крупной группе конкретное осуществление той или иной тенденции своеобразно, своеобразно и исходное состоя-

ние. Именно это своеобразие позволяет заключить, что ни одна из современных крупных групп членистоногих не может служить прототипом для любой другой современной группы. Поэтому, ограничившись краткими описаниями онтогенезов членистоногих различных групп, рассмотрим более подробно онтогенез многоножек, как единственно достоверных форм, стоящих между аннелидами и насекомыми.

РАКООБРАЗНЫЕ

Развитие ракообразных изучено довольно полно и отличается необычайным разнообразием. Среди всех членистоногих именно ракообразные по многим чертам онтогенеза наиболее близки Polychaeta, на сравнении с которыми построено последующее изложение. Некоторые высшие представители Crustacea и членистоногие других групп утрачивают многие существенные черты, свойственные онтогенезу кольцецов и низших ракообразных.

В качестве исходного состояния мы рассмотрим свободное личиночное развитие, которое является привилегией низших представителей группы, хотя встречается и у высших раков, например у креветок. Далее мы перейдем к редукции свободной личинки в результате эмбрионизации и закончим очерк примерами неличиночного типа развития высших Crustacea.

Тип личиночного развития. Небольшие округлые яйца централецитарного типа по содержанию желтка близки или немного превосходят яйца Polychaeta. Ядро занимает центральное положение или несколько смещено к анимальному полюсу (рис. 16, *A — B*). Желток распределен равномерно по всему яйцу, оставляя свободным лишь околядерное пространство. Это состояние типично для ракообразных, но у Balanus и некоторых других форм ядро и большая часть желтка смещены к одной стороне билатерально-симметричного эллиптического яйца.

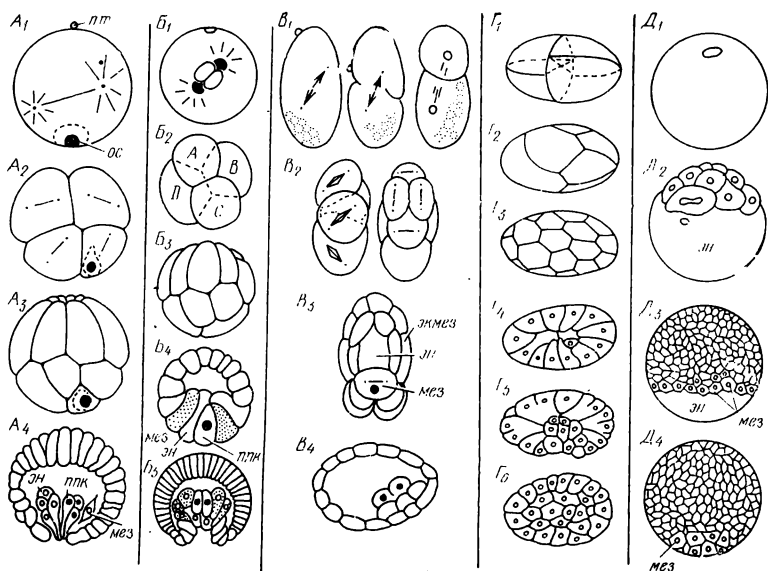
Своеобразие яйца ракообразных проявляется в относительной равномерности распределения желточных гранул, несмотря на пространственную неоднородность ооплазмы. Эта неоднородность проявляется в следующем. Например, на вегетативном полюсе яйца многих

ракообразных сосредоточены гранулы, определяющие дифференциацию половых клеток. При облучении этих гранул ультрафиолетом или прижигании заднего полюса яйца гонады личинки не развиваются. Если при центрифугировании сместить желток в вегетативную половину яйца и тем самым уподобить яйцо ракообразного *Succinea* яйцу кольцецов, то формирующаяся личинка приобретает непропорционально крупную голову. Если же сместить желток в анимальную половину, то из яйца вылупляется существо с сильно редуцированной головой. Таким образом, хотя яйцо ракообразных и обладает полярностью, но ее проявления своеобразны. В частности, полярность яйца не проявляется в распределении гранул желтка.

Своеобразие полярности яйца ракообразных обнаруживается уже в самом начале развития: ось полярности не совпадает с плоскостью первого деления (рис. 16, *A — B* и рис. 17, *A*). В связи с этим напомним, что у *Polychaeta* полярные тельца всегда располагаются на границе соприкосновения бластомеров. Однако, когда гетероквадрантность выражена особенно резко (например, у олигохеты *Tubifex* и др.), полярные тельца располагаются в стороне от границы соприкосновения бластомеров, в области *D*-квадранта. Происходит это оттого, что ось полярности яйца совпадает с его геометрической осью, а плоскость первого деления расходится с ней.

У ракообразных отмечено полное равномерное или неравномерное, иногда гетероквадрантное дробление или же полное, но позднее, переходящее в поверхностное.

При гетероквадрантном дроблении полярные тельца располагаются в стороне от формирующихся борозд, что вполне сравнимо с состоянием кольцецов. Однако и при равномерном, и при поверхностном дроблении ракообразных это состояние сохраняется; ось полярности яйца расходится с плоскостью первого деления. Можно предположить, что равномерное дробление яиц ракообразных вторично, а исходным является дробление гетероквадрантное. В таком случае гетероквадрантность сохраняется и при равномерном дроблении, но уже не в размерах бластомеров, а в изменении ориентации веретена первого деления и в соответствующем наклоне плоскости деления. Во всяком случае ясно, что, оперируя по-



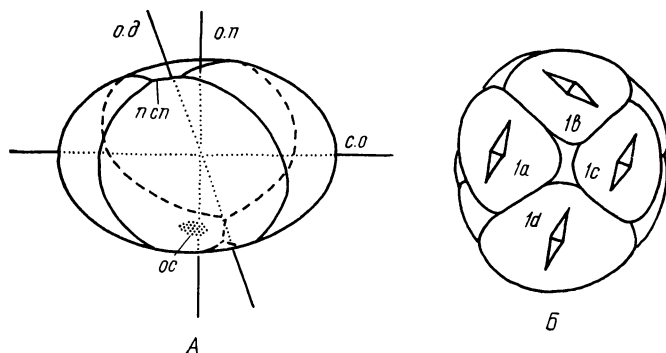
- 16** Формы дробления яиц и гастрюляция у ракообразных.
- А — Polyphetus:** A_1 — склонение митотического веретена 1-го деления в отношении исходной оси полярности, проходящей через полярные тельца и скопление гранул полового детерминанта; A_2 — 2-е деление дробления; A_3 — бластула с радиально расположенными элементами эписферы; A_4 — гастрюла.
- Б — Cyclops:** B_1 — формирование синкариона и веретено 1-го деления; B_2 — 2-е деление (вид с анимального полюса); B_3 — бластула с радиально расположенными элементами эписферы; B_4 — бластула (в разрезе); B_5 — гастрюла.
- В — Lepas:** B_1 — 2-е деление дробления, борозда которого наклонена по отношению к исходной оси полярности; B_2 — 2-е (с боку) и 3-е — (с анимального полюса) деления, при которых обнаруживается билатерально-симметричное расположение бластомеров; B_3 — обособление зародышевых листков; B_4 — гастрюляция.
- Г — Cypris:** Γ_1 — плоскости трех первых делений дробления; Γ_2 и Γ_3 — последующие стадии дробления; Γ_4 — начало гастрюляции; Γ_5 — завершение гастрюляции; Γ_6 — сформированная гастрюла.
- Д — Ascothorax:** D_1 — яйцо со смещенным к анимальному полюсу ядром; D_2 — ранние стадии дробления; D_3 — гастрюляция по типу эпиболии; D_4 — завершение гастрюляции.

п.т. — полярные тельца, ос — гранулы полового детерминанта (оосома), п.п.к — первичная половая клетка, мез — мезодерма, эн — энтодерма, экмез — эктомезодерма

нятием полярности яйца в отношении ракообразных, следует вкладывать в него несколько иное содержание и учитывать, что оно не вполне тождественно понятию полярности яйца *Polychaeta*.

У циклопа после двух меридиональных делений образующиеся blastomeres располагаются, как у кольчецов: *A* и *C* соприкасаются друг с другом на анимальном полюсе яйца, а *B* и *D* — на вегетативном. У *Lepas* и многих других форм более крупный blastomer *D* соответствует хвостовому, а blastomer *B* головному концу личинки. У *Polurphetus* более крупный blastomer соответствует головному концу тела (см. рис. 16, *A* — *B*).

Третье деление обычно экваториально и образует квартеты, в той или иной степени смещенные друг относительно друга. Иногда смещения квартетов столь незначительны, что скорее отвечают радиальному, а не спиральному типу дробления. У *Cypris* после первого меридионального деления плоскости делений в blastomeres *AB* и *CD* наклонены друг относительно друга на 30° , но они скорее экваториальны, нежели меридиональны (см. рис. 16, *A*, *B*, *Г*). В яйцах *Cyprides* при наступлении третьего деления веретена располагаются параллельно друг другу в blastomeres *1a*, *1c* и *1d*, а в blastomere *1b* — перпендикулярно к ним (рис. 17, *Б*).



17 Яйцо *Daphnia* после 2-го деления (*A*) (из Weygoldt, 1963) и яйцо *Cyprides* после 3-го деления (*Б*) (по Weygoldt, 1958): *o. d* — ось дробления, *o. n* — ось полярности, *c. o* — сагиттальная ось, *n. sp* — полярные спайки blastomeres, *oc* — оосома

После четвертого деления у ряда форм начинается дифференциация бластомеров по трем зародышевым листкам.

Выделяются первичная энтодермальная, первичная мезодермальная и, иногда, первичная половая клетка (см. рис. 16). Оставшиеся бластомеры представляют собой эктодерму, из которой иногда выделяются клетки мезенхимы. У *Polurphetus* производные *D*-квадранта поставляют эктодермальный материал и зачаток половых клеток, тогда как мезодерма образуется из других источников. У *Lepas* *D*-квадрант представляет собой вместилище желтка, но, как и у *Polychaeta*, поставляет эктодерму и мезодерму. Однако некоторая часть мезодермальных клеток формируется в других квадрантах яйца.

На стадии 16 клеток эмбрион обнаруживает билатерально-симметричное расположение бластомеров в нижнем полушарии, так как обособляющиеся в области *D*-квадранта мезодермальная и первичная половая клетки по своим размерам и форме отличаются от других бластомеров.

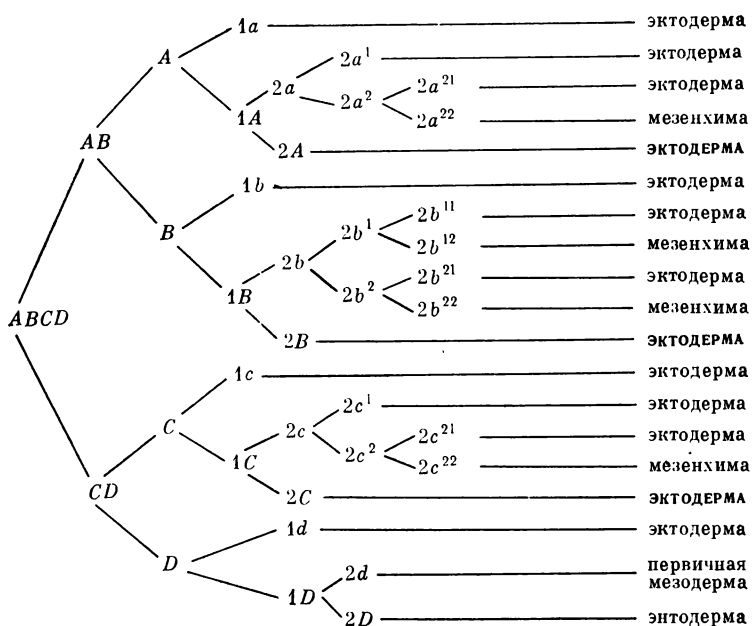
Характерно, что обогащение яиц низших ракообразных желтком может осуществляться двумя путями. Либо бластомер *D* (средоточие активной плазмы у кольцевых) становится вместилищем желтка, например у *Ascothoracida*, *Lepas* и некоторых других, либо желток распределяется равномерно между всеми бластомерами (например, у *Cypris* или *Daphnia*). В последнем случае дробление остается равномерным, но уже обнаруживает многие черты поверхностного дробления. У *Leptodora* дробление поверхностное с самого начала развития.

Таким образом, дробление яиц низших ракообразных значительно отличается от типичного спирального дробления *Polychaeta*. Исходная спиральность в расположении при полном дроблении довольно рано (на третьем или четвертом делении) сменяется билатерально-симметричным расположением. Например, у циклопа и некоторых других форм бластомеры первого и второго квартетов располагаются почти радиально, а у *Lepas* и *Balanus* — строго билатерально. Особенно отчетливо билатеральная симметрия выражена в нижнем полушарии, из которого строится большая часть тела личинки.

Дробление, как правило, синхронно до седьмого или восьмого делений, и его результатом является бластула, иногда с ясно выраженным бластоцелом. Генеалогия отдельных бластомеров у *Lepas* представлена на рис. 18.

Уместно привести мнение П. П. Иванова, что «при сопоставлении развития низших раков с развитием форм со спиральным дроблением (кольчецы, моллюски, турбеллярии и др.) бросается в глаза однообразие спирального дробления даже у форм, принадлежащих разным типам и классам, с одной стороны, и большое разнообразие в пределах только одного подкласса ракообразных — с другой» (см. рис. 16). Вероятно, разнообразие форм дробления ракообразных определяется изменением роли этого процесса в эмбриогенезе по сравнению с ролью дробления у кольцецов.

Например, экспериментальное изменение морфологии дробления ракообразных, задержка и предотвращение



отдельных делений и т. п. нарушения не проявляются в последующих процессах, не препятствуют формированию нормальной личинки. В то же время нарушение морфологии дробления у кольцецов, нарушая нормальную сегрегацию и распределение компонентов яйца, приводит к значительным нарушениям формообразования. Из этого следует, что у ракообразных дробление не участвует в сегрегации ооплазмы или его участие ограничено. Это заключение позволяет объяснить разнообразие форм дробления у ракообразных, так как любое изменение исходного типа дробления не только в эксперименте, но и в природе уже не имеет существенных морфогенетических последствий.

Многообразие способов дробления и распределения бластомеров соответствует разнообразию способов гастрюляции. Наиболее обычна для низших Crustacea инвагинация в сочетании с однополюсной иммиграцией; первичная половая клетка, мезодермальные и энтодермальные элементы уходят в полость бластоцеля, но бластопор сохраняется редко (см. рис. 16, А — Г). Это объясняется тем, что гастрюлирующие элементы скорее выклиниваются, нежели втягиваются в глубь яйца. В яйцах, обогащенных желтком, однополюсная иммиграция дополняется эпиболией и погрузившиеся клетки часто сливаются в синцитий. У *Leptodora* ядра дробления вместе с окружающей их плазмой выходят на поверхность желтка, но далеко не сразу образуют слой бластодермы; во многих местах желток остается открытым. В зимних яйцах дафний клетки, выходящие на периферию яйца, испытывают тангентальные деления и отсылают в желток своих потомков. Последние образуют скопление желточных клеток — вителлофагов. В этом случае обособление зародышевых листков происходит из оставшихся на периферии клеток; мезодерма и энтодерма выклиниваются под поверхностный эпителий и располагаются над скоплением желточных клеток.

В ходе гастрюляции у ракообразных происходят значительные смещения отдельных бластомеров и их групп, которые остаются на поверхности. В результате этих смещений образуются местные скопления клеток и пространства, где они расположены более свободно. Перемещения бластомеров особенно обширны при сильном обогащении яиц желтком и при поверхностном типе дробления.

Формирование личинки низших ракообразных — науплиуса, в некоторых случаях происходит в соответствии с осью полярности яйца, т. е. протаксонно (*Cyclops*, *Polyphemus* и др.). Гораздо чаще (*Arus*, *Daphnia*, *Cypris* и многие другие) наблюдается плагиаксония — состояние, при котором главная ось тела личинки образует перекрест под прямым углом с осью полярности яйца. Плагиаксония весьма характерна для членистоногих вообще, а протаксония отмечена только у низших ракообразных.

Преобразование гастролы в науплиуса сопровождается интенсивным размножением клеток. У *Polyphemus* на верхнем полюсе гастролы образуется парнос клеточное сгущение — теменная пластинка. Из нее впоследствии разовьются головной мозг и науплиальный глаз. Эта пластинка образуется из элементов первого и второго квартета, т. е. из того же самого источника, что и цефалические доли *Capitella* и *Platynereis*. У заднего края теменной пластинки, на вентральной стороне яйца, формируется впячивание стомодеума — зачатка передней кишки, а по бокам этого впячивания развиваются зачатки антеннул. Однако позднее антеннулы перемещаются вперед и занимают преоральное положение. Размножающиеся клетки энтодермы образуют эпителий средней кишки, в просвет которой открываются слепые концы стомодеума и зачатка задней кишки — проктодеума. Таким образом формируется непрерывный кишечный тракт.

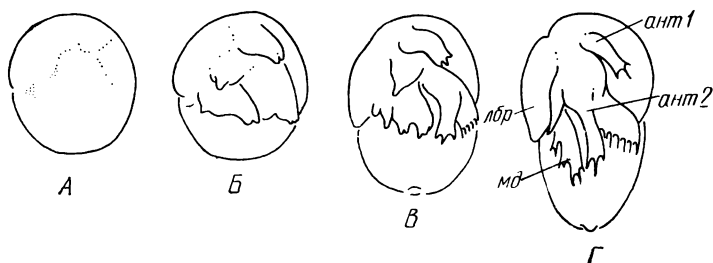
В виде двулопастных складок формируются зачатки двуветвистых конечностей: антенн и мандибул (рис. 19). Значительно разрастаясь в длину, они заполняются мезодермальными клетками, отходящими от двух мезодермальных лент, образованных телобластами. Туловищная мезодерма не разделяется на сегменты, отсутствуют сегментарные перетяжки и в эктодерме. В этом отношении науплиус напоминает метатрохофору *Polychaeta* с определенным числом ларвальных сегментов. Тело науплиуса образовано акроном, двумя ларвальными сегментами (антенн и мандибул) и хвостовой лопастью.

Как и у *Polychaeta*, преобразование науплиуса в циклопа происходит по типу анаморфоза за счет деятельности зоны нарастания, расположенной впереди хвостовой лопасти (рис. 20). Но в отличие от кольцецов выделение каждого нового сегмента у всех членистоногих сопро-

вождается линькой. Развивающийся циклоп до половой зрелости испытывает 12 линек, разделяющих постэмбриональный период на 12 возрастов. Первые шесть носят название науплиальных (ортонауплиусы и метанауплиусы), остальные — копеподитов.

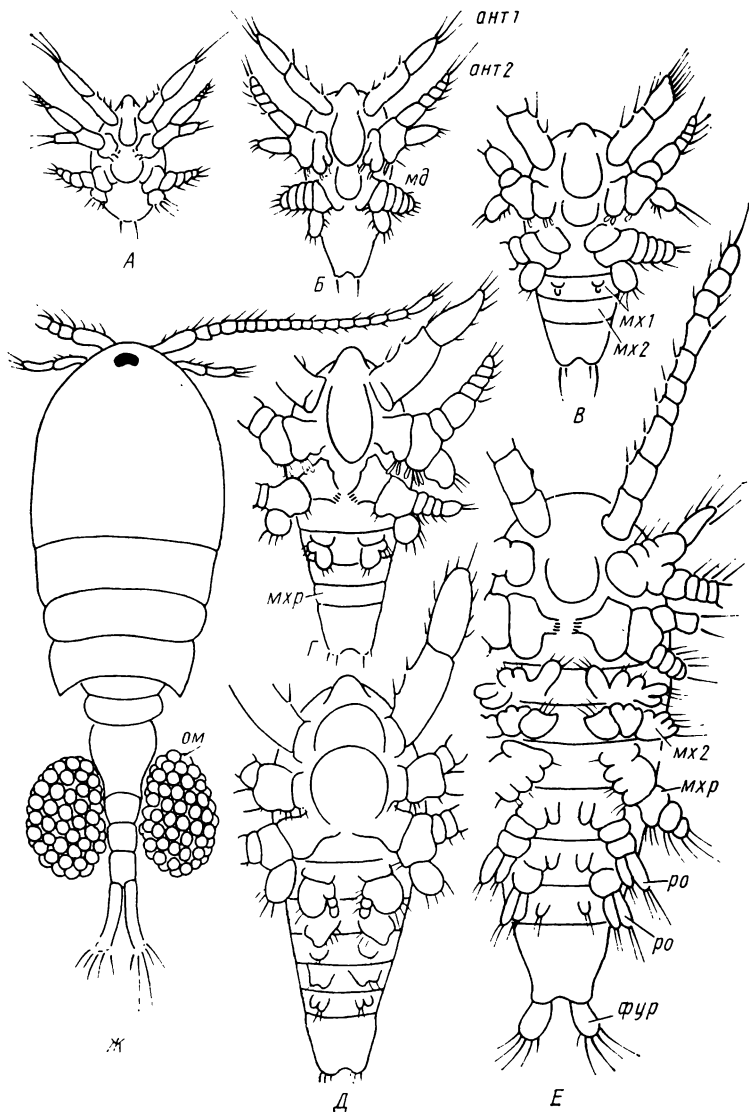
Личинка первого возраста (ортонауплиус 1) не имеет оформленных сегментов, отмеченных эктодермальными перетяжками. Переход в следующий возраст (ортонауплиус 2) не сопровождается сколько-нибудь существенными преобразованиями, но на стадии метанауплиуса I образуется два новых, постларвальных сегмента: максилл 1 и максилл 2. У метанауплиуса II появляется еще один постларвальный сегмент, сегмент максиллипед (рис. 19, А — Г). Таким образом, на этой стадии развития тело личинки состоит из двух ларвальных и трех постларвальных сегментов. В двух последующих науплиальных возрастах добавляется по одному постларвальному сегменту.

После шестой линьки и перехода личинки в седьмой возраст (копеподит 1) число постларвальных сегментов достигает семи, так как сразу же выделяется два новых сегмента. Облик личинки значительно видоизменяется: появляется хвостовая вилка, а само тело удлиняется. Последующие стадии копеподитов, помимо увеличения числа сегментов тела, характеризуются увеличением числа члеников антенн и антеннул и, наконец, после 12-й линьки копеподит 6 достигает половой зрелости (рис. 19, Е, Ж). Одновременно развивается половой диморфизм.



19 Формирование науплиуса *Artemia* (по Benesch, 1969). А, Б — ортонауплиус 1 и 2; В, Г — метанауплиус 1 и 2:

лбр — лабрум, ант 1 и ант 2 — антенны 1 и антенны 2, мд — мандибулы



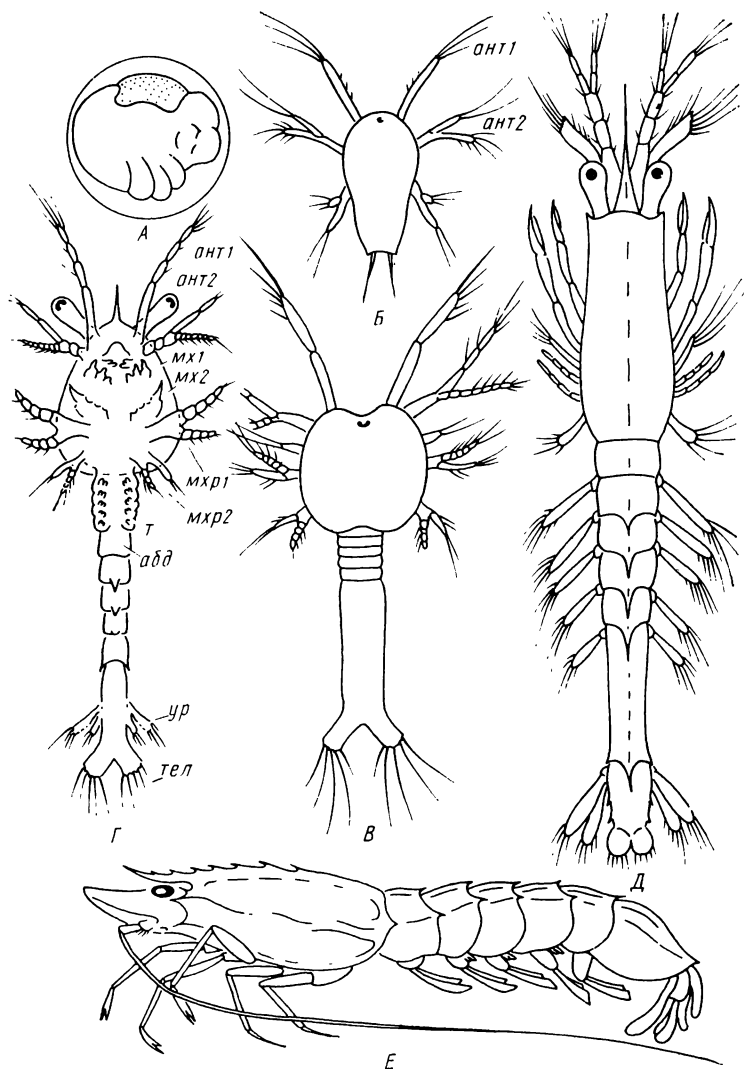
20 Постэмбриональное развитие Cyclops (по Korschelt a. Heider, 1902). *А, Б* — ортонауплиус 1 и 2; *В, Г* — метанауплиус 1 и 2; *Д* — метанауплиус 4; *Е* — копеподит 1; *Ж* — взрослая самка: *ант 1* и *ант 2* — антенны 1 и антенны 2, *мд* — мандибулы, *мх 1* и *мх 2* — максиллы 1 и максиллы 2, *мхр* — максиллипеды, *ро* — ноги, *фур* — хвостовая вилка, *ом* — яйцевые мешки

Постэмбриональное развитие циклопа свидетельствует о постепенности преобразований и длительности онтогенеза. В эмбриональный период формируется организм, сравнимый с метатрохофорой, и значительная часть тела циклопа образуется постэмбрионально.

Эмбрионизация развития. Процесс эмбрионизации и редукции науплиуса весьма распространен среди низших ракообразных. Из яиц щитня *Arus* и *Leptodora* вылупляется не науплиус, как у циклопа, а метанауплиус, в теле которого присутствует некоторое количество постларвальных сегментов. Эмбриональное развитие других форм заканчивается формированием личинки, очень похожей на копеподита циклопов. Во всех этих случаях эмбриональное развитие пополняется новыми стадиями, которые сравнимы со стадиями, ведущими свободное существование у циклопа. Иногда процесс эмбрионизации заходит настолько далеко, что из яйца вылупляется молодой рачок, который через определенное количество возрастов достигает половой зрелости. Стадия свободной личинки редуцируется и развитие становится неличиночным.

Процесс эмбрионизации развития прослеживается и у высших ракообразных, в частности у креветок. В исходном состоянии, например у креветки *Penaeus*, яйца содержат относительно немного желтка и дробятся тотально. В дроблении яиц прослеживаются некоторые черты спиральности. Эмбриогенез заканчивается формированием науплиуса (рис. 21, А, Б). Однако для креветок более характерна личинка зоэа (рис. 21, В, Г), которая в общем напоминает взрослого циклопа, но отличается от него слабым развитием придатков и некоторыми своеобразными чертами, свойственными креветкам. Можно построить очень постепенный морфологический ряд, в начале которого поставить формы с первой личиночной стадией науплиус и закончить формами, первая личинка которых — зоэа.

В то же время следует учитывать, что взрослая креветка — организм более сложный и совершенный, чем взрослый циклоп. Зоэа креветок и науплиус циклопов до половой зрелости проходят ряд возрастов, но постэмбриональные преобразования обеих форм отличаются по своему характеру. У циклопа в этот период наращиваются все постларвальные сегменты тела, зоэа — с самого начала полносегмента.



21 Постэмбриональное развитие *Penaeus* (по Korschelt a. Heider, 1902). А — науплиус в яйце; Б — науплиус; В — протозоа; Г — зоа; Д — мизис; Е — взрослая креветка:

т — грудные сегменты, абд — брюшные сегменты, тел — тельсон, ур — уropоды; прочие обозначения см. рис. 20

У некоторых крабов из яйца вылупляется личинка — мегалопа, похожая на взрослого краба и преобразующаяся в него без образования новых сегментов тела, т. е. путем эпиморфоза. В крайнем случае из яйца вылупляется маленький краб или рачок и достигает взрослого состояния в результате неравномерного роста.

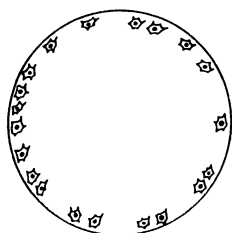
В ходе эмбрионизации развития с науплиусом ракообразных по сути дела происходит то же самое, что и с трохофорой *Polychaeta*. Так же, как и у *Polychaeta*, эмбрионизация сопровождается обогащением яиц желтком и видоизменением эмбриогенеза. Эмбрионизованная личинка теряет органы, связанные с активным образом жизни и преобразуется в два зачатка тела ракообразного: в головные лопасти и туловищную пластинку. Основной тенденцией видоизменения ранних стадий является переход от полного дробления к поверхностному. Конкретные формы этого перехода разнообразны, но наиболее обычной является постепенное расхождение ритмов деления ядер (митозов) и тела яйца (цитотомии).

Так, в яйце *Euragurus* первые два деления ядра не сопровождаются делением на бластомеры, но образовавшиеся ядра располагаются так, что при третьем делении яйцо сразу же распадается на 8 бластомеров. При пятом делении ядра с окружающей их плазмой выползают на поверхность желтка, образуя эпителий, как при типичном поверхностном дроблении, например, у *Leptodora*. Внутри яйца остается желток. Утратив первоначальное разделение на бластомеры, он сливается в единую массу, заселяемую мигрирующими с поверхности энтодермальными клетками. Это вселение клеток происходит таким образом, что на поверхности яйца образуется углубление — бластопор. Крупные клетки, лежащие у его края, также впячиваются внутрь, образуя зачаток мезодермы, а 8 таких же крупных клеток, оставшихся на поверхности вблизи бластопора, являются зачатком эктодермы метанауплиальных сегментов. Все эти процессы весьма напоминают гастрюляцию и обособление соматической пластинки эмбрионизованных *Polychaeta*, из которой образуется вся туловищная эктодерма червя. Остальные периферические клетки участвуют в образовании эктодермы науплиальных сегментов, что также напоминает состояние *Polychaeta*.

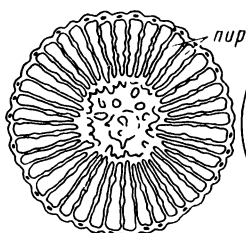
При сильной эмбрионизации развития дробление становится поверхностным с самого начала, и на периферии яйца формируется клеточный слой — бластодерма, составленный из однообразных клеток. Центральное расположенный желток сливается в единую массу, но иногда, например у речного рака *Astacus*, эта масса вторично распадается на желточные пирамиды, число которых соответствует числу клеток бластодермы (рис. 22, А, Б). Распадение желтка на пирамиды — единственное указание на утраченную тотальность дробления. Последующие деления клеток бластодермы не сопровождаются делением желточных пирамид, которые снова сливаются в синцитий.

Далее на одной из сторон яйца (вероятно, вблизи вегетативного полюса) в результате интенсивного деления клеток бластодермы и их концентрации образуется округлая и утолщенная зона. Эта зона — общий зачаток энтодермы и мезодермы. Одновременно на вентральной стороне яйца образуется две пары клеточных сгущений, значительно уступающих по размеру зачатку энто-мезодермы. Это парные зачатки головных лопастей и туловища рака (рис. 22, В). Взаимное расположение зачатков и их последующие преобразования весьма напоминают процессы обособления головного и туловищного зачатка у эмбрионизованных *Polychaeta*, например *Platynereis* и *Capitella*.

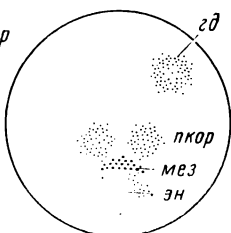
Далее происходит впячивание зачатка энто-мезодермы. В образующейся при этом складке передняя стенка составлена мезодермальными клетками, а боковые стенки — энтодермальными (рис. 22, Ж, З). Эта складка распространяется вперед, и когда она достигает парного туловищного зачатка, начинается инвагинация проктодеума (рис. 22, И). Мезодермальные элементы впячивания распределяются в виде полосок по бокам формирующегося зародыша. В конце концов экто-мезодермальная складка достигает головных лопастей и подстилает формирующуюся зародышевую полоску. Последняя образована слившимися в единое образование зачатками головных лопастей и туловища. Позади головных лопастей вворачивается будущая передняя кишка — стомодеум, а сами лопасти разрастаются назад к туловищному отделу зародышевой полоски и распадаются на процефалические доли (рис. 22, Г — Е). В этих долях формируются зачатки антеннул и двух ларвальных сегментов: антенн



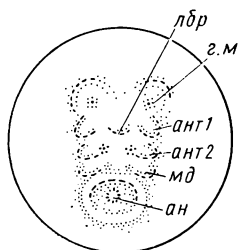
А



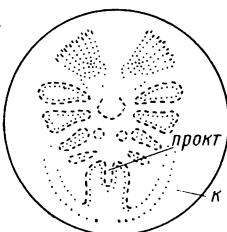
Б



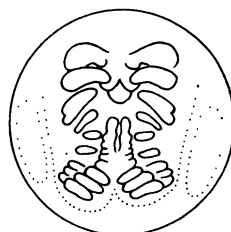
В



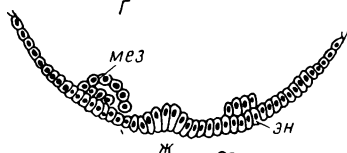
Г



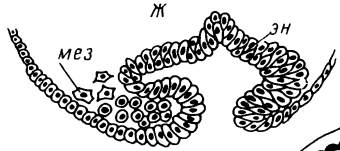
Д



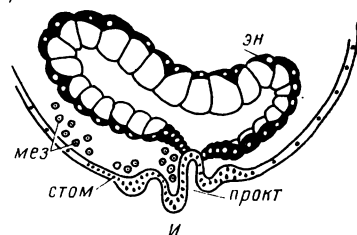
Е



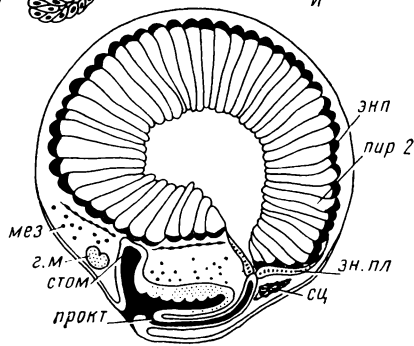
Ж



З



И



К

и мандибул. К этому времени энтомезодермальная складка представляет собой замкнутый мешок, отграниченный от периферии сомкнувшимися губами бластопора. Эта стадия развития называется науплиальной и соответствует науплиусу и метатрохофоре *Polychaeta* в том отношении, что составлена исключительно из ларвальных сегментов (рис. 22, Г).

Впоследствии начинается формирование метанауплиальных сегментов тела (рис. 22, Д, Е). Из субтерминальной зоны нарастания выделяются 8 крупных телобластов, по 4 с каждой стороны от срединной линии тела, и формируют мезодермальные ленты. В каждый образующийся постларвальный сегмент заходит группа мезодермальных клеток и оформляется в сомиты точно так же, как и при формировании постларвальных сегментов у *Annelida*. Зародыш *Astacus* формируется в виде зародышевой полоски, задний конец которой постепенно погибает на вентральную сторону и нависает над районом будущей головогруды (рис. 22, Е, К). Эта загнутая часть соответствует будущим абдоминальным сегментам, и в нее также заходят мезодермальные клетки.

Вблизи мезодермальных телобластов и впереди проктодеума дифференцируются клетки — эктотелобласты, число которых непостоянно, но у многих ракообразных достигает 12. За счет размножения этих клеток образуется эктодерма метанауплиальных сегментов. Энтодермальные клетки, лежащие вблизи слепого конца проктодеума, резорбируют желток и, размножаясь, образуют энтодермальную пластинку (рис. 22, К). Последующее развитие этой пластинки приводит к ее замыканию в энтодермальный пузырек, являющийся одним из зачатков эпителия средней кишки. Энтодермальные клетки в других районах яйца преобразуются во вторичные жел-

-
- 22** Эмбриогенез *Astacus* (по Reichenbach, 1886). А — миграция ядер дробления к периферии; Б — образование желточных пирамид; В — формирование головного и туловищного зачатков зародышевой полоски; Г — науплиальная стадия; Д, Е — развитие внешней формы зародыша; Ж — И — развитие энтодермальной складки; К — продольный срез зародыша: *пир* — желточные пирамиды, *г. д* — головные доли, *пкор* — туловищный зачаток, *эн* — энтодерма, *мез* — мезодерма, *лбр* — лабрум, *ант 1* и *ант 2* — антенны 1 и антенны 2, *мд* — мандибулы, *г. м* — головной мозг, *ан* — анальное отверстие, *к* — зачаток грудного щита, *прокт* — проктодеум, *стом* — стомодеум, *энп* — энтодерма печеночных выростов, *эн. пл* — энтодермальная пластинка, *сц* — сердце, *пир 2* — вторичные желточные пирамиды

точные пирамиды и впоследствии принимают участие в образовании печеночных выростов кишечника.

На более поздних стадиях развития речного рака, когда выделение сегментов близится к концу, эктодермальные впячивания стомодеума и проктодеума прорываются в полость энтодермального зачатка кишечника и своими элементами пополняют состав среднекишечного эпителия, у *Astacus* пищевод и желудок имеют эктодермальное происхождение, из энтодермы образуется только срединная часть средней кишки. У многих других форм энтодермальные элементы вообще не участвуют в построении кишечника, а преобразуются в эмбриональные желточные клетки, впоследствии дегенерирующие. Эти отношения весьма характерны для ракообразных и напоминают состояние эмбрионизованных *Polychaeta*, кишечник которых развивается из энтеробластов — потомков мезодермального второго соматобласта — 4d.

Формированию кишечника сопутствует дальнейшая дифференциация мезодермы. Развивающиеся в сомитах целомические полости разделяют их на внутренний висцеральный листок и наружный соматический, а боковые стенки сомитов распадаются на клетки, образующие спинной кровеносный сосуд. Дифференциация сомитов происходит особенно интенсивно в абдоминальном районе зародышевой полосы, который нависает над головным отделом.

Между появляющимися зачатками конечностей дифференцируются нейробласты. Отделяя от себя группы более мелких клеток, они формируют брюшную нервную цепочку. Формированию придатков сопутствует дифференциация зародышевой полосы на отдельные тагмы. Головные лопасти, заметно округляясь, дают начало головному мозгу и сложным глазам ракообразного.

Рассмотренная здесь общая схема органогенезов весьма характерна для ракообразных с неличиночным типом развития. Разнообразие вариантов отмечается, главным образом, на ранних стадиях эмбриогенеза, в дроблении и в процессах формирования средней кишки, что отражает их зависимость от изменения количества желтка в яйцах. Из яиц речного рака *Astacus* вылупляются молодые рачки с полным набором сегментов тела. Они достигают взрослого состояния посредством ряда линек, разделяющих последовательные возрасты, но не испытывают существенных преобразований в форме те-

ла. В сравнении с низшими ракообразными, достигающими половой зрелости при завершении анаморфоза, эпиморфное постэмбриональное развитие, не сопровождающееся новообразованием сегментов, у высших ракообразных представляет новообразование.

ТРИЛОБИТЫ И ХЕЛИЦЕРОВЫЕ

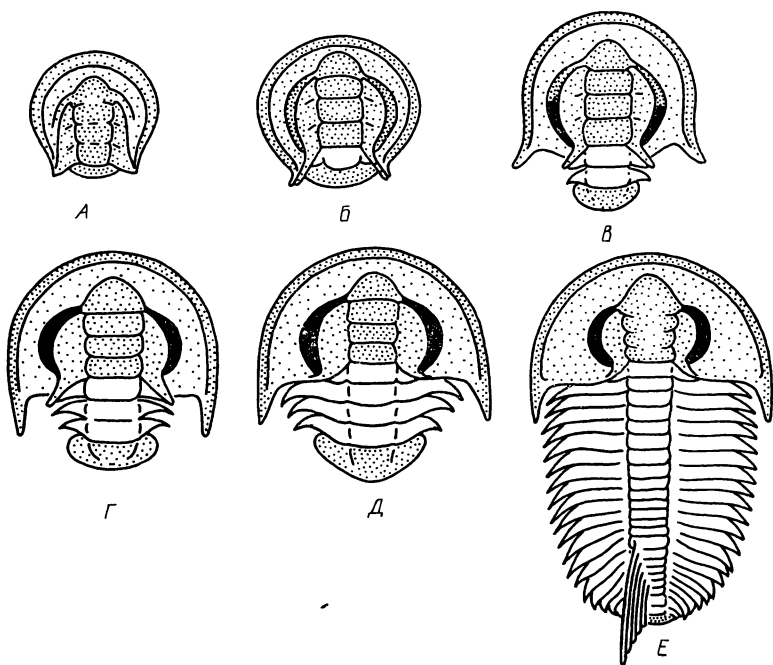
Эмбриональное развитие трилобитов не изучено, однако, судя по отпечаткам отдельных стадий развития этих вымерших организмов, можно прийти к ряду заключений.

Трилобиты были раздельнополыми и яйцекладущими формами, а их яйца, облеченные хорионом, относительно мелкие (0,6—4 мм). Вероятно, дробление яиц трилобитов было полным и, вероятно, с чертами спиральности. Известно, что из яйца вылуплялась личинка — протаспис с 4 ларвальными сегментами (рис. 23, А). В некоторых случаях из относительно мелких яиц вылуплялись личинки, еще лишенные признаков сегментации. Протаспис, вероятно, гомологичен науплиусу ракообразных. Впрочем, существует мнение, что протаспис трилобитов находился на более поздней стадии онтогенетического развития и в сравнении с науплиусом соответствовал более поздним стадиям развития современных Crustacea. Науплиус во всяком случае гораздо менее напоминает взрослого рака, чем протаспис трилобита. Для отрицания гомологии науплиуса и протасписа это мнение не представляется существенным. Вероятно, что и у трилобитов имела распространение эмбрионизация развития.

Испытывая периодические линьки, развивающийся трилобит наращивал новые постларвальные сегменты тела из зоны нарастания, которая у некоторых форм смещалась на несколько сегментов вперед, к головному концу тела. За несколькими стадиями протасписов следовало 20—30 метасписовых стадий и примерно столько же стадий голасписовых. Максимальное число сегментов, известное у трилобитов, равно 42. Поэтому наращивание новых сегментов тела, очевидно, происходило на метасписовых и ранних голасписовых стадиях. Поздние голасписовые стадии не отличались друг от друга числом сегментов, и переход от одного возраста к дру-

гому сопровождался увеличением размеров и незначительными изменениями пропорций, что характерно для постэмбрионального развития по типу эпиморфоза. Таким образом, уже у трилобитов существовало разделение постэмбрионального развития на анаморфный и эпиморфный периоды, что отличает их от низших ракообразных.

Развитие потомков трилобитов — хелицеро-вых, для понимания природы онтогенеза многоножек и насекомых не может иметь такого же значения, как развитие низших ракообразных. Эволюция *Chelicerata* так же, как и *Atelocerata*, в основном связана с сушей. Только мечехвосты сохранили первичный водный образ жизни, но и они утратили черты личиночного типа развития в результате глубокой эмбрионизации. В то время как развитие низших ракообразных позволяет воссоздать со-



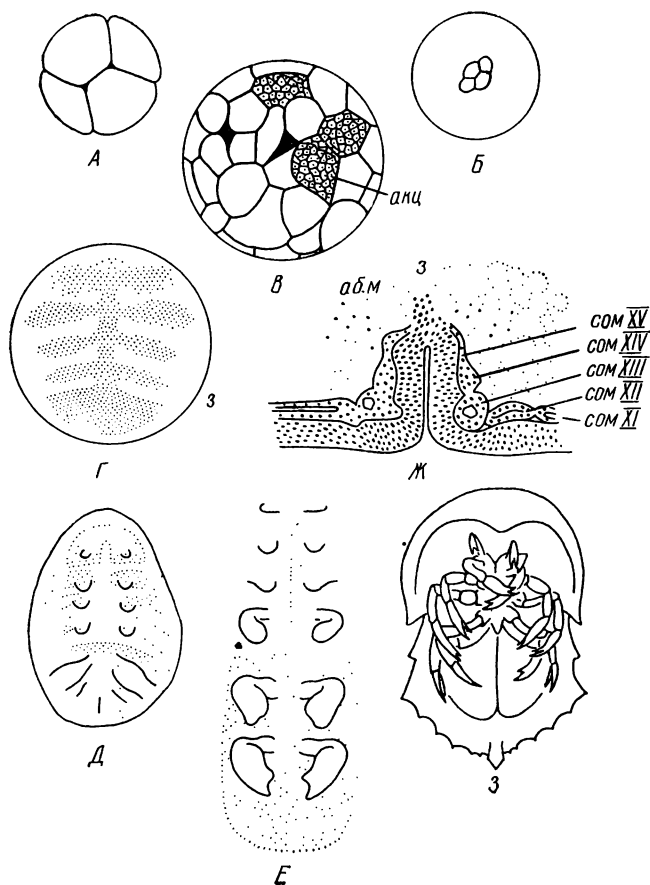
23 Онтогенез трилобита (по Walcott, 1910). А — протаспис; Б — Д — формирование постларвальных сегментов (не заштрихованы); Е — взрослый трилобит

стояние, близкое к исходному состоянию *Atelocerata*, анализ развития *Chelicerata* в лучшем случае пояснит нам общие направления эволюционных преобразований онтогенеза *Arthropoda*.

Все *Chelicerata* по преимуществу плагиаксонные животные. По относительному количеству желтка их яйца варьируют в широких пределах. Для *Chelicerata* характерно такое же широчайшее разнообразие форм дробления, как и для *Crustacea*. Однако тенденция перехода к дроблению поверхностного типа выражена резче, чем у последних, и гетерквადрантность в дроблении никогда не проявляется. Как и у ракообразных, у *Chelicerata* выделение полярных телец происходит в стороне от плоскости первого деления. Спиральный тип дробления отмечен в микролецитальных яйцах некоторых низших клещей (рис. 24, А). У скорпионов встречается даже дискоидальное дробление (рис. 24, Б). Довольно крупные (3,5 мм) и богатые желтком яйца мечехвоста испытывают полное и почти равномерное дробление. Однако после образования морулы отдельные бластомеры яйца мечехвоста начинают дробиться независимо друг от друга и с разной скоростью (рис. 24, В). В результате формируется периферический эпителий — бластодерма, окружающая центрально расположенные эктодермальные элементы. Гастрюляция и первичное обособление зародышевых листков происходит так, что клетки бластодермы, делясь тангентально, образуют два слоя, наружный и внутренний. У многих других представителей *Chelicerata* в результате дробления образуется бластула с небольшим бластоцелем, а гастрюляция проходит по типу полярного вставания.

Энтодермальные клетки мечехвоста сохраняют клеточное строение, но у многих других *Chelicerata* сливаются в желточный синцитий, и в этих случаях дробление поверхностного типа, начавшись как полное, переходит в поверхностное позднее.

На вегетативном полюсе яйца мечехвоста из клеток бластодермы дифференцируется одна крупная мезодермальная клетка. Ее потомки распределяются под сгущающимися в этом районе яйца клетками эктодермы. Таким образом, возникает зародышевая полоска, состоящая из эктодермальных и мезодермальных клеток. Она лежит на более крупных центральных клетках энтодермы. У заднего края зародышевой полоски клетки экто-



- 24** Дробление яиц Chelicerata. А — дробление яйца клеща из отряда Acariformes (по А. Б. Ланге, 1966); Б — дискоидальное дробление яйца скорпиона (по Brauer, 1895); В — морула мечехвоста *Limulus*; Г — зародышевое пятно мечехвоста на «протаспировой» стадии; Д — закладка конечностей; Е — последовательное развитие конечностей мечехвоста; Ж — пролиферация мезодермы и формирование сомитов в обоих направлениях от продольной бороздки; З — первая (трилобитоидная) личинка мечехвоста (В — З — по П. П. Иванову, 1937):

акц — интенсивно делящиеся blastomeres морулы, З — зона пролиферации, аб. м — abortивные клетки мезодермы, сом XI—XV — сомиты XI—XV — сегментов

дермы сгущаются в эктодермальную зону нарастания, а мезодерма разделяется на четыре группы, соответствующие четырем ларвальным сегментам (рис. 24, Г). Мезодерма постларвальных сегментов формируется эктодермальной зоной нарастания; при этом образуется так называемая первичная полоска, от которой отходят обр-азующиеся клетки.

В то время как мезодерма ларвальных сегментов не образует правильных целомических полостей, все сегменты, возникшие из первичной полоски, имеют хорошо развитые целомы (рис. 24, Ж). Ко времени завершения процесса сегментации задняя часть первичной полоски впячивается в желток, и размножение ее клеток постепенно затухает. В ходе этих процессов зародышевая полоска значительно удлиняется, и ее передний конец преобразуется в сравнительно небольшие цецефалические доли (рис. 24, Д). Одновременно с удлинением зародышевой полоски на сформированных сегментах развиваются придатки (рис. 24, Е).

Развитие заканчивается формированием так называемой «трилобитоидной личинки», которая напоминает трилобита лишь поверхностно (рис. 24, З).

Развитие других представителей *Chelicerata* подчас значительно отличается от развития мечехвоста, но анализ разнообразия онтогенезов уведет нас от главной темы. Отметим, что некоторые низшие клещи имеют менее эмбрионизованное развитие и наращивают некоторое количество постларвальных сегментов, ведя свободное существование. В соответствии с этим их эмбриогенезы иногда в большей степени напоминают эмбриогенезы низших *Crustacea*, чем эмбриогенез мечехвоста. Постэмбриональное развитие *Chelicerata*, как правило, эпиморфное.

МОРСКИЕ ПАЗУКИ

Среди всех современных *Arthropoda* только *Pantopoda* и ракообразные сохранили исходный личиночный тип развития, существуя в исходной для всех членистоногих водной среде. Вероятно, это и является причиной того, что *Pantopoda*, своеобразные во многих отношениях, на ранних стадиях развития обнаруживают сходство с ракообразными.

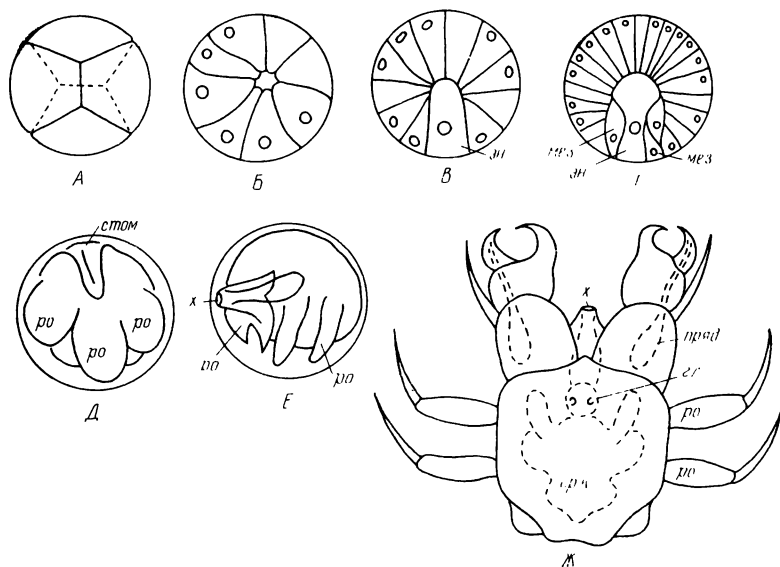
Дробление их яиц всегда полное, равномерное, реже неравномерное, со следами спиральности на ранних стадиях, которые полностью теряются в ходе развития (рис. 25, А). У некоторых форм дробление по мере последовательных делений становится все более и более неравномерным, и наряду с крупными образуются более мелкие бластомеры. Какой-либо правильности или определенности в расположении бластомеров или в самом процессе их отделения, определенности, общей всем представителям группы, отметить не удастся. В том случае, когда желтка в яйце относительно немного, дробление равномерное и заканчивается формированием бластулы с небольшим бластоцелем (рис. 25, Б). Когда желтка в яйце больше, формируется морула.

Процессы гастрюляции более однообразны: обычно полярное вращение в сочетании с эпиболой. Крупная энтодермальная клетка, на время отстранившись от делений, выклинивается внутрь, раздвигая находящиеся там клетки (рис. 25, В). Вместе с ней или самостоятельно из экваториальных областей яйца выклиниваются мезодермальные элементы (рис. 25, Г). Весьма вероятно, что у *Pantopoda*, как и у некоторых *Crustacea*, мезодермальный материал поставляется всеми квадрантами яйца. Полюс гастрюляции становится далее местом концентрации клеток эктодермы — образуется зародышевое пятно. Его сагиттальная ось перпендикулярна анимально-вегетативной оси яйца, что позволяет сделать вывод о плагиаксонном развитии *Pantopoda*. Зародышевое пятно вскоре после своего обособления распадается на три сегмента в соответствии с тремя парами формирующихся конечностей (рис. 25, Д, Е). Конечности второй и третьей пар сначала развиваются нормально, как и конечности первой пары, но затем редуцируются, после чего развиваются вновь. В их полость заходит почти весь запас мезодермы, а также выросты кишечника.

Эмбриогенез заканчивается вылуплением шестиногой личинки — протонимфона (рис. 25, Ж), которая продолжает развитие, паразитируя на гидроидных полипах. Постэмбриональное развитие носит характер анаморфоза: к телу личинки добавляется несколько новых сегментов, на которых развиваются конечности. Подробности этих процессов неизвестны, поэтому трудно сказать что-либо определенное об источнике постларвальной мезодермы.

Оценивая развитие морских пауков, можно предположить, что исходное спиральное дробление их яиц, утратив определенность форм, сохранило следы спиральности, как и у низших ракообразных. Исходная протаксония сменилась плагиаксонией, но первичный личиночный тип развития и первичный способ постэмбриональных превращений — анаморфоз, сохранились. Вероятно, что среди *Pantopoda* эмбрионизация развития не получает широкого распространения.

Бесспорно, что *Pantopoda* по своей примитивности близки к низшим ракообразным, но последние сохранили в большей мере те черты, которые сближают их с кольчещам и, вероятно, с первичными членистоногими вообще. *Pantopoda* отделились от них на очень ранних этапах эволюционного процесса, но то, что они сохранили и что сближает их развитие с развитием ракообразных, ве-



- 25** Эмбриогенез *Pantopoda* (по В. А. Догелю, 1913). А — стадия четырех бластомеров; Б — бластула; В — обособление энтодермальной клетки; Г — обособление клеток мезодермы; Д — формирование конечностей; Е — сформированный эмбрион; Ж — личинка-протонимф:

х — хобот, пряд — прядильные железы, гл — глаза, ср. к — кишечник, эн — энтодерма, мез — мезодерма, ро — конечности

роятно, было свойственно всем первичным членистоногим вообще.

Прежде чем перейти к описанию онтогенеза низших *Atelocerata* — многоножек, уместно подытожить рассмотренный материал.

Членистоногие разных групп близки кольчецам, что проявляется в единстве плана строения, развития и общности эволюционных преобразований. Примитивные представители каждой группы имеют много общих черт в строении и развитии, но все же сходство их друг с другом не большее, чем сходство с общим прототипом. Из этого следует, что, вероятно, ни одна из современных групп членистоногих не может быть выведена из другой иначе, чем от общего предка.

Низших ракообразных сближает с кольчецами исходная протаксонность развития; спиральное, иногда гетероквадрантное, дробление яиц; личиночный тип развития; сходство личинки — науплиуса с метатрохофорой; формирование всего набора постларвальных сегментов в постэмбриональный период (полный анаморфоз); формирование ларвальной и постларвальной мезодермы из двух источников в *D*-квадранте яйца; формирование постларвальной мезодермы из эктодермальной зоны нарастания. При эмбрионизации развития и обогащении яиц желтком энтодерма теряет способность к образованию эпителия средней кишки, и науплиус ракообразных, как и трохофора *Polychaeta*, преобразуется в два разобщенных зачатка: образованные первым и вторым квартетами микромеров головные лопасти и туловищную пластинку, образованную производными *D*-квадранта яйца. Эти безусловно примитивные черты, возможно, были свойственны каждой группе членистоногих в исходном состоянии. Полный анаморфоз и личиночный тип развития, помимо *Crustacea*, характерен для трилобитов и *Pantopoda*. Черты спирального дробления, частично эмбрионизованный анаморфоз, своеобразные преобразования эмбрионизованной личинки свойственны примитивным представителям всех групп членистоногих. Лишь протаксонность, гетероквадрантность дробления, особенности формирования мезодермы, сближающие ракообразных с *Annelida*, другими группами членистоногих, вероятно, утрачены.

Теперь выделим черты, которые отличают членистоногих от *Annelida*, но сближают их между собой. Из этих черт наиболее существенны: центролецитальность яиц;

вторичная равномерность дробления, предполагающая сохранение гетероквадрантности в наклоне плоскости первого деления; широчайшее распространение плагиаксоии; нарушение связи между дроблением и сегрегацией ооплазмы и разнообразие форм дробления; резкое проявление билатеральной симметрии в расположении бластомеров нижнего полушария бластулы; единообразие эктодермальных бластомеров, не группирующихся в «розетку», «крест», «трохобласты» и другие зачатки, свойственные кольцецам.

Не менее характерны для членистоногих эмбрионизация части анаморфного периода развития; линьки, сопровождающие появление каждого нового сегмента в постэмбриогенезе; формирование поверхностного дробления в ответ на обогащение яиц желтком и замена энтодермального зачатка средней кишки на эктодермальный, но не энтомезодермальный, как у *Polychaeta*. Перечисление этих черт можно было бы продолжить, но ограничимся наиболее существенными для последующего изложения.

Следует подчеркнуть еще два положения. При неличиночном типе развития постэмбриональные преобразования носят характер эпиморфоза, тогда как анаморфоз становится достоянием эмбриогенеза. Учитывая, что неличиночный тип развития выводится из личиночного типа и то, что периодичность линек, связанная в своем происхождении с анаморфозом, сохраняется и при эпиморфозе, можно заключить следующее: эпиморфоз является приобретением членистоногих и развивается независимо в разных группах.

Наконец, анализируя эволюционные преобразования спирального дробления, вырождающегося у членистоногих в связи с утратой функции сегрегации ооплазмы, можно прийти к следующему выводу. Сегрегация ооплазмы в яйцах многих членистоногих, особенно высших представителей рассмотренных групп, осуществляется до дробления, в ходе оогенеза, и, таким образом, участие материнского организма в формообразовании потомка становится более значительным. Дробление, утратив функцию сегрегации, становится разнообразным и, наконец, вырождается в поверхностное дробление. Этот процесс осуществляется в разных группах членистоногих независимо, в том числе и у *Atelocerata*, рассмотрению которых посвящена следующая глава.

ОНТОГЕНЕЗ НИЗШИХ ATELOCERATA

Низшие *Atelocerata*, известные под общим названием многоножек, на самом деле представляют собой 4 независимых друг от друга и однородных внутри себя класса: *Chilopoda*, *Diplopoda*, *Paucipoda* и *Symphyla*. Традиционное объединение их в единый класс *Myriapoda* в настоящее время не может быть принято, хотя и сохраняется по формальным соображениям в руководствах и учебниках.

Всем низшим *Atelocerata* свойственно определенное сходство — высоко совершенный головной отдел, образованный из одинакового количества гомологичных сегментов, и длинное, более или менее гомономно-метамерное туловище. В некоторых отношениях многоножки не менее близки аннелидному прототипу, чем листоногие раки или трилобиты, и, бесспорно, среди всех наземных *Arthropoda* обнаруживают наибольшее сходство с кольчецами. Сохранив существенные черты исходного состояния, многоножки достигли высокого совершенства и послужили основой для формирования насекомых. Среди всех *Arthropoda*, впервые осваивавших сушу, именно многоножки приобрели наиболее совершенные приспособления для наземного обитания и передали их насекомым. Существеннейшее значение в биологическом прогрессе многоножек принадлежит эмбрионизации развития и эволюции онтогенеза в целом.

При сравнении с кольчецами наибольшее сходство обнаруживают представители группы *Chilopoda*. Сохранив исходную гомономность туловищной метамерии, брюшной

кровеносный сосуд, соединенный со спинным сосудом дугами аорты, и многие аннелидные черты в отдельных органогенезах, губоногие многоножки испытали глубокую эмбрионизацию развития и в настоящее время являются наиболее совершенной группой среди низших *Atelocerata*. Вероятно, что *Chilopoda* отделились от других групп многоножек на очень ранних этапах эволюции *Atelocerata* и приобрели значительное совершенство.

По традиционной классификации *Atelocerata* разделяются на две группы: *Progoneata* и *Opisthgoneata*. Первая группа, включающая *Symphyla*, *Diplopoda* и *Paupoda*, характеризуется положением полового отверстия в передней половине тела, на третьем туловищном сегменте. Вторая группа, объединяющая *Chilopoda* и *Insecta*, отличается положением полового отверстия на конце тела.

Но такое подразделение искусственно и не отражает реальных филогенетических отношений. Различию в положении полового отверстия не следует приписывать существенного таксономического значения. Гораздо большего внимания заслуживает не столько сходство губоногих и насекомых и отличие их от других многоножек по этому признаку, сколько точное совпадение в положении полового отверстия у *Symphyla*, *Diplopoda* и *Paupoda*.

Половое отверстие и протоки *Chilopoda* образуются, как и у кольцецов, в связи с целомодуктами, тогда как у насекомых и всех *Progoneata* — за счет впячивания эктодермального эпителия. Сходство *Chilopoda* с *Insecta* по концевому положению полового отверстия следует признать конвергентным, развившимся в обеих группах на разной основе. Вероятно, такой же оценки заслуживают и другие, менее существенные для систематиков признаки сходства губоногих и насекомых. Эти сходства свидетельствуют об общности эволюционных преобразований, объектом которых явились, с одной стороны, исходная и во многих отношениях подобная кольцецам многоножка, а с другой — первичное насекомое, в туловище которого намечалась дифференциация на грудной и брюшной отделы.

В морфологическом ряду от кольцецов к насекомым после *Chilopoda* вероятнее всего должны стоять *Symphyla*. Стабилизация числа туловищных сегментов (14) у *Symphyla* и насекомых, быть может, произошла самостоятельно, и насекомые развились от симфилоподобных мно-

гоножек с большим количеством сегментов тела, чем у современных Symphyla. Наличие 15 сегментов в туловище низших насекомых отряда Protura свидетельствует в пользу этого допущения. По совокупности морфологических и онтогенетических признаков Symphyla гораздо ближе к насекомым, чем многоножки других классов, например Diplopoda или Paupoda. В то же время Symphyla обнаруживают сходство и с Chilopoda, и, таким образом, наш морфологический ряд принимает вид: Annelida — ... — Chilopoda — ... — Symphyla — ... — Insecta.

В этом ряду форм наблюдаются отдельные состояния последовательного совершенствования организации посредством цефализации (достигнутой уже Chilopoda), олигомеризации (достигнутой Symphyla) и тагматизации (свойственной только насекомым). В этом ряду прослеживается редукция замкнутой кровеносной системы Annelida сначала до спинного и брюшного сосудов, соединенных друг с другом дугами аорты (Chilopoda). Далее редуцируется брюшной сосуд, но сохраняются отходящие от спинного сосуда поперечные и очень короткие выросты (Symphyla). У насекомых редуцируются и эти боковые отростки, и сердце принимает вид полой трубки с поsegmentно расположенными остиями и клапанами. Редукция замкнутой кровеносной системы до состояния спинного сосуда оказалась возможной лишь при сильном развитии трахейной системы, взявшей на себя роль обеспечения тканей и отдельных клеток кислородом воздуха. В свою очередь эти процессы — редукция кровеносной и, в меньшей мере, становление трахейной системы, связаны с редукцией целома и формированием миксоцеля, что существенным образом изменило характер органогенезов.

Представители классов Diplopoda и Paupoda, вероятно, далеки от предполагаемых предков насекомых. Черты специализации и регресса, малая активность в сочетании с развитием средств пассивной защиты весьма характерны для этих организмов. Если принять, что все Atelocerata развились из общего предка, то Diplopoda и Paupoda разошлись с предполагаемыми предками насекомых гораздо позже, чем Chilopoda, но раньше, чем Symphyla. Вероятно, что многоножки произошли от первичноводных форм, сохранивших личиночный тип развития.

В том случае, если подтвердится мнение, что ископаемые остатки Arthropleura являются остатками первично-

водной многоножки группы Diplopoda, то надо принять, что разделение современных классов произошло еще в водной среде, до освоения суши. Совокупность сравнительно-морфологических данных и данных сравнительной эмбриологии не противоречит этой возможности. Столь же вероятно, что потомки их — насекомые, сформировались как наземные существа, первоначально связанные в своем развитии и по образу жизни с почвой.

Вопрос о происхождении и таксономических отношениях многоножек и насекомых будет рассмотрен в последующих главах. Теперь же приступим к рассмотрению онтогенезов многоножек разных классов и попытаемся наметить основные тенденции процесса, приведшего к становлению насекомых и их индивидуального развития.

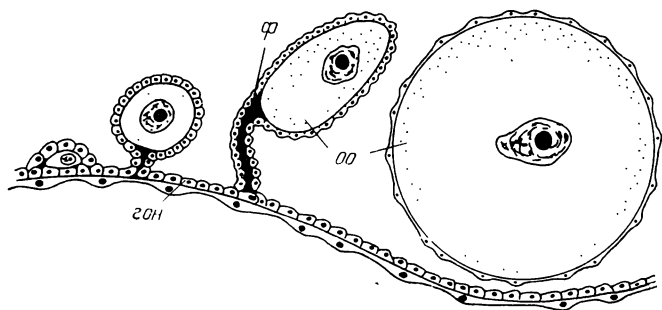
ОНТОГЕНЕЗ CHILOPODA

Губоногие многоножки — раздельнополые животные. В пределах класса наряду с копуляцией встречается наружно-внутреннее осеменение, при котором самец формирует сперматофор, а самка переносит его содержимое к себе в семяприемник. Сперматофоры весьма характерны для наземных членистоногих, и наружно-внутреннее осеменение является для них таким же первичным, как наружное осеменение у водных форм. Партеногенез здесь не характерен и встречается лишь у нескольких видов (например, *Scolopendra cingulata*).

Яичник Chilopoda всегда имеет вид непарного продолговатого мешка, лежащего над кишечником. По своему происхождению он является парным, но сливается в единый орган задолго до наступления половой зрелости. Яйцевод также непарный, но сохраняет парное строение, обходя двумя ветвями кишечник с обеих сторон и сливаясь снова непосредственно под ним. Придаточные железы, как правило, хорошо развиты: одни из них вырабатывают секрет для поддержания жизнедеятельности спермиев в семяприемнике; другие вырабатывают вещество, покрывающее поверхность яиц, предохраняя их от высыхания. Сильное развитие придаточных желез является приспособлением к наземному обитанию, как трахеи, мальпигиевы сосуды и наружно-внутренний способ осеменения.

Яичник молодых форм заполнен недифференцированными клеточными элементами, частично слившимися в синцитий. Впоследствии клеточное строение восстанавливается полностью, и яичник приобретает просвет. В его эпителии у половозрелой самки среди прочих клеточных элементов выделяются своими размерами будущие (рис. 26) ооциты. Продолжая рост, они окружаются эпителиальными клетками, которые становятся фолликулярными и поставляют ооциту необходимые для синтеза желтка компоненты. Желток синтезируется вблизи ядра ооцита и постепенно распространяется к периферии. Сначала фолликулы с находящимися в них ооцитами сохраняют связь со стенкой яичника посредством тонкой ножки, но вскоре она редуцируется, и сформированное яйцо, еще окруженное фолликулярными клетками, выходит в просвет яичника. Фолликулярные клетки выделяют хорион и дегенерируют, а некоторые из них поглощаются яйцом.

Самки *Chilopoda Anamorpha* некоторое время носят яйца с собой, зажав их видоизмененными задними ногами, а затем откладывают поодиночке. У *Chilopoda Erimorpha* яйца откладываются целыми группами в специальные гнезда или же в землю, на глубину в несколько сантиметров. Самка сколопендры свертывается вокруг кучки яиц и принимает позу угрозы перед каждым тревожащим ее объектом. Названия *Anamorpha* и *Erimorpha* предложены для деления *Chilopoda* на две группы, отличающиеся характером постэмбриональных превра-



26 Формирование ооцита *Geophilus* (по Н. Ю. Зорграфу, 1883)

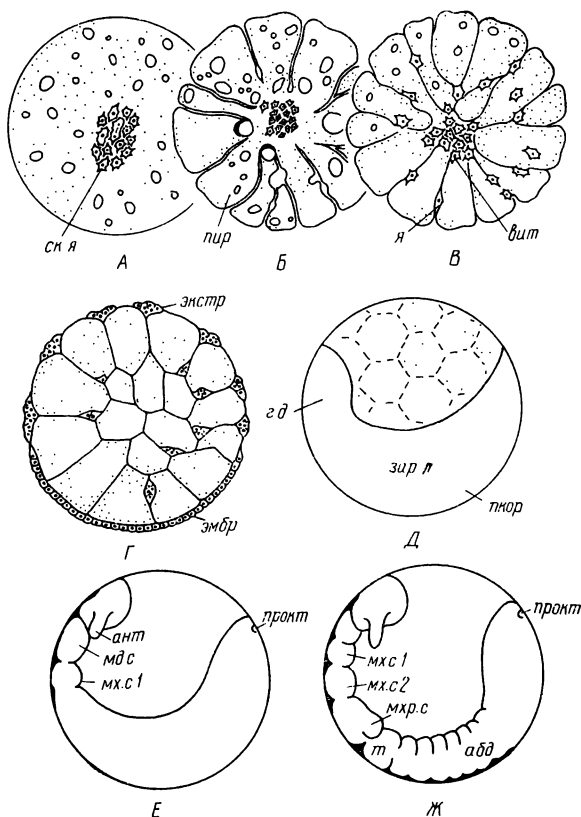
гон — стенка гонады, ϕ — фолликулярный эпителий, oo — ооциты

щений. Chilopoda Anamorphia сохранили анаморфоз, а более эмбрионизованные Chilopoda Epimorpha вылупляются из яйца полносегментными.

Яйца Chilopoda округлые, реже эллиптические, с прозрачным хорионом и сравнительно богаты желтком. По размерам и по количеству желтка яйца Chilopoda Epimorpha сравнимы с яйцами сильно эмбрионизованных и крупных членистоногих (например, у Scolopendra они достигают в диаметре 3—4 мм), у Chilopoda Anamorphia яйца мельче и беднее желтком. Ядро яйца располагается в центральном плазматическом скоплении, от которого во все стороны отходят узкие тяжи, частью теряющиеся среди гранул желтка, частью достигающие периферии. Анимально-вегетативная полярность яйца выражена слабо. Она проявляется в ходе оогенеза в асимметричном положении некоторых структур (например, «желточного ядра», или тела Бальбиани) и по мере накопления желтка становится еще менее очевидной. В том случае, если сформированное яйцо имеет эллиптическую форму, его длинный диаметр соответствует сагиттальной оси тела зародыша, а короткий — исходной оси полярности. Chilopoda, как и все прочие многоножки и подавляющее большинство Arthropoda, вероятно, являются плагиаксонными животными.

При созревании ядро яйца подходит к периферии, выделяет полярные тельца, сливается с мужским пронуклеусом и, возвратившись в исходное положение, испытывает ряд последовательных делений (рис. 27, А). В результате образуется большое количество ядер дробления, которые с окружающими их участками плазмы остаются в центре яйца. Разделения на бластомеры не происходит до шестого или седьмого деления. После седьмого деления вся масса желтка распадается на большое количество желточных пирамид (рис. 27, Б, В). У представителей рода Geophilus 120 ядрам дробления соответствуют 60 желточных пирамид, обращенных своими вершинами внутрь яйца. Далее некоторая часть ядер переходит в желточные пирамиды и остается вблизи их вершин, что позволяет считать их желточными бластомерами, другая же часть, проходя между ними, выползает на поверхность яйца.

Таким образом, дробление яиц Chilopoda представляет собой своеобразное сочетание полного и поверхностного типов. Напоминая дробление яиц речного рака, оно



27 Дробление яйца и формирование зародышевой полоски у *Geophilus* (по Н. Ю. Зографу, 1883), А — образование внутрижелточного скопления ядер; Б — разделение яйца на желточные пирамиды; В — миграция ядер дробления к периферии и выделение ядер желточных клеток; Г — выход ядер на периферию желтка и образование бластодермы; Д — оформление зародышевой полоски; Е — Ж — сегментация зародышевой полоски:

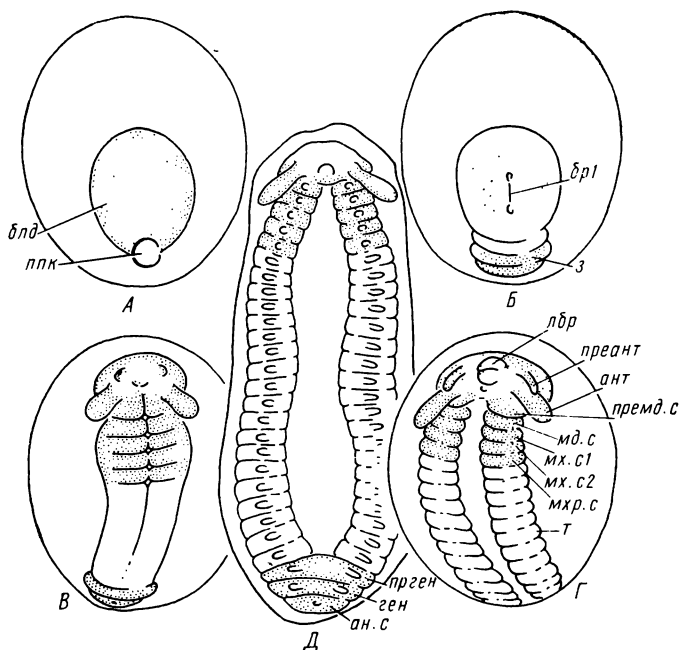
экстр — экстраэмбриональные клетки, эмбр — эмбриональная бластодерма, желт — желточные клетки, г. д — головные доли, пкор — протокорм, зар. п — зародышевая полоска, ант — антенны, мд. с — сегмент мандибул, мх. с 1, мх. с 2, мхр. с, т, абд — сегменты первых и вторых максилл, ногочелюстей, грудного и брюшного отдела, прокт — проктодеум, я — ядра, ск. я — скопления ядер, пир — желточные пирамиды

отличается тем, что желточные пирамиды образуются до выхода ядер дробления на периферию. Если сравнивать обе формы по степени редукции тотальности дробления или по степени проявления черт дробления поверхностного типа, то, очевидно, у *Astacus* этот процесс зашел дальше, чем у *Geophilus*. Распадение яиц многоножки на желточные пирамиды есть не что иное, как запоздавший цитокинез шестого деления дробления. Формирование желточных пирамид у речного рака не является запоздавшим процессом дробления яйца и сравнимо со вторичным дроблением желтка у форм с типичным поверхностным дроблением.

Ядра дробления, выходящие на периферию яйца, продолжают делиться и образуют скопления в местах выхода, на границах желточных пирамид (рис. 27, Г). Эти скопления особенно велики на вегетативной половине яйца и вскоре образуют здесь непрерывный слой бластодермы. Анимальная половина яйца покрывается клетками более медленно, и сами клетки располагаются более редко. У представителей рода *Geophilus* бластодерма вегетативной половины яйца представляет собой зачаток будущей зародышевой полости (рис. 27, Д).

У *Scolopendra* и *Rhysida* зачаток зародыша формируется иначе. Посредством более интенсивного выхода и более интенсивного деления клеток на вегетативном полюсе яйца формируется маленькое зародышевое пятно (рис. 28, А), клетки которого расположены более густо, чем клетки в других районах яйца. У *Scolopendra dalmatica* зачаток зародыша образуется даже раньше, чем мигрирующие ядра дробления достигнут периферии и сформируют бластодерму на остальной поверхности яйца. Таким образом, у *Chilopoda* отмечено два способа образования зачатка зародыша и соответственно — два типа самих зачатков. У *Geophilus* это действительно зародышевая полоска с намечающимися головными долями и слабо ограниченным от остальной бластодермы зачатком туловища — протокормом (рис. 27, Д). Зародышевая полоска *Geophilus* охватывает в момент своего обособления значительную часть периферии яйца. У *Scolopendra* и *Rhysida* зародышевая бластодерма представляет собой небольшое и недифференцированное зародышевое пятно, или бластодиск, четко ограниченный от остальной или экстраэмбриональной (внезародышевой) бластодермы (рис. 28, А).

Различия между этими типами зародышевых образований оказываются более глубокими, чем это может показаться с первого взгляда, и определяют своеобразие последующих процессов развития, в частности, процессов сегментации. У *Geophilus* выделение сегментов не сопровождается сколько-нибудь значительным удлинением зародышевой полоски. Сегменты дифференцируются внутри ее, по мере распространения волны сегментации (см. рис. 27, Е, Ж). У сколопендры появление каждого нового



- 28 Развитие сколопендры *Rhysida* (по П. П. Иванову, 1937). А — формирование зародышевого пятна — бластодиска и обособление полового зачатка; Б — формирование первичной бороздки, оформление зоны нарастания и выделение первого постларвального (не заштрихован) сегмента, В — Г — развитие процесса сегментации и расщепление (Д) зародышевой полоски на две половины:

лбр — лабрум, преант — преантенны, ант — антенны, премд. с, мд. с, мх. с. 1, мх. с. 2, мхр. с, т — премандибулярный, мандибулярный, максиллярные, ногочелюстной и туловищные сегменты, прген, ген, ан. с — предгенитальный, генитальный и анальный сегменты, з — зона нарастания, блд — бластодиск, плк — половой зачаток, бр I — первичная бороздка

сегмента сопровождается соответствующим удлинением зародышевой полоски на расстояние одного сегмента (рис. 28, Б—Г).

Если в первом случае сегменты появляются в переднем районе недифференцированного протококорма, то во втором их образование происходит вблизи заднего края все время удлиняющейся зародышевой полоски. Различию способов сегментации соответствует анаморфный или эпиморфный характер постэмбриональных превращений и, таким образом, видоизменение способа формирования зародыша и его обособления от экстраэмбриональной бластодермы связывается с видоизменением последующих процессов. Вероятно, что микролецитальное состояние является исходным для Chilopoda. Способ образования зародышевого пятна у сколопендр посредством интенсификации выхода и деления ядер в одном определенном районе яйца производит впечатление специализации и не характерен для многоножек других групп. Этот способ обособления зародышевого образования сочетается со значительно большей меробластичностью развития, чем у *Geophilus*, и с более резким проявлением черт поверхностного типа дробления.

У *Geophilus* продолжающаяся концентрация клеточных элементов приводит к оформлению головных долей, постепенно переходящих в массивный и менее концентрированный протококорм. Сначала появляется перетяжка, отделяющая головные доли от протококорма. Она соответствует передней границе будущего мандибулярного сегмента. Далес от передней части протококорма отделяется сам мандибулярный сегмент, а на головных долях появляется парный зачаток антенн (см. рис. 27, Е). На заднем конце зародышевой полоски тем временем начинает формироваться углубление, соответствующее зачатку задней кишки — проктодеуму. От этого углубления по направлению вперед распространяется продольная бороздка, разделяющая зародышевую полоску на две симметричные половины вплоть до головных долей, где она заканчивается небольшим углублением стомодеума. После выделения сегмента мандибул выделяется максиллярный сегмент, и волна сегментации распространяется назад (см. рис. 27, Ж).

Выделению каждого нового сегмента от нерасчлененной части протококорма сопутствует заметное сужение сегментирующегося участка. У зародыша с пятью сформиро-

ванными сегментами появляются зачатки челюстей, пого-
челюстей и первой пары ног.

Появлению отдельных сегментов *Geophilus* предшествует перемещение оставшихся внутри яйца клеток по направлению к зародышевой полоске. Эти клетки, продолжая делиться, образуют две мезодермальные ленты, подстилающие эктодермальную зародышевую полоску и распадающиеся на сегменты в соответствии с их видимым обособлением. Желточные бластомеры (желточные пирамиды) тем временем распадаются на большое количество более мелких желточных клеток, которые, вероятно, участвуют в создании среднекишечного эпителия у *Geophilus*.

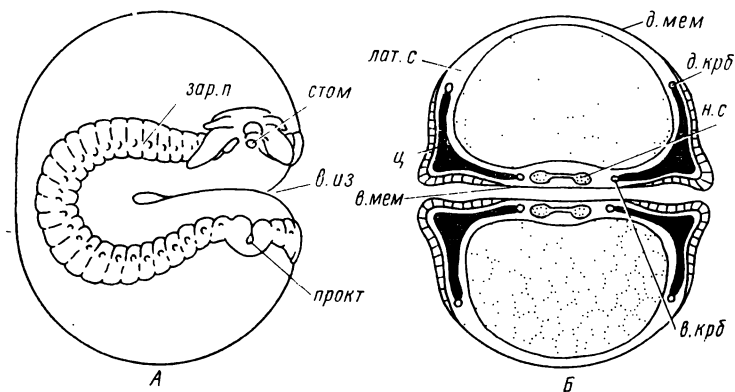
Постепенному распространению волны сегментации назад соответствует уменьшение перасчлененной части протокорма, появление и развитие придатков на сформированных сегментах и последующая дифференциация мезодермальных сомитов. Особенно сильного развития достигают зачатки антенн, перемещающиеся из первоначального преорального положения в положение позади углубляющегося стомодеума. Сегментированная зародышевая полоска охватывает яйцо полукольцом, оставляя свободными его бока и анимальный полюс.

При завершении сегментации приблизительно посередине зародышевой полоски появляется глубокая поперечная борозда, которая, углубляясь еще более, как бы втягивает зародышевую полоску внутрь яйца (рис. 29, А). В результате этого процесса обе половины зародышевой полоски оказываются обращенными друг к другу, и хвостовой отдел располагается вблизи и напротив головных лопастей. Первоначальная изогнутость зародыша по периферии яйца сменяется состоянием, когда он сгибается на вентральную сторону и погружается в его глубину. Желток распадается на две массы, а постепенное разрастание латеральных краев зародышевой полоски приводит к погружению желтка внутрь формирующегося тела. Наиболее долго желток остается свободным на дорзальной стороне, но впоследствии скрывается полностью под формирующимися тергитами.

Несколько иначе, но во многом и сходно, происходит развитие зародыша сколопендры. Округлое зародышевое пятно *Rhysida* начинает постепенно удлиняться, и на его заднем крае появляется группа клеток полового зачатка. По отношению к осям продолговатого яйца сагиттальная ось зародышевого диска, проведенная через его центр

и половой зачаток, не занимает фиксированного положения; но удлинение пятна всегда происходит в соответствии с сагиттальной осью. Удлиняясь, зародышевое пятно *Scolopendra* образует на переднем конце расширение, соответствующее головным долям, а его узкая часть соответствует протокорму (см. рис. 28, Б). Сначала полоска растет благодаря размножению всех составляющих ее клеток, а позднее рост происходит только на ее заднем конце.

У *Rhysida* посередине зародышевого пятна образуется клеточное утолщение, а через некоторое время — небольшая выемка. Эта выемка становится продолговатой, и с ее дна выселяются клетки, имеющие двоякую судьбу: одни распределяются по сторонам в виде мезодермальных лент, а другие уходят в желток, сливающийся в единую массу. По мере удлинения зародышевого пятна этот очаг пролиферации принимает вид борозды (см. рис. 28, Б). Передний его отдел продолжает выделять клетки, оформляющиеся в мезодермальные ленты, средний и задний — пополняют набор желточных клеток и образуют диффузное скопление мезодермы. Продолжая удлиняться, зародышевое пятно принимает облик зароды-



- 29** Вентральное изгибание зародышевой полоски *Scolopendra* (по Неймонс, 1901). А — общий вид; Б — фронтальный срез: стом — стомодеум, прокт — проктодеум, в.из — борозда вентрального изгиба, зар.п — одна из половин зародышевой полоски, д.мем и в.мем — дорзальная и вентральная мембраны, ц — целом, д.крб и в.крб — дорзальные и вентральные кардиобласты, н.с — нервная цепочка, лат.с — латеральный синус — зачаток схизоцеля

шевой полоски с дифференцированными головными долями и продолговатым протоком. Она значительно меньше зародышевой полоски *Geophilus* и, располагаясь на вегетативном полюсе, не достигает экватора своими концами.

При наступлении сегментации пролиферирующая бороздка исчезает, а передняя половина зародышевой полоски распадается на крупные отделы — макросомиты, не соответствующие дефинитивным сегментам. Головные лопасти преобразуются в процефалические доли, отделяя от себя макросомит, составленный у *Scolopendra* из материала двух будущих сегментов — сегмента мандибул и сегмента максилл. У *Rhysida* макросомит, следующий за процефалическими долями, составлен интеркалярным и мандибулярным сегментами. Появление дефинитивных сегментов начинается с переднего конца зародышевой полоски, но у *Scolopendra* обособление мандибулярного и максиллярного сегментов происходит позднее обособления второго сегмента туловища. Антенны закладываются посторально, а на уровне ротового впячивания образуется пара придатков, особенно хорошо развитых у *Scolopendra*. Эти придатки получили название преантенн (см. рис. 28, В—Д).

Формирование туловищных сегментов происходит из зоны нарастания. Отделяя сегменты от своего переднего края, зона нарастания отодвигается все дальше и дальше от головного конца зародыша. У *Rhysida* зона нарастания сдвинута вперед на три сегмента, непосредственно за ней располагаются предгенитальный, генитальный и анальный сегменты. Таким образом, по характеру образования все сегменты тела *Rhysida* распадаются на две группы. Первая группа включает те сегменты, которые образуются до начала деятельности зоны нарастания. Это четыре (или пять) головных сегмента и три хвостовых. Между ними располагаются остальные туловищные сегменты, отчленившиеся от зоны нарастания. По мнению П. П. Иванова, сегменты первой группы отвечают ларвальным сегментам, остальные — постларвальным.

В зоне нарастания образующиеся клетки мезодермы мигрируют широкой полосой и соединяются со впередележающим зачатком мезодермы. В самом начале формирования постларвальных сегментов, вблизи заднего края зародышевой полоски, начинается инвагинация проктодеума, который также включается в деятельность зоны

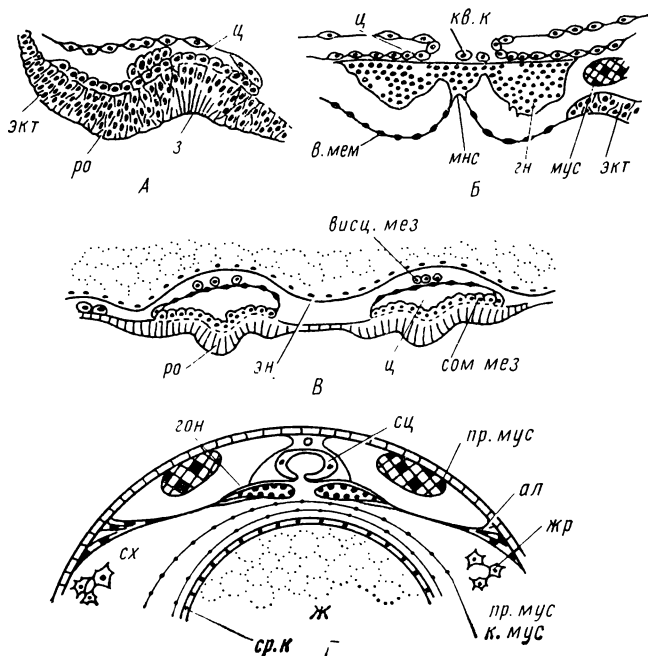
нарастания. Со дна и от задней стенки проктодеума выделяются клетки дефинитивной энтодермы, а от передней стенки — мезодермальные клетки. У *Scolopendra* все 23 туловищных сегмента образуются в эмбриональный период развития, а у представителей рода *Lithobius* образование сегментов завершается уже после вылупления из яйца.

У *Rhysida* и *Scolopendra* полносегментная зародышевая полоска расщепляется по средней линии продольно на две половины, которые постепенно отходят друг от друга (см. рис. 28, Г, Д). В пространстве, образующимся между ними, открывается поверхность желтка, одетого очень тонкой вентральной мембраной. Продолжая отходить друг от друга, половины зародышевой полоски, соединенные лишь на переднем и заднем концах, вовлекаются в новый морфогенетический процесс. У *Scolopendra*, как и у *Geophilus*, появляется поперечная борозда, и зародышевая полоска как бы складывается вдвое по мере углубления этой борозды (рис. 29, А). У *Geophilus* образование борозды сопровождается втягиванием зародышевой полоски внутрь яйца, но у *Scolopendra* обе ее половинки остаются на поверхности и окружают формирующуюся борозду с обеих сторон. В глубину борозды втягивается только вентральная мембрана, но конечный результат процесса сравним с состоянием *Geophilus*: в обоих случаях зародышевая полоска оказывается согнутой на вентральную сторону. Зато последующие процессы обрастания желтка у *Scolopendra* осуществляются как в дорзальном, так и в вентральном направлениях (рис. 29, Б), а не только в дорзальном, как у *Geophilus*. Расщепление зародышевой полоски на две симметричные половинки и связанный с ним процесс обрастания желтка в вентральном направлении для *Atelocerata* не характерны.

У *Scolopendra* и у *Rhysida* в сгибающейся зародышевой полоске начинают формироваться зачатки эктодермальных желез, элементы эндоскелета и зачатки трахейной системы. В начале они имеют вид неглубоких впячиваний эктодермального эпителия, но, по мере углубления, дифференцируются в соответствующие органы. Дифференциация эктодермы происходит по мере разрастания свободных краев расщепленной зародышевой полоски по поверхности желтка, уже одетого тончайшим слоем энтодермальных элементов. Нарастание медиального края

приводит к формированию брюшной стороны тела, а латерального края — к формированию спинной стороны.

Медиально от основания зачатков конечностей формируются небольшие клеточные сгущения, в центре которых появляются маленькие ямки (рис. 30, А). Эти ямки становятся очагами интенсивной пролиферации клеток, образующих ганглии брюшной нервной цепочки. По мере размножения ганглиозных клеток некоторые из них выселяются за пределы зачатка и мигрируют в вентральном направлении, образуя растущие навстречу друг другу тяжи. После их соединения два ганглия одного, но разде-



30 Дифференция зародышевых листков у *Scolopendra* (по Неймонс, 1901). А — Г — последовательные стадии:

экт — эктодерма, ц — целом, з — зона пролиферации ганглиозных клеток, ро — зачаток ноги, кв. к — кровяные клетки, мнс — срединный тяж, гн — ганглии, мус — мышцы, в. мем — вентральная мембрана, висц. мез и сом. мез — висцеральная и соматическая мезодерма, эн — энтодерма, сц — формирующийся спинной сосуд, гон — зачаток гонады, ал — крыловидные мышцы сердца, сх — схизоцель, жир — жировое тело, пр. мус и к. мус — продольная и кольцевая мускулатура кишечника, ср. к — эпителий средней кишки, ж — желток

ленного вентральной мембраной на две половины сегмента начинают сближаться, а клетки тяжей собираются в утолщенный валик (рис. 30, Б). Впоследствии ганглии нарастают на этот валик и, соприкасаясь друг с другом, продолжают дифференцироваться.

Вентральная нервная цепочка у *Scolopendra* состоит из 23 пар ганглиев, из которых первая принадлежит сегменту ногочелюстей, а все остальные — туловищным сегментам, за исключением тельсона. Надглоточный ганглий развивается из 4 групп зачатков, сравнимых с очагами пролиферации ганглиозных клеток в туловищных сегментах: непарного преорального зачатка в акроне, двух пар преоральных зачатков, из которых развиваются фронтальные и оптические доли мозга, трех пар посторальных зачатков, соответствующих преантеннальному, антеннальному и премандибулярному сегментам. Фронтальный ганглий стоматогастрической нервной системы развивается из дорзальной стенки стомодеума. Объединение развивающихся зачатков в единый надглоточный ганглий происходит позднее. Подглоточный ганглий образуется слиянием трех пар метамерных зачатков, которые, как и зачатки надглоточного ганглия, представляют собой утолщения эктодермы с центрально расположенной зоной пролиферации.

Производными эктодермы являются также передняя и задняя кишки, мальпигиевы сосуды и своеобразный дорзальный орган, формирующийся непосредственно перед головными долями зародыша. Сначала клетки этого органа располагаются в несколько ярусов, но впоследствии начинают дегенерировать и исчезают задолго до вылупления молодой многоножки из яйца. Таким образом, это чисто эмбриональный орган, а образующая его эктодерма является абортивной, так как не принимает участия в построении организма. Весьма любопытно, что по своему положению в отношении зародышевой полоски дорзальный орган напоминает провизорную глотку некоторых *Annelida*, развивающихся внутри коконов, заполненных белковой жидкостью.

Дифференциация производных мезодермы у сколопендр в связи с расщеплением зародышевой полоски и расхождением ее половин обнаруживает замечательное своеобразие. Под каждой из разошедшихся половин сегментированной зародышевой полоски мезодерма образует ленту, разделенную межсегментными перетяжками и

соответствии с сегментацией эктодермы (см. рис. 29, *Б*). Вскоре клетки мезодермальных сегментов разделяются на две группы или слои: соматический и висцеральный (рис. 30, *А—В*). Наружный, соматический слой, непосредственно подстилающий эктодермальный эпителий, впоследствии разовьется в туловищную мускулатуру, а клетки внутреннего висцерального слоя, расположенные более компактно, представляют собой зачаток мускульной обкладки кишечника, гонад и некоторых других органов.

Оба слоя мезодермы вначале плотно прилегают друг к другу, но через некоторое время расходятся, и между ними образуется целомическая полость. В голове развиваются шесть пар целомов, и каждый туловищный сегмент также включает в себе пару целомов; только акрон и тельсон лишены их. После появления зачатков конечностей срединная часть целома заходит в полость образующегося зачатка (см. рис. 29, *Б* и рис. 30, *В*), а латеральные части целома в связи с начавшимся обрастанием желтка вытягиваются в дорзальном и вентральном направлениях. В головном и хвостовом отделах зародышевой полоски небольшое количество мезодермальных элементов, не использованных при формировании целомов, окружают стомодеальное и проктодеальное впячивания и покрывают их слепые концы.

Некоторая часть мезенхимных клеток выстраивается в виде срединного тяжа, соединяющего проктодеальное и стомодеальное скопления мезодермы. Дорзальные и вентральные продольные мышцы тела образуются из размножившихся клеток соматического слоя. Мезодермальные скопления на слепых концах стомодеума и проктодеума образуют их мускульную обкладку. Основная масса продольной и кольцевой мускулатуры кишечника образуется из клеток висцерального слоя, оседающих на тонком энтодермальном эпителии вокруг массы желтка. Мускулатура конечностей формируется за счет производных соматической стенки мезодермального мешка, втянувшейся в формирующийся придаток.

Ко времени вентрального изгибания зародышевой полоски желток отходит от стенки тела и, таким образом, формируются латеральные синусы — зачатки дефинитивной полости тела — схизоцеля. Разрастаясь, схизоцель постепенно вытесняет и сплюсчивает целомические полости (см. рис. 29, *Б* и рис. 30, *Г*). Сначала латеральные си-

нусы представляют собой эллиптические камеры, но впоследствии становятся более узкими, проникая в дорзальном и, несколько менее глубоко, в вентральном направлениях.

Формированию схизоцеля сопутствует постепенное обрастание желтка свободными (дорзальными и вентральными) краями разошедшихся половин зародышевой полоски. Зачатки ганглиев, широко раздвинутые в момент их возникновения в связи с их расположением на разошедшихся половинах зародышевой полоски, постепенно сдвигаются. В этом движении им предшествуют клетки висцеральной мезодермы, окружающие кишечник с заключенной в нем массой желтка. Вблизи ганглиозных утолщений, в подстилающем их слое висцеральной мезодермы формируются вентральные кардиобласты, а с дорзальной стороны — дорзальные кардиобласты (см. рис. 29, Б). Дорзальные и вентральные кардиобласты обеих сторон тела, сближаясь, формируют соответственно спинной и брюшной кровеносные сосуды. Просвет этих сосудов, таким образом, не является частью целома и ограничен от него.

При разрастании целомов непосредственно под формирующимся дорзальным кровеносным сосудом образуются две генитальные камеры, увеличивающиеся по мере редукции желточной массы (рис. 30, Г). Первичные половые клетки, которые у *Rhysida* выделяются на стадии зародышевого диска, связываются со стенкой целомического мешка и впоследствии переносятся в полость формирующейся гонады. Происходит это следующим образом. На ранних стадиях развития целома генитального и предгенитального сегментов ничем не отличаются от целомов других сегментов туловища. Впоследствии стенки этих целомов распадаются, и формируется единая генитальная полость или генитальный синус. Через некоторое время генитальный синус редуцируется до узких протоков. Из двух формирующихся протоков правый сохраняется и становится дефинитивным протоком, а левый остается недоразвитым. К концу эмбрионального развития задний конец гонады располагается над правой стороной кишечника и открывается наружу непосредственно под ним. Связь между мезодермальными частями полового аппарата и эктодермальными впячиваниями устанавливается в течение постэмбрионального развития и, учитывая, что полость гонады формируется из целомов, мы мо-

жем считать оба протока редуцированными целомодуктами.

Незадолго до завершения процессов эмбриогенеза хорион яйца лопается, и из яйца вылупляется малоподвижная и неспособная к активной жизни личинка — фетус. Относительная неразвитость трахей, представленных неглубокими впячиваниями покровов, эктодермальных частей полового аппарата, органов чувств и т. д. позволяет считать фетус многоножек «преждевременно вылупившимся эмбрионом». Последующие преобразования в ходе онтогенеза позволяют выделить два типа превращений и соответственно две группы губоногих многоножек, отличия которых друг от друга были рассмотрены при описании сегментации.

У сколопендры, представительницы группы *Chilopoda Epimorpha*, все 23 туловищных сегмента образуются в эмбриогенезе и соответственно постэмбриогенез носит характер эпиморфоза. У всех *Chilopoda Anamorpha* постэмбриональное развитие более сложно и носит характер анаморфоза. У *Lithobius* из яйца вылупляется неполно-сегментный организм, состоящий только из 12 сегментов. В течение постэмбрионального развития образуются шесть новых сегментов тела. Весь период постэмбрионального развития *Lithobius* разделяется на 14 возрастов, но анаморфное наращивание новых сегментов происходит лишь до седьмого возраста, после чего постэмбриогенез становится эпиморфным. Тем не менее число члеников антенн и количество фасеток глаз продолжает возрастать до 11 возраста. Это явление, обладающее некоторым сходством с наращиванием сегментов тела, получило название органоанаморфозов (табл. 2).

Несмотря на то, что у *Chilopoda Epimorpha* (например, *Rhysida*) личинка вылупляется из яйца с полным набором дефинитивных сегментов, она столь же неприспособлена к активной жизни, как и фетус *Chilopoda Anamorpha*. Ее дыхальца и железы не развиты, а склериты едва различимы. Названная по сходству с первичнотрахейными перипатойдной фазой, эта личинка по степени развития напоминает фетус других форм.

Из приведенного описания онтогенеза *Chilopoda* следует, что эти организмы испытали глубокую эмбрионизацию развития и значительную перестройку процессов формообразования. Об этом свидетельствует богатство их яиц желтком, формирование поверхностного дробле-

Постэмбриональное развитие Chilopoda

Возраст	Преимагинальные стадии	Количество сегментов тела	Количество члеников антенн	Количество фасеток глаза
1	Фетус	12	—	—
2	Личинка I	12	13	2
3	» II	13	14	2
4	» III	15	18	2—3
5	» IV	17	19—21	4
6	Средняя личиночная стадия	18	21	4
7	1-я агенитальная стадия	18	25—26	7—8
8	2-я агенитальная стадия	18	32	12
9	Незрелая стадия	18	34	21
10	Предзрелая стадия	18	36—38	28
11	Ложнозрелая стадия I	18	41—42	28—29
12	Ложнозрелая стадия II	18	41—42	28—29
13	Младшая зрелая стадия	18	41—42	28—29
14	Старшая зрелая стадия	18	41—42	28—29

ния, значительная меробластичность развития и ряд других черт. Однако, несмотря на эти преобразования, в некоторых процессах органогенеза Chilopoda обнаруживают фундаментальное сходство с кольчегами.

Существенно, что в пределах класса регистрируются последовательные этапы усложнения эмбриогенеза. Двум типам постэмбриональных превращений — анаморфозу и эпиморфозу соответствуют различия в клейдоичности яиц и меробластичности развития, дифференциации эмбриональной и экстраэмбриональной бластодермы и процессах сегментации зародышевой полоски. По совокупности признаков онтогенезы Chilopoda Anapomorpha более примитивны, чем онтогенезы Chilopoda Eupomorpha. Этот вывод предполагает, что обособление эмбриональной фракции бластодермы в виде относительно дифференцированной зародышевой полоски является примитивным свойством, а формирование недифференцированного зародышевого пятна (бластодиска) — свойством производным. Очевидно, что в ответ на обогащение яиц желтком и пополнение эмбриогенеза процессами постэмбрионального периода развития эмбриогенез испытывает существенные преобразования, затрагивающие все его стороны.

Преобразования охватывают эмбриогенез в целом, что, естественно, затрудняет проведение гомологий между отдельными стадиями развития *Chilopoda Epimorpha* и соответствующими стадиями развития эмбрионизованных кольцецов.

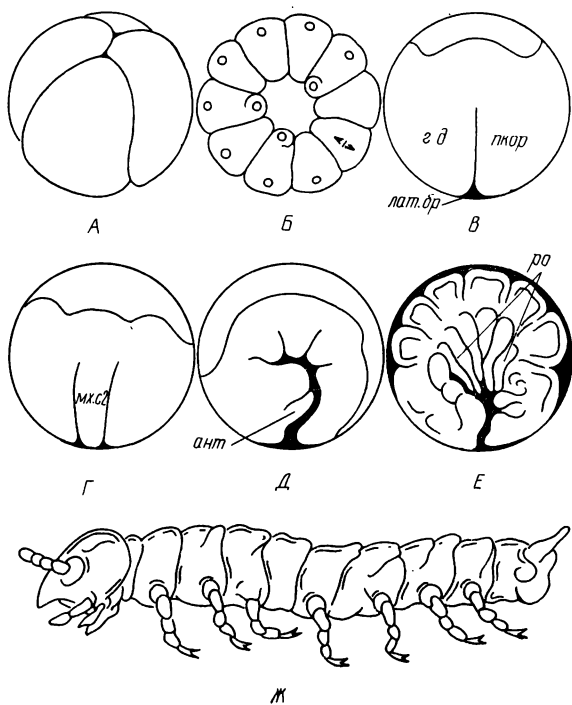
ОНТОГЕНЕЗ SYMPHYLA

Яичник *Symphyla*, как и вообще всех *Progoneata*, имеет вид непарного трубкообразного органа, внутри которого располагаются парные гонады. Половые и фолликулярные клетки возникают из эпителия, ограничивающего полость гонады. Оогенез нутриментарного типа. Некоторые из дифференцирующихся ооцитов дегенерируют или становятся трофоцитами. И те и другие поглощаются яйцом.

У большинства *Progoneata* соединение полов весьма длительно и в это время происходит настоящая копуляция, при которой самец переносит сперматофор непосредственно в половые пути самки. У *Symphyla* оплодотворение весьма своеобразно и менее совершенно. Самка захватывает челюстями сперматофор, отложенный самцом, и заполняет спермой своеобразные семяприемники, образованные впячиванием покровов на челюстях. Откладывая яйцо, самка придерживает его мандибулами и максиллами и изливает на него содержимое семяприемников. Таким образом происходит осеменение яйца. Яйца откладываются поодиночке или небольшими группами, часто в разлагающиеся субстраты.

Сферическое яйцо *Hanseniella* окружено твердым скульптурированным хорионом и по сравнению с яйцами *Chilopoda* очень мало (в диаметре до 0,37 мм). Желтка сравнительно немного, и его гранулы, более или менее однообразные, распределены равномерно по всему яйцу. Лишь вблизи периферии и околоядерного плазматического пространства гранулы более мелкие. Периферический слой свободной от желтка ооплазмы — периплазма либо чрезвычайно тонка, либо отсутствует. Между поверхностью яйца и его хорионом присутствует жидкость, вероятно, белковой природы. Яйца откладываются на стадии профазы первого деления созревания. Синкарион занимает центральное положение.

Дробление в общих чертах можно описать как тотальное, с незначительными проявлениями спиральности (полярные спайки бластомеров), и более или менее равномерное (рис. 31, А). При первом делении дробления борозда лишь охватывает яйцо с поверхности, но не проникает вглубь. Тем не менее граница между двумя первыми бластомерами отмечается зоной, свободной от желтка ооплазмы, которая служит продолжением поверхностной борозды деления. В этой плазматической



31 Эмбриогенез *Hanseniella* (по Tiegs, 1939). А — стадия 4 бластомеров; Б — бластула; В — формирование вентрального изгиба и обособление зародышевой полоски; Г — Е — сегментация зародышевой полоски; Ж — многоножка, вышедшая из яйца:

г. д — головные доли, пкор — протокол, лат. бр — латеральная борозда, мх. с 2 — лабиальный сегмент (сегмент максилл 2), ант — антенны, ро — ноги

зоне образуется небольшая полость дробления (бластоцель), сохраняющаяся длительное время (рис. 31, Б).

Эти явления характерны для *Hanseniella*, но у других исследованных представителей класса борозда первого деления рассекает яйцо пополам, и бластоцель, более обширный, формируется позднее. Второе деление происходит под прямым углом к плоскости первого деления. Вероятно, у *Hanseniella* оба первых деления являются меридиональными. Четыре образовавшихся бластомера этой формы несколько отличаются друг от друга в размерах и впоследствии делятся асинхронно. Зарегистрированы стадии 9, 12, 17 бластомеров, среди которых можно видеть лишь незначительные и непостоянные отличия по размерам. На стадии 100 бластомеров они все равны друг другу, и некоторые из них делятся тангентально, отделяя более крупные клетки внутрь, а более мелкие — наружу.

Внутренние клетки вскоре сливаются в синцитий, и полость дробления исчезает. Часть внутренних клеток дегенерирует, а из оставшихся впоследствии образуется жировое тело и эпителий средней кишки. Клетки наружного слоя продолжают делиться и образуют эпителий на поверхности яйца, вероятно, не гомологичный бластодерме, так как последняя формируется иначе. Ядра дробления в клетках этого эпителия продвигаются в центробежном направлении и, наконец, вместе с окружающими их участками плазмы выходят на его поверхность. Вскоре почти весь первоначальный эпителий покрывается более мелкими клетками бластодермы. В клетках бластодермы отмечаются радиальные деления, и некоторые из образующихся клеток, мигрируя внутрь, пополняют состав внутренних клеток.

Сформированная бластодерма не везде одинаковой толщины; на вентральной поверхности ее клетки в два раза выше клеток дорзальной поверхности яйца. Мы называем поверхности яйца дорзальной и вентральной в соответствии со сторонами тела формирующегося в нем организма. Их соответствие анимальной и вегетативной половинам яйца не прослежено, но предполагается по аналогии с другими многоножками. Вблизи предполагаемого анимального полюса яйца формируется своеобразный дорзальный орган. Отходящие от этого органа нити соединяются с хорионом через субхориональную жидкость. Различия между дорзальной бластодермой

после оформления дорзального органа становятся более резкими. Последующие процессы свидетельствуют, что вентральная утолщенная бластодерма является недифференцированной зародышевой полоской, а дорзальная представляет собой провизорную стенку тела (см. рис. 30, *B*). По своей форме зародышевая полоска *Symphyla* напоминает зародышевую полоску *Chilopoda* *Апатогра*, так как обладает слабо выраженными головными долями и протокором.

Следующим важным событием эмбриогенеза *Hanseiella* является формирование двух латеральных борозд, постепенно углубляющихся в желток. Со дна этих борозд выселяются будущие клетки мезодермы и, когда обе борозды встречаются на вентральной стороне яйца и формируют единую борозду, разделенная ею зародышевая полоска сгибается пополам (рис. 31, *B*). Эта борозда представляет собой не что иное, как борозду вентрального изгиба, описанную выше у *Chilopoda*, но в отличие от них формирующуюся на более ранних стадиях. В момент появления этой борозды зародышевая полоска охватывает большую часть поверхности яйца, оставляя свободной лишь небольшую зону вблизи дорзального органа.

Борозда вентрального изгиба отделяет головной район зародышевой полоски от протокорма, в состав которого на этой стадии эмбриогенеза входит материал будущего лабиального сегмента. В головном районе межсегментные перетяжки в эктодерме не оформляются, но тем не менее мезодермальные сомиты в трех челюстных сегментах заметны. Впоследствии волна сегментации распространяется на впереди и позади лежащие области зародышевой полоски (рис. 31, *Г, Д, Е*). В голове образуются еще три сегмента, а в протокорме — семь в соответствии с приобретаемыми в этот момент межсегментными перетяжками. В области протокорма сегменты выделяются последовательно спереди назад. После того как сформируются шесть сегментов, хвостовая лопасть распадается на преанальный и анальный сегменты.

Мезодермальные элементы, выделившиеся со дна латеральных борозд, постепенно оформляются в две ленты, подстилающие еще не сегментированную зародышевую полоску. Между этими лентами мезодермы остается вентральный тяж рыхлой мезодермальной ткани, а на конце зародышевой полоски мезодерма представлена

диффузным скоплением клеток. Это скопление позднее преобразуется в зону нарастания, из которой, после завершения эмбриогенеза, формируются пять новых сегментов тела. Вентральный тяж мезодермы по положению напоминает брюшной кровеносный сосуд *Chilopoda* и, вероятно, является его гомологом. У очень многих *Atelosegata* за счет клеток этого тяжа образуются форменные элементы гемолимфы.

Формированию сомитов из мезодермальных лент и появлению межсегментных границ в протокорме сопутствует образование придатков. В головной области образуются мандибулы и максиллы. Антенны, появляющиеся в виде двух бугорков по бокам и несколько позади стомодеума, позднее занимают преоральное положение. Интеркалярный премандибулярный сегмент несет пару очень маленьких и вскоре после их появления исчезающих придатков. Преантенны, развитые относительно хорошо у *Chilopoda*, отсутствуют, но целом, соответствующий этому сегменту, формируется. После завершения сегментации в состав головы входит уже оформленный лабиальный сегмент с хорошо развитыми придатками. На туловищных сегментах формируются зачатки ног, на преанальном сегменте — зачатки церков, а на анальном — небольшие бугорки, вероятно, гомологичные придаткам впереди лежащих сегментов.

По мере развития сегментации и дифференциации мезодермы происходит некоторое уменьшение зародышевой полосы. Она становится более плотной и компактной. Во всех сегментах, за исключением челюстных, целомы разделяются на три доли: дорзо-латеральную, медио-вентральную и придаточную, которая входит в формирующийся придаток. В челюстных сегментах медио-вентральная доля не формируется, и целомы челюстных сегментов разделяются на две доли.

Висцеральная мезодерма антеннального и преантеннального сегментов поставляет материал для будущей аорты, а в сегментах, лежащих за ними, начиная с мандибулярного, — материал для формирования мускульной обкладки кишечника и отдельные клетки — кардиобласты. При обрастании желтка кардиобласты правой и левой сторон объединяются и формируют дорзальный кровеносный сосуд. Соматические листки мезодермы антеннального и преанального сегментов образуют мускулатуру стомодеума и проктодеума. Премандибулярный

целом расходуется на образование крупной эмбриональной железы, вероятно, экскреторного назначения. Эта железа резорбируется в конце эмбрионального развития, но образующиеся в связи с ней клетки — нефроциты сохраняются.

Из клеток распавшегося целома максиллярного сегмента формируются слюнные железы и их протоки. Последние, вероятно, гомологичны целомодуктам, которые сохраняются также и в преанальном сегменте, но вскоре после вылупления резорбируются. Целом преанального сегмента поставляет клетки для создания следующего за ним восьмого туловищного сегмента, который выделяется после окончания эмбриогенеза. Придатки восьмого сегмента закладываются еще до вылупления личинки из яйца, но остаются несегментированными.

Гонады формируются из остатков целомических мешков 4, 5 и 6-го туловищных сегментов. Образующиеся две генитальные трубочки располагаются по бокам кишечника, что отличает *Symphyla* и других *Progoneata* от *Chilopoda*. Эти трубочки открываются на третьем туловищном сегменте непарным яйцеводом и затем облекаются общей оболочкой.

Мальпигиевы сосуды формируются как эктодермальные выросты слепого конца проктодеума.

Дифференциация ганглиозных элементов происходит так же, как и у *Chilopoda*. Небольшие бугорки у основания формирующихся придатков — зачатки ганглиев брюшной нервной цепочки. Характерно, что анальный сегмент обладает не только собственным целомом, но и ганглием, что вообще не типично для *Atelocerata* и затрудняет гомологизацию этого сегмента с тельсоном.

Вылупляющийся из яйца организм имеет девять туловищных сегментов, семь пар ног, а на четвертом, шестом и восьмом туловищном сегментах несет по два склеротизованных тергита (рис. 31, Ж). Кишечник формируется после вылупления из яйца в постэмбриональный период развития. Соматический и висцеральный листки мезодермы прилегают друг к другу и формируют «осевую колонку». К этой колонке изнутри примыкают желточные клетки и оформляются в эпителий средней кишки, а клетки самой колонки образуют мускулатуру кишечника. Трахеи возникают довольно поздно, как эктодермальные впячивания покровов впереди формирую-

щихся мандибул. Они не функционируют до наступления второго личиночного возраста. Относительная неразвитость вылупляющегося организма напоминает состояние Chilopoda.

Постэмбриональное развитие анаморфное: с каждой линькой образуется новый сегмент, причем сначала закладывается вентральная часть сегмента и зачатки придатков, а после следующей линьки — спинная часть сегмента (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Постэмбриональное развитие Symphyla (по Tigs, 1940)

Возраст	Преимагинальные стадии	Количество сегментов туловища	Число пар ног	Число члеников антенн
1	Личинка I	9	7	6
2	» II	10	8	11—12
3	» III	11	9	14—15
4	» IV	12	10	21
5	» V	13	11	27
6	Половозрелая стадия	14	12	32

Многочисленные последующие линьки связаны с увеличением размеров, например *Hanseniella*, с 1,2 до 6,5 мм и увеличением числа члеников антенн до 43. Продолжительность жизни во взрослом состоянии достигает шести и более лет (*Scutigera immaculata*), и за это время происходит до 40 линек.

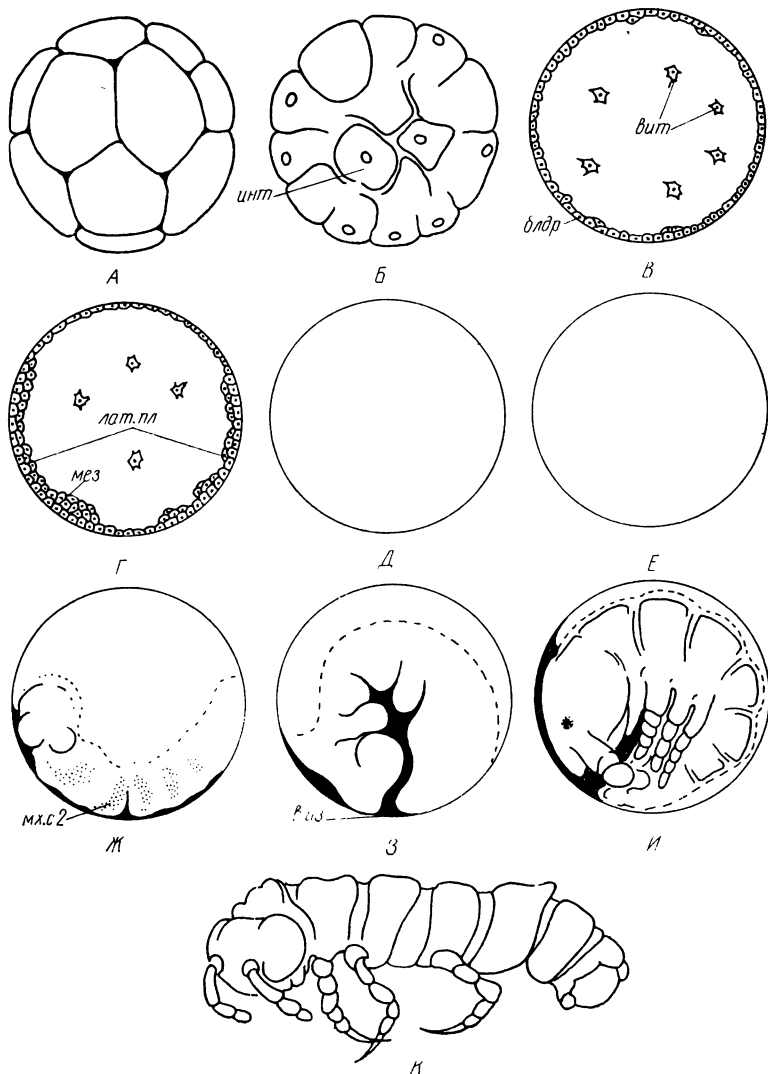
Рассмотрим наиболее существенные черты, отличающие эмбриогенез от эмбриогенеза Chilopoda. Они сводятся к относительной бедности яйца желтком, более резко выраженной тотальности дробления и голоблассности развития, раннему формированию борозды вентрального изгиба, раннему распадению целомических мешков, отсутствию расщепления зародышевой полоски и редукции вентрального кровеносного сосуда и многих других. Очевидно, что эмбриональное развитие Symphyla напоминает эмбриогенезы Chilopoda Anamorphia в большей мере, чем эмбриогенезы chilopoda Epimorphia.

Оогенез *Diplopoda* нутриментарного типа и во многих отношениях напоминает формирование яиц *Chilopoda* и *Symphyla*. Обычно обоеполое размножение, но некоторым, особенно обитающим в высоких широтах, видам свойствен партеногенез. Яйца откладываются группами, иногда в 60—80 шт., на разлагающуюся древесину, в почву и другие субстраты. Яйца *Diplopoda* более богаты желтком, чем у *Symphyla*, но все же его значительно меньше, чем у сколопендр. Округлые яйца *Platyrrhacus* величиной в 1 мм крупнее и богаче желтком, чем яйца *Julus*. Особенно мелкие для *Diplopoda* яйца *Polydesmus* (0,32 мм) содержат сравнительно немного желтка. Многие *Diplopoda* охраняют отложенные яйца, но никогда не «насиживают» их так долго, как сколопендры.

Дробление яиц *Diplopoda* полное или поверхностное. в зависимости от количества содержащегося в них желтка.

У *Polydesmus*, *Strongylosoma* и *Polyxenus* дробление полное, с некоторыми чертами спиральности в положении образующих бластомеров (полярные спайки) (рис. 32, А). В результате дробления образуется морула (рис. 32, Б). На стадии 60 бластомеров клетки, оставшиеся внутри яйца, соответствуют энтодерме, а расположенные на периферии преобразуются в бластодерму (рис. 32, В). Последующее размножение и концентрация клеток бластодермы приводят к формированию двух латеральных клеточных скоплений округлой формы, которые сближаются друг с другом на вентральной стороне яйца и объединяются в зародышевую полосу (рис. 32, Г, Д). Этот процесс весьма напоминает обособление парных туловищных зачатков у эмбрионизованных *Polychaeta*.

Клетки зародышевой полосы продолжают делиться, и некоторые из них выклиниваются под поверхность, формируя нижний листок (комплекс мезодермы и энтодермы) (рис. 32, Г). Бластодерма дорзальной стороны яйца образует провизорную стенку тела, но дорзального органа, характерного для многих низших *Atelocerata*, не образуется. Меробластичность развития *Polydesmus* выражена весьма отчетливо: зародышевая полоска, полукольцом охватывая яйцо, напоминает зародышевую



32 Эмбриогенез *Polydesmus* (по Н. Г. Лигнау, 1912). А — полное дробление яйца; Б — морула; В — переход к поверхностному дроблению; Г — формирование латеральных очагов концентрации бластодермы (лат. пл) и выделение мезодермы; Д — Е — оформление и сегментация зародышевой полоски; Ж — И — вентральное изгибание зародышевой полоски; К — вышедшая из яйца многоножка:

инт — внутренние бластомеры, блдр — клетки бластодермы, вит — желточные клетки, в. из — борозда вентрального изгиба, мх. с 2 — постмаксиллярный (максилл 2) сегмент, мез — мезодерма

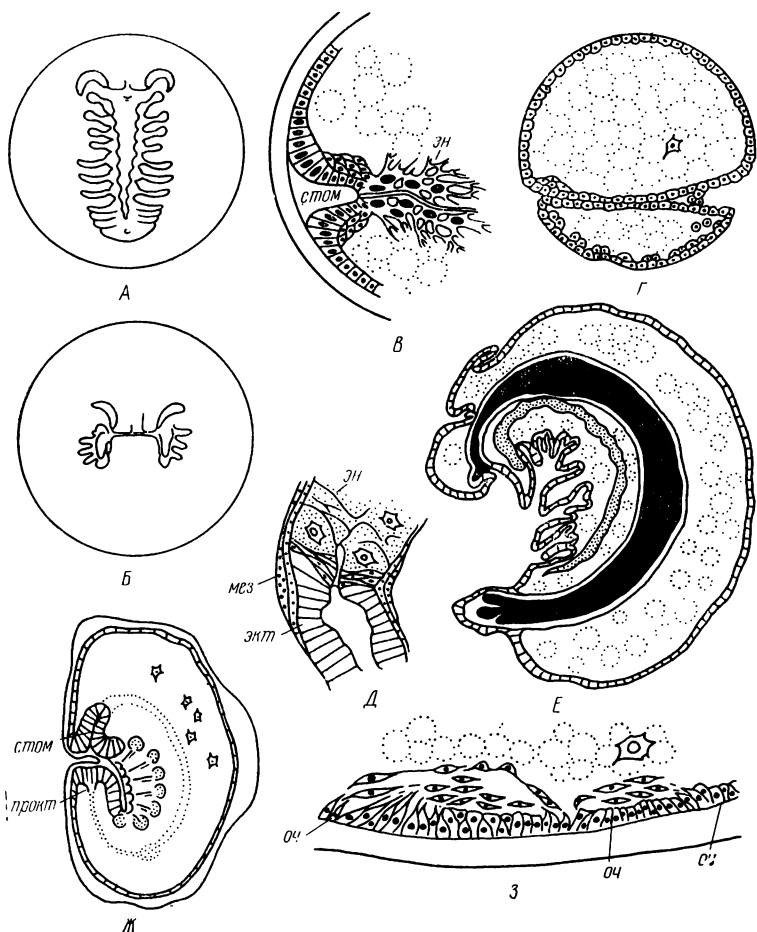
полоску *Symphyla*, но относительно яйца несколько меньше (рис. 32, Д — Ж).

Возникающая из нижнего листка мезодерма формирует сомиты по мере выделения соответствующих эктодермальных сегментов. Сначала на зародышевой полоске появляются головные доли. Далее позади них формируются три сегмента. Хвостовая лопасть зародышевой полоски с субтерминальной зоной нарастания некоторое время не распадается на сегменты (рис. 32, Д). Впоследствии, по мере выделения новых сегментов тела, в них формируются целомические мешки, а посередине зародышевой полоски намечается продольная борозда, вскоре преобразующаяся в утолщенный желоб. Этот желоб погружается под поверхность и становится зачатком средней кишки, которая не окружает желток, а пронизывает его насквозь (рис. 33, Г).

Продольная борозда на поверхности зародышевой полоски, отмечающая погружение энтодермального желоба, исчезает на стадии 9 сегментов. Примерно в это же время зародышевую полоску рассекает борозда вентрального изгиба. Она проходит на уровне постмаксиллярного сегмента, углубляется и приводит к вворачиванию зародышевой полоски в желток (см. рис. 32, Ж, З). Одновременно со сгибанием зародышевой полоски на вентральную сторону выделяется первая эмбриональная кутикула.

У *Platyrrhacus* дробление поверхностное с самого начала, и ядра дробления, окруженные цитоплазматическими островками, мигрируют к периферии. Они продолжают делиться в течение миграции и, выходя на периферию, образуют бластодерму. Некоторые ядра дробления остаются в желтке, как желточные клетки — вителиофаги.

На вентральной стороне яйца деления клеток бластодермы происходят более интенсивно, чем в других районах, и в результате возникает эллиптическое скопление клеток, сравнимое с бластодиском сколопендр. Этот диск впоследствии удлиняется и разделяется на головные доли, массивную хвостовую лопасть и несегментированную промежуточную область. Далее выделяются сегменты головного отдела, а затем и туловищного (рис. 33, А). В голове выделяются сегменты антенн, мандибул, максилл и, так называемый, постмаксиллярный сегмент, за которым следуют три грудных диплосегмента.



- 33** Зародышевая полоска *Platyrrhacus* на поверхности (А) и в глубине (Б) желтка; В — пролиферация клеток энтодермы; Г — формирование энтодермального тяжа у *Polydesmus*; Д — место перехода энтодермальной средней кишки в эктодермальную переднюю кишку; Е — образование кишечной трубки у *Platyrrhacus*; Ж — образование «осевой колонки» энтодермальных клеток у *Julus*; З — посегментная пролиферация мезодермы у *Platyrrhacus* (А — В, Д, Е и З — по Pflugfelder, 1932; Г — по Н. Г. Лигнау, 1912; Ж — по Heatchcote, 1886):

стом — стомодеум, эн — энтодерма, прокт — проктодеум, мез — мезодерма, оч — посегментные очаги пролиферации мезодермы

Для каждого диплосегмента в отличие от нормально-го сегмента характерно удвоение некоторых компонентов. Для диплосегментов грудного отдела характерно присутствие двух пар целомических мешков, но только одной пары ног. Диплосегменты, лежащие непосредственно за грудными, несут по две пары ног, на чем и основано название класса *Diplopoda* — двупарноногие. Диплометамерия — характернейшее свойство этих многоножек.

К началу сегментации в районе будущего стомодеума начинается активная полиферация клеток будущей энтодермы (рис. 33, В). Эти клетки, внедряясь в желток и проходя в направлении заднего конца зародышевой полоски, образуют тонкий шнур, а впоследствии — трубку, просвет которой является продолжением просвета стомодеального очага прслифации. Мигрирующие веретеновидные клетки охватывают своими псевдоподиями желточные гранулы, но желток остается вне просвета формирующегося кишечника (рис. 33, Е). Таким образом, несмотря на различия в способах образования кишечника у *Polydesmus* и *Platyrrhacus*, достигается сходный результат. Вслед за полиферацией клеток энтодермы начинается вворачивание эктодермальных компонентов кишечника — стомодеума и проктодеума. Их удлинение приводит к смещению энтодермальной части кишечника, клетки которой тем временем оформляются в эпителий (рис. 33, Д). Впоследствии желток проходит между клетками эпителия и заполняет просвет кишечника. Мускулатура кишечного тракта формируется из скопления мезодермальных клеток, окружающего основание стомодеума. Растягиваясь в соответствии с углублением стомодеума, эти клетки разделяются на обособленные зачатки кольцевой и продольной мускулатуры кишечника.

По мере формирования кишечника и развития процессов сегментации вблизи межсегментных границ начинается пролиферация клеток (рис. 33, З). Выходя из эктодермы, эти клетки собираются в рыхлые массы мезенхимы, впоследствии уплотняющиеся и преобразующиеся в целомические мешки. С появлением придатков целомические мешки частично заходят в их полость и распадаются на отдельные клетки, образующие мускулатуру.

Тем временем в головных долях зародышевой полоски по обеим сторонам стомодеума отдельные клетки делятся тангентально. Когда количество клеток значительно возрастает, начинается формирование небольших

углублений — зачатков прото- и дейтоцеребральных отделов надглоточного ганглия. Впоследствии эти две пары зачатков теряют связь с эктодермой и, погружаясь, формируют головной мозг.

Сходным образом формируются ганглии подглоточного нервного узла и ганглии брюшной нервной цепочки, причем в каждом туловищном диплосегменте образуется по две пары ганглиев.

Вентральное изгибание зародышевой полоски *Platyrrhacus* происходит так же, как и у предыдущих форм, но из-за большего количества желтка представляется более громоздким. Зародышевая полоска целиком погружается в формирующуюся борозду вентрального изгиба; только тельсон и передняя часть головы остаются на поверхности желтка (рис. 33, Б).

Последующие процессы развития *Platyrrhacus* весьма напоминают эмбриогенез *Polydesmus*. Незадолго до разрыва хориона формируется эмбриональная кутикула, выделение которой сопровождается увеличением придатков на концевых сегментах туловища.

Дробление яиц *Julus* поверхностного типа и сопровождается распадением желтка на отдельные блоки или желточные шары. Ядра дробления мигрируют на периферию и, выходя на поверхность желтка, дают начало клеткам бластодермы. Из оставшихся в желтке ядер и окружающей их плазмы впоследствии формируется висцеральная и соматическая мезодерма и эпителий средней кишки. Таким образом, у *Julus* обособление мезодермы и энтодермы происходит весьма своеобразным и напоминающим образование желточных клеток способом. Некоторая часть внутренних клеток, оставшихся после формирования кишечника, дает начало мезодермальным производным, в частности клеткам кровеносной системы.

Дифференциация соматической мезодермы от висцеральной происходит посредством миграции некоторой части внутрижелточных клеток в направлении к внутренней поверхности вентральной стороны яйца, где они группируются в виде широкой ленты, непосредственно под периферическими эктодермальными клетками. Клетки этой ленты вместе с клетками, выходящими из бластодермы, после ряда делений образуют две полосы соматической мезодермы, распадающиеся на отдельные сомиты. Сегментарно расположенные сомиты впоследствии приобретают целомическую полость и, по наблюдениям

Н. Лигнау (1911), составлены лишь из соматической мезодермы. Оформление висцеральной мезодермы связано с формированием «осевой колонки» — зачатка эпителия средней кишки, образованной в результате концентрации первоначально рассеянных в желтке энтодермальных клеток (рис. 33, Ж). Клетки висцеральной мезодермы откружают формирующийся кишечник. Эти процессы весьма напоминают формирование кишечника у *Synphyla*, но осложнены своеобразными явлениями дифференциации мезодермы, вероятно, не имеющими аналогий в пределах рассмотренных групп.

Появляющаяся борозда вентрального изгиба рассекает зародышевую полосу между седьмым и восьмым сегментами туловища (рис. 33, Ж). Последующие процессы не обнаруживают значительного своеобразия в сравнении с уже рассмотренными представителями класса.

Молодые животные, вышедшие из яйца, — беспомощные шестиногие существа, переходящие к активной жизни только после второй линьки (см. рис. 32, К). В редких случаях, как, например, у *Polygonium germanicum* и *Pachijulus flavipes*, присутствует четвертая пара ног. Обычно ноги присутствуют на 1, 3 и 4-м туловищных сегментах. Второй сегмент лишен конечностей, но позднее придатки первого туловищного сегмента смещаются на него. Все сегменты, возникающие постэмбрионально, двойные по своему составу. После каждой линьки образуются два-три новых диплосегмента, и только к концу постэмбриогенеза формируется по одному диплосегменту. У кивсяка *Tachypodojulus* образование новых сегментов происходит и после достижения половой зрелости, причем у самцов происходит чередование половозрелых стадий со стадиями стерильными (так называемый периодоморфоз) (табл. 4).

Увеличение числа сегментов обнаруживается после линек. Некоторые *Diplopoda* (сем. *Julidae*) живут после достижения половой зрелости еще до двух лет и линяют при этом три раза.

Обычно после каждой линьки обособляется несколько сегментов, сначала лишенных придатков, но со сформированными ганглиями. После следующей линьки добавляется еще несколько сегментов, лишенных придатков, а сегменты, сформированные в ходе предыдущей линьки, приобретают нерасчлененные придатки. После еще одной линьки эти придатки расчленяются. Таким об-

Постэмбриональное развитие *Diplopoda*

Возраст	Преимагинальные стадии	Длина тела, мм	Число сегментов туловища
1	Личинка I	3—5	9
2	Личинка II	4—6	11—12
.	.	.	.
20	Личинка XX	17—22	59—65
21	1-я половозрелая стадия	19—25	67—75
22	1-я стерильная стадия	23—26	73—79
23	2-я половозрелая стадия	26—29	77—85
24	2-я стерильная стадия	37—45	81—95
25	3-я половозрелая стадия	39—46	87—97
26	3-я стерильная стадия	39—46	87—97
27	4-я половозрелая стадия	39—46	100—102

разом, в направлении сзади наперед от зоны нарастания сперва идут сегменты, лишенные придатков, за ними сегменты с нерасчлененными придатками и далее сегменты с расчлененными конечностями. У *Julidae* с их непостоянным числом ног этот процесс увеличения сегментов и ног длится в течение жизни. Существует мнение, что такой пожизненный анаморфоз и большое число сегментов тела являются филогенетически первичным свойством *Diplopoda*, а сокращение и стабилизация числа сегментов — вторично.

Итак, *Diplopoda* — своеобразные существа, сочетающие в своем строении и развитии архаичные черты с чертами высокой специализации. К числу первых следует отнести исходную тотальность дробления, оформление парных (латеральных) очагов концентрации эмбриональной бластодермы, объединяющихся впоследствии в зародышевую полосу, и некоторые другие, менее существенные черты. Черты специализации проявляются в образовании мезодермы из межсегментных перетяжек и в образовании энтодермы в виде клеточного шнура внутри желтка, а в более поздних процессах дифференциации висцеральной и соматической мезодермы и в образовании целомов, в своеобразной диплометамерии и периодоморфозе. Некоторые из этих черт напоминают состояние *Symphyla*, но, вероятно, приобретены *Diplopoda* независимо от них.

Наиболее существенным заключением, которое формируется на основе изложенного материала, является признание сходства *Diplopoda* и *Chilopoda* в общих преобразованиях эмбриогенеза в ответ на эмбрионизацию развития и обогащение яиц желтком. Формирование поверхностного дробления и замена зародышевой полоски на недифференцированное зародышевое пятно — благодиск происходит в обеих группах параллельно и независимо.

ОНТОГЕНЕЗ PAUROPODA

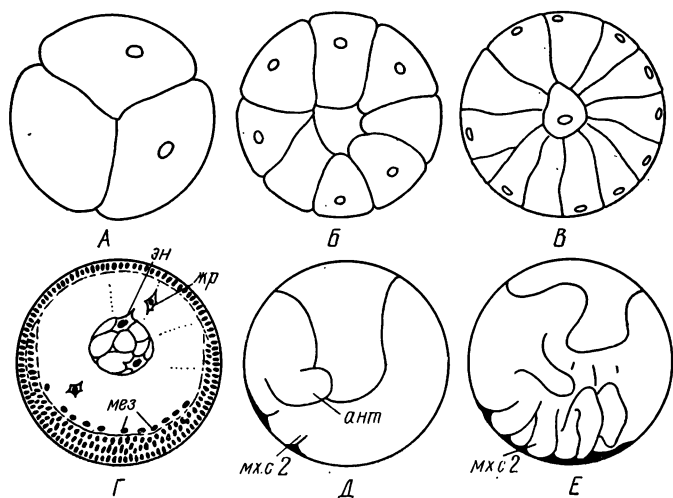
Оогенез единственного исследованного представителя этой группы — *Paigorius* нутриментарного типа. Округлые и очень мелкие (диаметр 0,09—0,11 мм) яйца бедны желтком, но не имеют ясно выраженного периферического слоя свободной от желтка ооплазмы (так называемой периплазмы). Желточные гранулы распределены равномерно по всему яйцу.

Дробление яиц *Paigorius* своеобразно. Оно начинается как типичное тотальное, но уже первые два blastomeres продолжают делиться асинхронно (рис. 34, А). В результате ряда асинхронных делений формируется blastula с отчетливым blastocoelom (рис. 34, Б), а отдельные blastomeres, включающие желточные гранулы, несколько напоминают «желточные пирамиды». На стадии 18 blastomeres одна или две клетки мигрируют в blastocoelom и впоследствии преобразуются в зачаток эпителия средней кишки (рис. 34, В). Они представляют собой энтодерму, а сам процесс их обособления весьма напоминает гастрюляцию некоторых ракообразных и морских пауков. Однако последующие процессы заставляют воздержаться от проведения такого рода аналогий.

После выделения энтодермы дробление, ранее тотальное, переходит в поверхностное. Мигрирующие ядра дробления, образование которых уже не сопровождается образованием отдельных blastomeres, выселяются на периферию яйца. Сформировавшаяся из этих ядер blastoderma покрывает всю поверхность яйца, а потомки первичных энтодермальных клеток, испытав ряд делений, сливаются в синцитий (рис. 34, Г). Через некоторое время отдельные клетки blastodermы, отличающиеся относительно крупными ядрами, выклиниваются под поверхность и входят в желточный синцитий (рис. 34, Г). Из

этих вторичных энтодермальных элементов формируется жировое тело личинки. Одновременно с их выселением бластодерма дифференцируется на эмбриональную и экстраэмбриональную фракции, и оформляющаяся зародышевая полоска полукольцом охватывает яйцо. Зародышевая полоска *Rauporus* сравнима с зародышевыми полосками микролециальных *Chilopoda* и *Diplopoda*. Экстраэмбриональная бластодерма, не принимающая участия в формировании зародышевой полоски, образует провизорную стенку тела и несколько своеобразный дорзальный орган.

Дальнейшая дифференциация зародышевой полоски проявляется в формировании мезодермы за счет выселения некоторых клеток под поверхность. Лишь после того как выделившиеся клетки мезодермы образуют под зародышевой полоской единый слой, последняя приобретает головные доли, и появляются впячивания стомодеума и проктодеума. Развертывающиеся после этого процессы сегментации не сопровождаются видимым обо-



- 34 Эмбриогенез *Rauporus* (по Tiegs, 1947). А — дробление яйца; Б — бластула; В — гастрюла; Г — образование мезодермы и клеток жирового тела; Д — сегментация зародышевой полоски и формирование придатков:

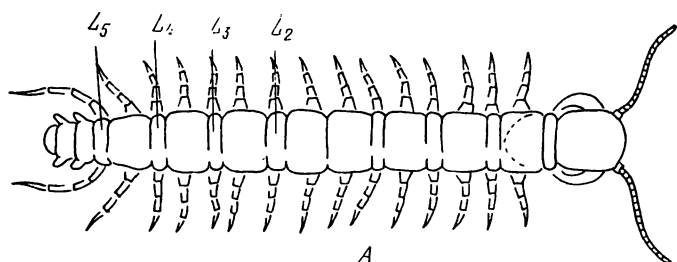
ант — антенны, мх. с 2 — шейный сегмент (сегмент максилл 2), эн — энтодерма, мез — мезодерма, жр — жировое тело

соблещением отдельных сегментов в эктодерме. Таким образом, формирование сомитов и придатков значительно опережает появление межсегментных границ. Сначала на головных долях появляются зачатки антенн в виде двух посторально расположенных бугорков. Далее появляются зачатки мандибул и максилл. Лабиальный сегмент, называемый у Раугорода шейным, в состав головы не входит. Он лишен придатков, и убедиться в его присутствии в составе туловища можно лишь на более поздних стадиях эмбриогенеза, когда оформляются межсегментные границы. После закладки максилл последовательно, спереди назад формируются зачатки первых, вторых и третьих ног. Помимо этих, отмеченных зачатками, придатков сегментов в состав зародышевой полосы входит еще один туловищный сегмент и сегмент анальный.

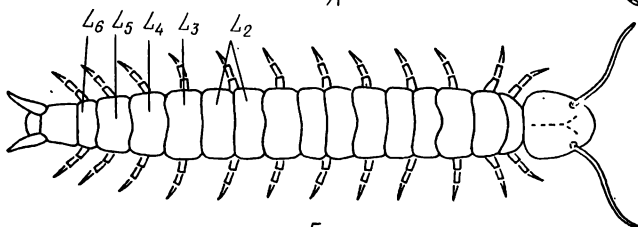
Развивающиеся в соответствии с этими сегментами целомические мешки невелики и не имеют целомодуктов. Между двумя рядами сомитов остается недифференцированный тяж мезодермальных клеток, из которых впоследствии развивается генитальная трубка. Сомиты присутствуют в антеннальном, премандибулярном, мандибулярном, шейном (лабиальном) и трех туловищных сегментах (2, 3 и 4), тогда как первым сегментом туловища является шейный сегмент. Сомиты пятого туловищного сегмента и сегмента анального дифференцируются значительно позже, непосредственно перед вылуплением личинки из яйца. Зона нарастания формируется не в предпоследнем сегменте туловища Раугорис, как у многих других многоножек, а в анальном сегменте, вблизи слепого конца образующегося проктодеума.

Почти вся целомическая мезодерма у Раугорис представляет собой соматическую мезодерму и расходуется на образование скелетных мышц. Висцеральная мезодерма, обычно участвующая в формировании мышечной обкладки кишечника и жирового тела, берет начало от скопления мезодермальных клеток вблизи слепого конца стомодеума. Это скопление клеток, разрастаясь назад, образует два латеральных выроста и в конце концов преобразуется в продольную и кольцевую мускулатуру кишечника.

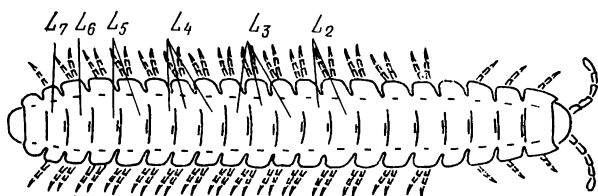
Во время дифференциации клеток зародышевых листков чрезвычайно поздно, если сравнивать с *Symphyla*, формируется вентральный изгиб (рис. 34, *E*). Через некоторое время после его формирования происходит разрыв



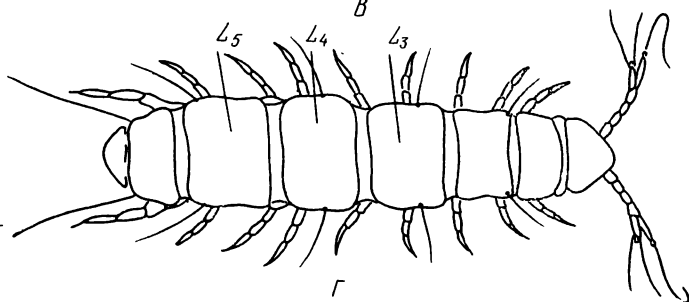
A



Б



B



Г

35 Взрослые многоножки. А — *Lithobius* (Chilopoda); Б — *Hanseniella* (Symphyla); В — *Polydesmus* (Diplopoda); Г — *Paupopus* (Paupopoda):

$L_2 \dots L_7$ — сегменты тела, появляющиеся в соответствующих личиночных возрастах

хориона и наступает своеобразная стадия «куколки», во время которой выделяется шестой туловищный сегмент. По своему облику «куколка» мало похожа на сформированный организм. Из «куколки» вылупляется очень мелкая личинка с тремя парами ног на 2, 3 и 4-м сегментах туловища. В ходе постэмбриогенеза отмечены последовательные стадии с 5, 6, 8 и 9 парами ног (рис. 35, Г) (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Постэмбриональное развитие *Rauropoda*

Возраст	Преимагинальные стадии	Число сегментов туловища	Число пар ног	Количество члеников антенн
1	«Куколка»	6	3	5
2	Личинка I	7	5	7
3	Личинка II	8	6	7
4	Личинка III	9	8	8

Во взрослом состоянии *Rauropoda* имеют 11 туловищных сегментов, но так как этим сегментам соответствует только 6 или 9 тергитов, создается видимость диплометамерии (рис. 35, Г). Каждый туловищный сегмент у *Rauropoda* в отличие от *Diplopoda* несет одну пару ног. Только шейный сегмент лишен их. Во взрослом состоянии *Rauropoda*, по-видимому, не линяют.

Своеобразие онтогенеза *Rauropoda* очевидно. Многие в нем остаются неясным или же вообще неизвестным. Но то, что известно и ясно, свидетельствует, что они — очень примитивные *Atelocerata*, испытавшие значительное уменьшение размеров и утратившие многие органы и процессы исходных форм. У *Rauropoda* нет ни кровеносной, ни трахейной системы, и они сохранились до нашего времени, обитая в субстратах, гарантирующих относительное постоянство условий и обилие пищи.

Заканчивая описание онтогенезов низших *Atelocerata*, можно признать их сходство с онтогенезами других рассмотренных ранее групп членистоногих. Наиболее существенными чертами сходства являются центролецитальность яиц, разнообразие форм дробления (в исходном состоянии полного и со следами спиральности), плагиаксония, постэмбриональное развитие по типу ана-

морфоза и многие другие. Вероятно, что эти черты сходства все же не заслоняют своеобразия каждой группы. Некоторые из этих черт, возможно, унаследованы членистоногими разных групп от их общего предка, как, например, спиральность дробления и анаморфоз; другие же приобретены ими самостоятельно, в результате параллельного развития. Примерами параллелизмов могут быть признаны плагиаксония, централецитальность яиц, вторичная равномерность дробления и его морфологическое разнообразие.

Наряду с этими общими для всех рассмотренных *Arthropoda* чертами сходства низшие *Atelocerata* сближаются друг с другом и противопоставляются членистоногим других групп большей меробластичностью развития, формированием поверхностного дробления при менее обильном снабжении их яиц желтком, вентральным изгибанием зародышевой полоски посредством развития специальных борозд, личиночным типом развития, некоторой редукцией целома и целомодуктов, усилением развития эктодермальных компонентов кишечного и полового трактов, преобразованием зародышевой полоски в недифференцированное зародышевое пятно и многими другими чертами. Некоторые из этих черт объясняются общностью происхождения различных классов *Atelocerata*, другие же — несомненные результаты параллельного развития. Эмбрионизация и обогащение яиц желтком и все сопутствующие им преобразования эмбриогенезов — примеры параллелизмов. На этой основе мы можем заключить, что неизвестные нам ранние стадии эволюции *Atelocerata* были сравнимы с известными нам примитивными состояниями примитивных членистоногих.

Замена спирального гетероквадрантного дробления на дробление равномерное, замена протаксонии на плагиаксонию, замена личиночного типа развития на личиночный и преобразование первичной личинки в отдельные зачатки, сравнимые с зачатками тела эмбрионизованных кольцецов, — все эти замены и преобразования, вероятно, испытали и *Atelocerata*.

ОНТОГЕНЕЗ APTERYGOTA

Материал, изложенный в предыдущих главах, позволяет судить о возможной предыстории онтогенеза насекомых. Использование метода построения морфологических рядов, как косвенного средства реконструкции прошлого, позволяет прийти к некоторым заключениям об основных направлениях эволюционного преобразования примитивных онтогенезов низших Metazoa в онтогенезы низших Atelocerata. Теперь нам предстоит разобраться в том, как на основе онтогенеза низших Atelocerata произошло формирование онтогенезов насекомых. Обсуждение вопроса целесообразно начать с описания наиболее примитивных онтогенезов Apterygota (первичнобескрылых насекомых).

В эту группу входят четыре подчиненных таксона: Collembola, или ногохвостки, Protura, или бессяжковые, Diplura, или двуххвостки и Thysanura, или щетинохвостки.

ОНТОГЕНЕЗ COLLEMBOLA

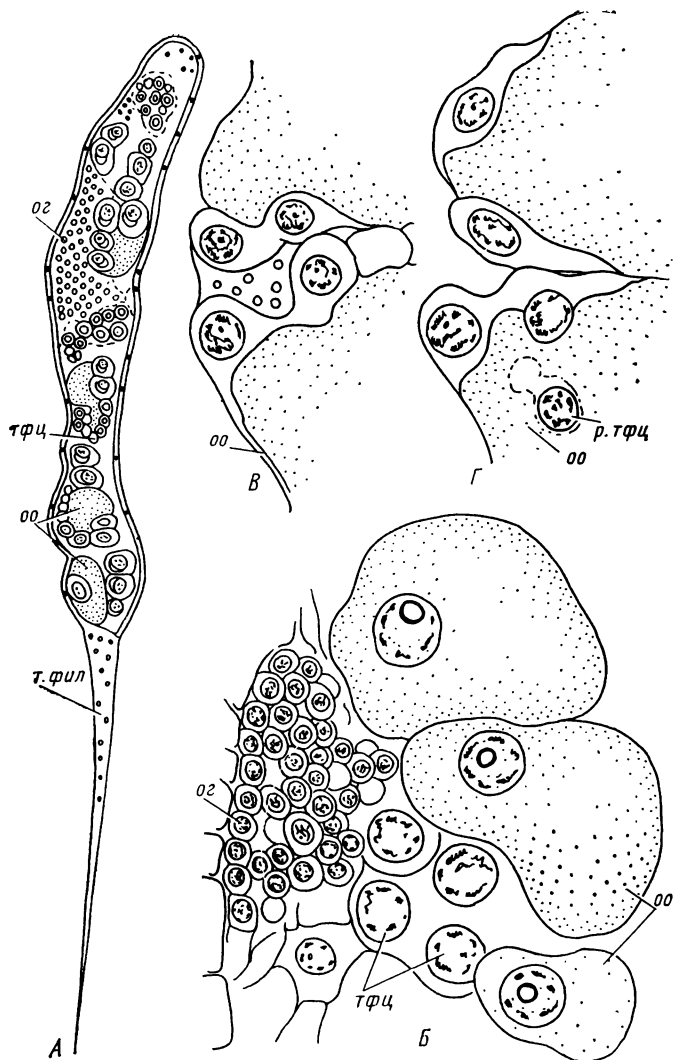
Вопрос о природе и таксономическом положении ногохвосток с давних пор привлекал внимание исследователей, но и в настоящее время не решен окончательно. Согласно традиционному взгляду, ногохвостки — естественная и четко обособленная группа первичнобескрылых насекомых. Противоположный взгляд, выдвинутый эмбриологами, основывается на разительном сходстве ногохво-

сток с ювенильными стадиями многоножек, например, Symphyla или Diplopoda. Сторонники этого взгляда считают ногохвосток неотеническими потомками многоножек, гомологичных их личинкам, только что вылупившимся из яйца.

В настоящее время известно около 2000 видов ногохвосток, распределяющихся по двум группам: Arthropleona и Symphyleona. Представители членистобрюхих — Arthropleona, известные в ископаемом состоянии с девона, считаются более примитивными, чем цельнобрюхие ногохвостки — Symphyleona. Чувствительные к высыханию, но не требовательные к теплу, ногохвостки широко распространены по всему земному шару. Они встречаются в почве и на ее поверхности, во мху, в траве, под корой деревьев и на кустарниках, но всегда во влажных биотопах. Они питаются спорами грибов, мицелием, соскребывают бактериальный налет на частичках почвы и иногда вредят, надгрызая проростки культурных растений. Некоторые (*Achorutes armatus*) появляются в массе на талом снегу зимой или на ледниках, другие — на поверхностной пленке воды (*Podura aquatica*). Наблюдались многотысячные скопления особей *Anurida maritima* вблизи берегов Британии. Среди скудной антарктической фауны Collembola — один из наиболее характерных компонентов биоценозов ледового материка.

Судя по всеветному распространению многих видов и быстрому заселению ими сколько-нибудь подходящих биотопов, можно ожидать у ногохвосток наличие высокосовершенных приспособлений для перенесения неблагоприятных условий. Сравнительно недавно было обнаружено, что в неблагоприятных условиях у ногохвосток наблюдаются задержки в развитии ряда органов и редукция конечностей, ротовых придатков и органов чувств. В этом редуцированном состоянии ногохвостки могут переживать неблагоприятные условия.

Бесспорно, что Collembola — древние и высокоспециализированные организмы. Быть может, высокая специализация и способность переносить различные условия существования и приспособляться к ним в известной мере способствовала сохранению примитивных черт организации. Сочетание примитивности с резко выраженными чертами специализации — основа своеобразия ногохвосток как в морфологическом, так и в биологическом аспектах.



36 Оогенез ногохвосток. А — яичник *Anurida* (по Claypole, 1898); Б — Г — последовательные стадии дифференциации трофоцитов (тфц) и ооцитов (oo) у *Sinella*:

т. фил — терминальный филамент, oo — оогонии, тфц — трофоцит, р. тфц — резорбирующий трофоцит, oo — ооцит

Положение ногохвосток среди прочих Apterygota напоминает положение Chilopoda в системе низших Atelocerata. Своеобразие ногохвосток определяется сегментарным составом и пропорциями тела, особенностями тагматизации и дифференциации придатков. Черты сходства и различия ногохвосток с многоножками и насекомыми достаточно определены. Внешне ногохвостки напоминают насекомых даже в большей степени, чем другие представители группы Apterygota. Не столь существенно, считаются ли ногохвостки насекомыми или многоножками, чрезвычайно важна сама постановка этого вопроса. Collembola сближаются с многоножками более или менее гомономной метамерией туловища, отсутствием строгой упорядоченности в отдельных нарушениях гомономности метамерии, свойственной насекомым, внешним сходством с личинками Symphyla или Diplopoda, наличием своеобразного постантеннального органа, линьками во взрослом состоянии и нестабилизированным числом их, отсутствием овариол в яичнике, отсутствием эмбриональных оболочек и многими другими чертами.

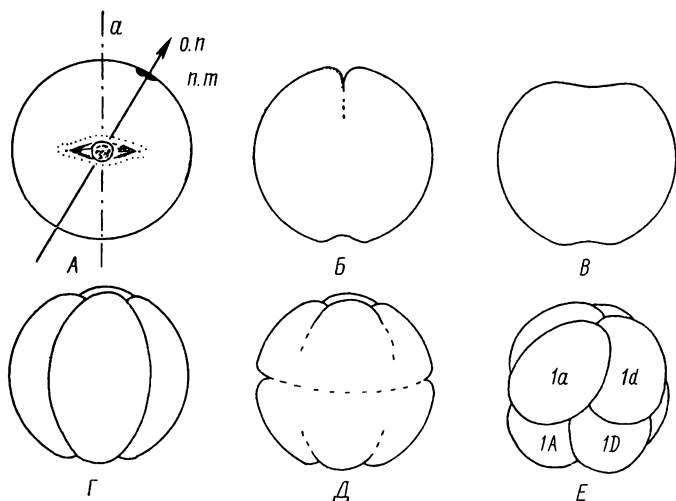
Сходство ногохвосток с насекомыми проявляется в наличии трех пар ног на трех первых сегментах туловища, в редукции и видоизменении брюшных конечностей, в процессах формирования средней кишки и во многом другом.

Яичник ногохвосток, как и многоножек, не разделен на овариолы и представлен гермарием, в котором происходит дифференциация ооцитов и трофоцитов (рис. 36, А). Гермарий располагается на латеральной стенке яичника, а не в его апикальной части, как у других насекомых. Оогенез сопровождается резорбцией трофоцитов (рис. 36, Б—Г). Фолликулы развиты очень слабо и формируются на поздних стадиях синтеза желтка. Их роль по существу сводится к выделению хориона. Формирующиеся яйца не имеют постоянной формы и определенной ориентации в полости гонады.

Яйца ногохвосток мелкие (в диаметре — 0,15—0,3 мм), округлые, реже слабо эллиптические (Podura, Cyphodegus) и откладываются либо группами, либо поодиночке. Снаружи яйцо покрыто гладким или скульптурированным хорионом. Яйцо заполнено гомогенными гранулами желтка, распределенными равномерно. Лишь центральное околядерное скопление плазмы свободно от желточных

включений. Периплазма не развита, но о возможном присутствии тончайшего слоя кортикальной плазмы свидетельствует мелкозернистая структура периферического желтка, окруженного едва заметной вителлиновой мембраной.

Ось формирующегося веретена первого деления дробления наклонена к плоскости, проведенной через центр яйца и место выделения полярных телец (рис. 37, А). Таким образом, полярные тельца, как и у многих ракообразных и хелицеровых, оказываются в стороне от формирующейся борозды деления. Дробление в самой общей форме можно охарактеризовать как тотальное с элементами спиральности (смещение квартетов у *Achorutes* и *Sinella* и наличие полярных спаек у других), позднее переходящее в поверхностное. Однако у *Isotoma* едва намечается борозда первого деления, как наступает разделение яйца сразу на четыре бластомера. У *Tomosegus* яйцо сразу же делится на восемь бластомеров. У *Tetradontor-*



37 Дробление яйца *Sinella*. А — веретено первого деления, плоскость которого (а) расходится с исходной осью полярности (о. п.); Б — В — появление и редукция борозды первого деления; Г — стадия 4 бластомеров; Д — Е — начало 3-го деления и его завершение:

п. т — полярные тельца

нога и, вероятно, Anigrophagus дробление поверхностное с самого начала.

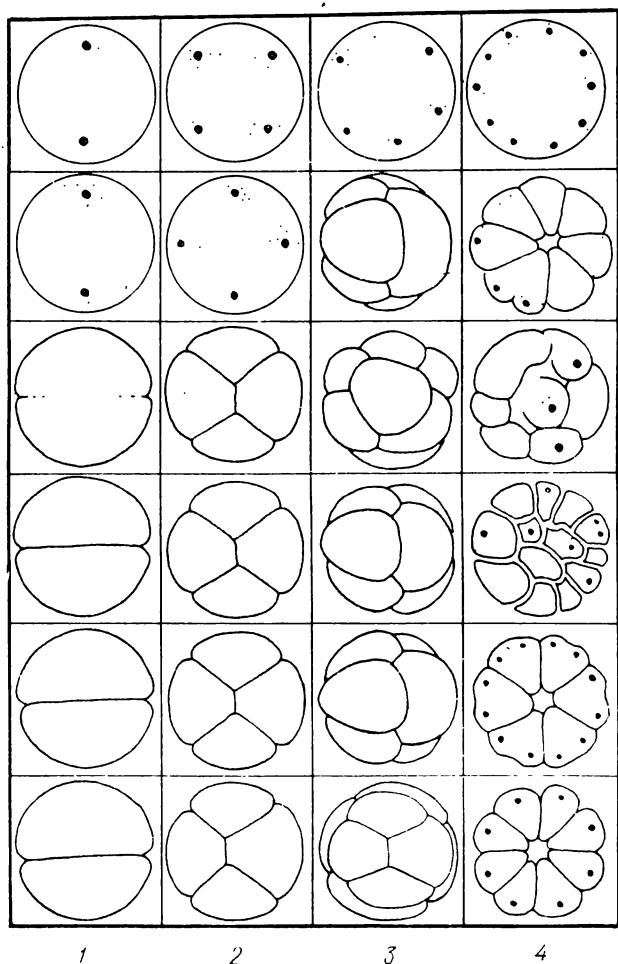
О разнообразии форм дробления Collembola дает представление рисунок 38. Последовательности приведенного на таблице морфологического ряда Achorutes — Entomobrya — Anurida — Isotoma — Tomocerus — Tetradontophora соответствует все более значительное расхождение ритмов митозов и цитотомии и все большее приближение к типу поверхностного дробления.

У Sinella борозда первого деления намечается небольшим углублением на анимальном и вегетативном полюсах, но формируется лишь при цитотомии второго деления (см. рис. 37, Б — Г). В течение очень короткого периода (30 сек) стадия четырех бластомеров существует в отчетливой форме, но затем меридиальные борозды становятся менее глубокими и появляются вновь лишь при третьем делении (см. рис. 37, Д, Е). При легком надавливании на яйцо происходит задержка в развитии борозд первого и второго делений, но они восстанавливаются при третьем делении, если нарушающее воздействие к этому времени будет устранено.

При осуществлении третьего деления формируется восемь равной величины бластомеров, которые в соответствии с принятой символикой можно обозначить 1a, 1b, 1c, 1d и 1A, 1B, 1C, 1D.

Полярные спайки сначала имеют небольшую протяженность, и восьмиклеточный эмбрион напоминает продукт радиального дробления, однако позднее, за счет смещения квартетов друг относительно друга, протяженности полярных спаек увеличиваются. Третье деление происходит дексиотропно, но после его завершения бластомеры вновь смещаются, но уже в леотропном направлении. Тем не менее перед наступлением следующего деления квартеты все же остаются смещенными друг относительно друга.

Непосредственно перед четвертым делением митотические веретена ориентируются в соответствии с предполагаемым леотропным отделением бластомеров, но это состояние сохраняется лишь в С-квадранте. В А-, В- и D-квадрантах ориентация веретен меняется и соответствует предполагаемому дексиотропному делению. Далее в бластомерах 1a и 1b происходит восстановление исходных отношений, и лишь после этого наступает деление ядер. В результате оказывается, что в А-, В- и



38 Разнообразие форм дробления яиц ногохвосток (снизу вверх: *Achorutes*, *Entomobrya*, *Anurida*, *Isotoma*, *Tomocerus*, *Tetradontophora*):

1 — первое деление, 2 — второе деление, 3 — третье деление, 4 — формирование бластулы

С-квантантах бластомеры выделяются в леотропном направлении, а в D-квантанта — дексиотропно.

Пятое деление, как и все предыдущие, синхронно и равномерно и, сравнивая расположение бластомеров 32-клеточного эмбриона со схемой типичного спирального дробления, можно отметить значительное сходство в квантантах А и С и существенные отличия в квантантах В и D. В А- и С-квантантах все элементы первого и большая часть второго квантанта образованы и построены в соответствии со схемой спирального дробления. В квантантах В и D область соответствия ограничена анимальной половиной первого квантанта ($1b^{11}$, $1b^{12}$, $1d^{11}$, $1d^{12}$), тогда как бластомеры $1b^{21}$, $1b^{22}$, $1d^{21}$, $1d^{22}$ и почти все бластомеры второго квантанта распределены своеобразно.

Забегая вперед, можно сказать, что область соответствия спиральному типу дробления почти полностью совпадает с областью экстраэмбриональной бластодермы, образующей эмбриональный дорзальный орган и провизорную стенку тела. Область, занимающая всю вентральную половину яйца и заходящая в квантантах В и D за экватор, область, где соответствие схеме спирального дробления нарушено, отвечает будущей зародышевой полоске. Эти отношения демонстрирует схема, приведенная на рис. 39.

У *Isotoma* и других ногохвосток дробление утрачивает синхронность после четвертого деления. В результате ряда последующих делений формируется бластула, иногда с ясно выраженным бластоцелом (см. рис. 38).

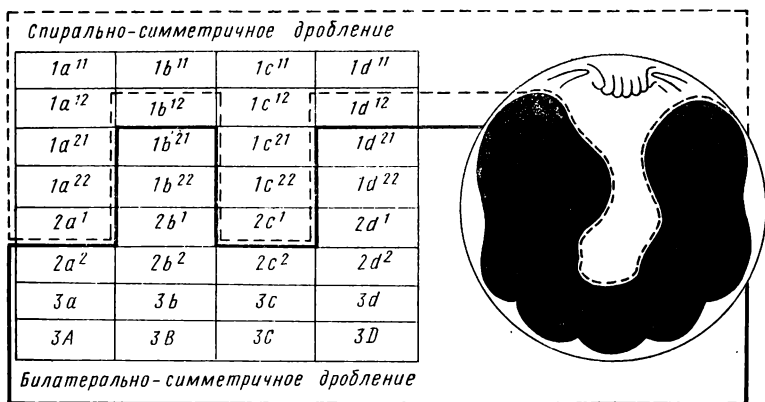
В зависимости от степени расхождения ритмов митозов и цитотомии образование нижнего листка происходит по-разному. У *Isotoma* в ходе дробления некоторые бластомеры начинают делиться тангентально, и в результате образуются внутренние и наружные бластомеры, содержащие гранулы желтка в одинаковой степени. Впоследствии деления ядер этих бластомеров уже не сопровождаются цитотомией, и ядра дробления выходят на периферию. В наружных бластомерах ядра дробления в конечном счете образуют бластодерму, равномерно покрывающую все яйцо. Ядра дробления во внутренних бластомерах, которые к этому времени сливаются в синцитий, также мигрируют либо в сторону периферии, либо к бластоцелю. Эти ядра представляют собой ядра первичных желточных клеток. Помимо них

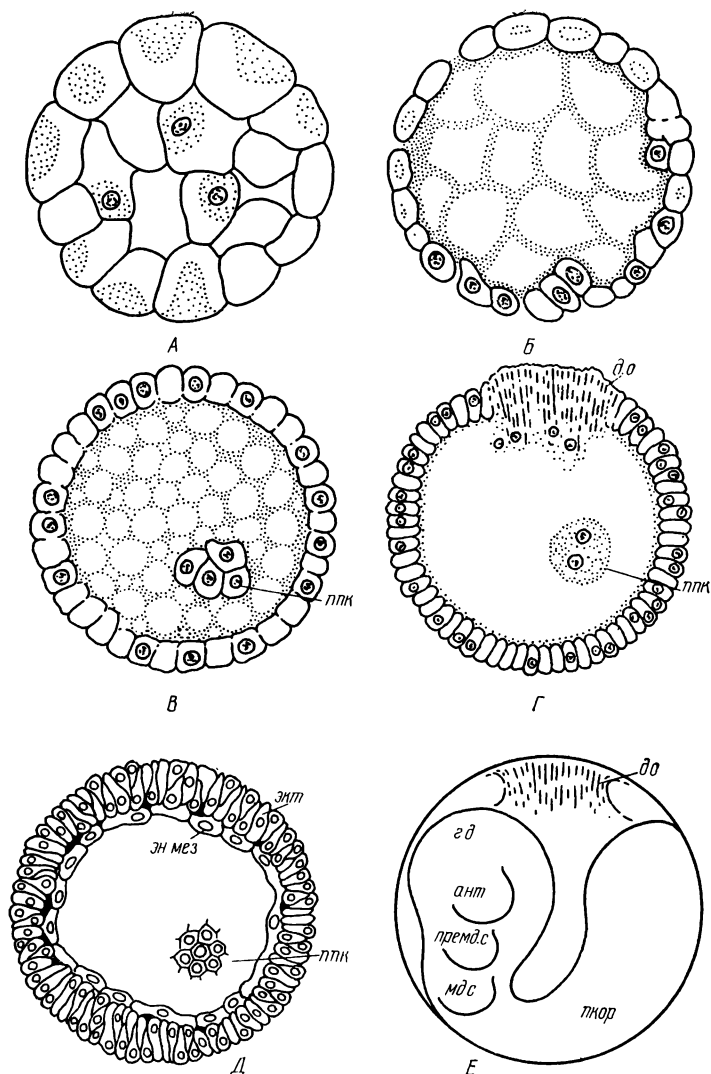
в глубине яйца присутствуют первичные половые клетки, вероятно, мигрирующие с периферии.

Обособление внутренних клеток у *Entomobrya* происходит иначе (см. рис. 38). Бластомеры, окружающие небольшой бластоцель, отделяют свои внутренние концы, лишённые ядер. Образуется безъядерная центральная масса, и желточные клетки заселяют ее впоследствии, мигрируя с периферии.

У *Tomosegus* ядра, вышедшие на периферию, продолжают делиться и сначала формируют островки бластодермы, не покрывающие полностью поверхность желтка. При формировании бластодермы некоторые из участвующих в этом процессе клеток мигрируют внутрь и заселяют желточный синцитий. Таким образом, у *Isotoma* основная масса желточных клеток формируется за счет ядер, оставшихся в глубине яйца, а у *Entomobrya* и у *Tomosegus* желточные клетки представляют собой иммигрантов с периферии. В ходе дробления и образования внутренних и наружных клеток ядра заметно мельчают. Их диаметр уменьшается с 16—18 до 4,5 мк.

У *Tomosegus* после образования бластодермы одна из многих мигрирующих с периферии клеток продолжает делиться внутри яйца быстрее других желточных клеток, и ее потомки выстраиваются вокруг бластоцеля. Существует мнение, что эти клетки представляют собой зачаток эпителия средней кишки, т. е. энтодерму (см. рис. 38). У *Isotoma* и *Sinella* возникает сходное клеточ-





40 Переход к поверхностному дроблению и дифференциация дорзального органа и полового зачатка. А — разделение наружных и внутренних бластомеров у *Isotoma* (по Ю. А. Филиппченко, 1912); Б — оформление бластодермы; В — выделение полового зачатка; Г — дифференциация дорзального органа у *Sinella*; Д — выделение энтомезодермы (энмез)

ное скопление, но оно представляет собой комплекс первичных половых клеток (рис. 40, Б, В). Они возникают либо за счет производных внутренних бластомеров, либо мигрируют с периферии на стадии не раньше 32 клеток.

После формирования бластодермы ее клетки делятся тангентально, и формируется внутренний слой клеток, подстилающий бластодерму (рис. 40, Д). Наружный слой является эктодермой, а внутренний совмещает в себе мезодерму и энтодерму у *Isotoma* и *Sinella*. После выделения нижнего листка яйцо, прежде округлое, становится грушевидным, и последующая дифференциация эктодермы приводит к выделению эмбриональной и экстраэмбриональной фракций (рис. 40, Е).

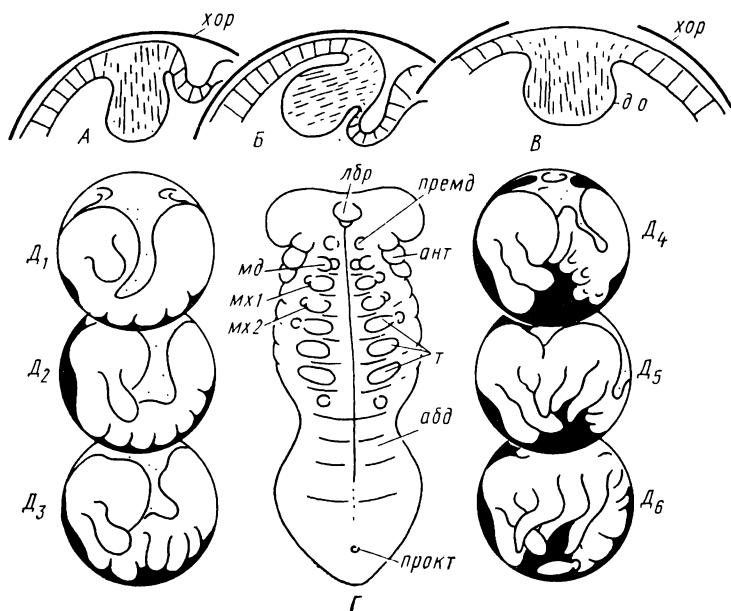
Меробластичность развития у *Collembola* проявляется отчетливо и своеобразно. Экстраэмбриональная бластодерма дифференцируется на клетки провизорной стенки тела и дорзальный орган, напоминающий дорзальный орган *Symphyla* (рис. 40, Г). Клетки энтомезодермы, подстилающие экстраэмбриональную фракцию эктодермы, частично сдвигаются под формирующуюся зародышевую полосу и частично мигрируют в желток, где подвергаются резорбции.

Вскоре после формирования дорзального органа выделяется эмбриональная кутикула, несущая у некоторых форм своеобразные кутикулярные выросты. Процесс отслоения кутикулы начинается с появления борозды, проходящей позади дорзального органа (рис. 41, А). Углубляясь, борозда увлекает за собой и дорзальный орган, который поворачивается при этом на 45° , а затем и на 90° вокруг своей оси (рис. 41, Б). В это время вся поверхность зародыша покрывается многочисленными морщинками, что способствует отслоению кутикулы. Далее происходит разрыв хориона, ставшего тесным для разбухающего яйца, и его замещает выделившаяся кутикула. Дорзальный орган вновь поворачивается вокруг своей оси, а увлекающая его борозда, так же, как и морщинки, расправляется (рис. 41, В). Вероятно, появление борозды и вращение дорзального органа способствуют разрыву хориона, создавая местное давление на его внутреннюю стенку.

у *Sinella*; Е — оформление зародышевой полосы в яйце *Sinella*:

г, д — головные доли, пкор — протокорм, ант — антенны, премд. с и мд. с — премандибулярный и мандибулярный сегменты, д. о. — дорзальный орган, экт — эктодерма, плк — половой зачаток

Вслед за разрывом хориона выделяется вторая эмбриональная кутикула, и объем развивающегося яйца увеличивается в полтора раза по сравнению с исходным состоянием. После этого начинается постепенное оформление зародышевой полоски в результате концентрации эмбриональной эктодермы и всех, за исключением ушедших в желток, клеток нижнего листка. В сформированном виде зародышевая полоска охватывает большую часть поверхности яйца и весьма напоминает зародышевую полоску микролецитальных многоножек (см. рис. 40, *Е* и рис. 41, *Г*). Головной отдел представлен головными долями, на которых позднее формируются зачатки антенн, место сужения соответствует премандибулярному, мандибулярному и, возможно, обоим максиллярным сегментам, а хвостовая лопасть представляет собой еще



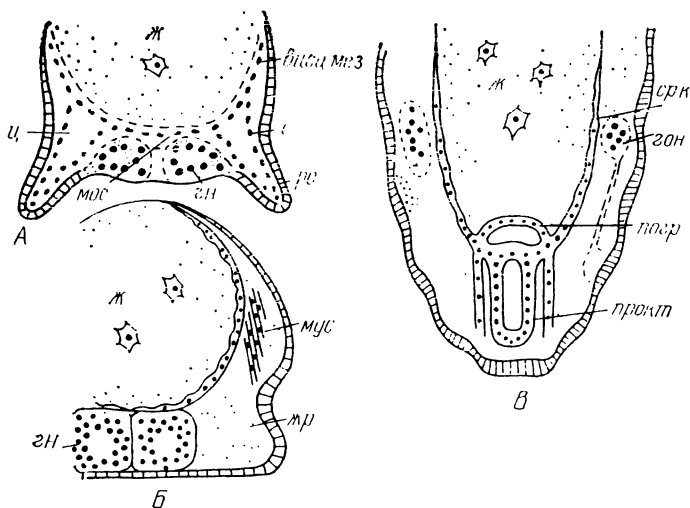
41 Вращение дорзального органа, разрыв хориона (*А — В*) и зародышевая полоска (*Г*) *Tomoscepus* *D*₁₋₆ — формирование вентрального изгиба зародышевой полоски (по Hofmann, 1911):

лбр — лабрум, *ант* — антенны, *премд*, *мд*, *мх 1*, *мх 2*, *т*, *абд* — премандибулярный, мандибулярный, максиллярные, грудные и брюшные сегменты, *прокт* — проктодеум, *д. о* — дорзальный орган, *хор* — хорион

недифференцированную область формирования остальных сегментов тела. У *Sinella* на этой стадии развития скопление клеток полового зачатка располагается вблизи хвостовой лопасти в желтке.

Сегментация начинается выделением сегмента мандибул, далее одновременно обособляются остальные сегменты головы и первый туловищный сегмент. Остальные сегменты туловища выделяются последовательно спереди назад, в чем можно усмотреть деятельность зоны нарастания. Зародышевая полоска при выделении этих сегментов не увеличивается в длину (рис. 41, Д).

Элементы нижнего листка по мере выделения отдельных сегментов образуют соответствующие сомиты, соединенные в каждом сегменте попарно тонкими одноклеточными мостиками (рис. 42, А). Эти соединительные мостики в дальнейшем приобретают значение одного из зачатков среднекишечного эпителия. Таким образом, при выделении сегментов и формировании в них сомитов про-



- 42** Дифференциация зародышевых листков у *Isotoma* (по Ю. А. Филиппенко, 1912). А — формирование и Б — разрыв соединительных мостиков сомитов (мос); В — формирование кишечника:

ц — целом, висц. мез, сом. мез — висцеральная и соматическая мезодерма, ср. к — средняя кишка, гн — ганглии, ро — придаток, ж — желток, мус — мускулы, жир — жировое тело, гон — зачаток гонады, прокт — проктодеум, погр — пограничная мембрана

исходит дифференциация нижнего листка на собственно мезодерму (сомиты) и энтодерму (соединительные мостики). У *Isotoma* сомиты развиваются в антеннальном, премандибулярном, мандибулярном, максиллярных, грудных и первых пяти брюшных сегментах. У *Anurida* сомиты оформляются и в шестом, анальном сегменте, который в отличие от *Isotoma* имеет собственный ганглий, что в некоторой степени напоминает состояние *Paragopoda*.

Формирование придатков либо предшествует появлению межсегментных границ (например, антенны, мандибулы и максиллы у *Sinella*), либо следует этому процессу. У *Anurida* и, вероятно, *Orchesella*, в отличие от остальных исследованных в этом отношении ногохвосток, придатки появляются и на премандибулярном сегменте. В момент выделения комплексного зачатка клипеуса и верхней губы (так называемый клипеолабрум), состоящего у *Orchesella* из двух парных и одного непарного компонента, зародышевая полоска уплощается на вентральной стороне (см. рис. 41, Д₃). Уплотнение является началом более глубокого впячивания зародышевой полоски в желток и ее перегибания на вентральную сторону, что в полной мере соответствует вентральному изгибанию зародышей низших *Atelocerata* (см. рис. 41, Д).

Под формирующейся верхней губой, в момент вентрального изгибания зародышевой полоски, намечается неглубокое впячивание стомодеума, а между вырастающими придатками крупные нейробласты начинают отделять более мелкие ганглиозные клетки. Сначала ганглиозные клетки образуют утолщенный медиальный тяж, но затем распределяются в два сближенных нервных ствола, на которых в виде местных утолщений дифференцируются ганглии (рис. 42, А, Б). Цепочки ганглиев, идущие параллельно друг другу на всем протяжении тела, расходятся впереди премандибулярного сегмента, и в соответствии с этим сегмент антенн разделяется на две половины. Между ними помещается зачаток клипеолабрума и углубление стомодеума. Вследствие неравномерного роста клипеолабрума он смещается под формирующийся стернит премандибулярного сегмента, и таким образом формируется обширная ротовая полость, отверстие которой располагается позади первоначального впячивания стомодеума. В связи с этим исходное

преоральное положение антенн сменяется на посторальное, но у *Tomosegus* антенны занимают посторальное положение с самого начала. Когда слепой конец стомодеума достигает желтка, брюшной отдел зародышевой полоски состоит из четырех сегментов, к которым примыкают еще не разделенные друг от друга два последних сегмента. Проктодеум на этой стадии развития намечен небольшим углублением. По сравнению со стомодеумом он развивается значительно позже.

У *Isotoma* в связи с образующимся стомодеумом и проктодеумом из окружающих клеток нижнего листка обособляются передний и задний зачатки эпителия средней кишки (рис. 42, В). Средняя кишка у этого вида формируется из трех пространственно разобщенных источников — переднего и заднего зачатков и диффузного зачатка, представляющего собой соединительные мостики между дифференцирующимися сомитами.

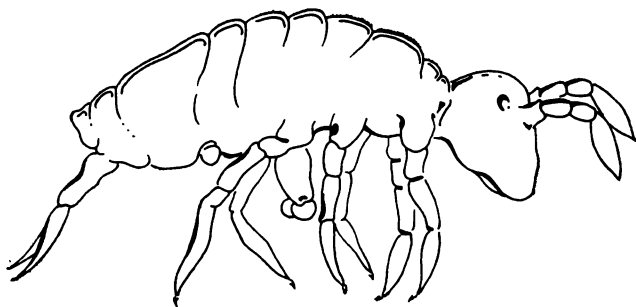
На первом сегменте брюшка в виде двух отдельных бугорков появляется зачаток вентральной трубки — колофора. Позднее бугорки удлиняются и срастаются основаниями, но у *Poduroidea* этот орган остается парным. Второй сегмент брюшного отдела никаких придатков не несет, но их зачатки формируются у *Anurida*. В виде парного, позднее сливающегося зачатка формируется зацепка на третьем сегменте брюшка и вилка на четвертом. Редукцию вилки у некоторых ногохвосток следует признать вторичным явлением, так как ее зачатки всегда появляются в эмбриогенезе. Тельсон, срастающийся с анальным сегментом, хотя и подвергается значительной редукции, все же сохраняется в виде трех пластинок, окружающих анальное отверстие.

Одновременно с дифференциацией брюшных придатков в головном отделе над ротовыми органами появляется утолщенный валик эктодермы, в виде ротовой складки окружающий челюсти эмбриона. В грудном и в первой половине брюшного отделов начинается формирование тергитов. В виде темных пятен они нарастают на полупрозрачную провизорную стенку тела. За нарастающей на желток эктодермой следуют мезодерма и энтодерма. Кардиобласты соединяются в сердечную трубку, а пласты энтодермы образуют замкнутый кишечник, в котором заключен желток и резорбирующийся дорзальный орган. Перед смыканием стенки тела на дорзальной стороне соединительные мостики сомитов как бы разры-

ваются погружающейся нервной цепочкой, и их отдельные клетки расходятся по поверхности желтка (рис. 42, А, Б).

Передний и задний зачатки энтодермы растут навстречу друг другу (рис. 42, В) и соединяются сначала с боков, затем вентрально и, наконец, по мере обрастания желтка, дорзально. Сомиты, отделенные друг от друга после разрушения соединительных мостиков, образуют три лопасти. Одна из лопастей, наиболее крупная, заходит в формирующийся придаток и дает начало элементам скелетной мускулатуры. Оставшаяся часть целома дифференцируется на висцеральную и соматическую мезодерму. Последняя, помимо отдельных мышц внутри сегмента, поставляет клетки жирового тела. Висцеральная мезодерма образует продольную и кольцевую мускулатуру кишечника и участвует в формировании гонад. Целомодукты, как правило, не развиты, но в своеобразной лабиальной железе ногохвосток ее концевой пузырек и лабиринт формируются как производные целомической полости и ее протока.

Формированию генитальной трубки предшествуют сложные перемещения первичных половых клеток. Они внедряются в ткани зародыша и в виде двух обособленных групп расползаются в сомиты правой и левой стороны тела. Сконцентрировавшись в висцеральных стенках сомитов третьего и четвертого сегментов брюшка, они впоследствии перемещаются в первый и второй сегменты и исчезают в четвертом. Таким образом, половые клетки, в конце концов, располагаются в трех первых



сегментах брюшка. Гонада эмбриона представляет собой скопление первичных половых клеток, окруженное висцеральной мезодермой (рис. 42, В).

При завершении органогенезов происходит концентрация нервной цепочки, и молодая ногохвостка (рис. 43), весьма напоминающая взрослую особь по пропорциям тела, покидает яйцо, а вернее эмбриональную кутикулу, заменившую лопнувший хорион.

Учитывая, что сформированная ногохвостка имеет сокращенное количество брюшных сегментов по сравнению с другими Apterygota и не наращивает их впоследствии, постэмбриогенез такого типа именуют олигоморфозом в противоположность анаморфозу и эпиморфозу. Обычно вылупляющиеся ногохвостки лишены пигментации. От линьки к линьке происходит увеличение размеров тела, и через 25—30 линек достигается окончательная величина. Ко времени первой яйцекладки самка *Ogchesella* испытывает 10—12 линек, и продолжает линять после достижения половой зрелости. Число возрастов у очень многих форм, вероятно, не стабилизировано. В природе ногохвостки живут 1—2 года.

Для постэмбриогенеза *Sinella* характерны следующие черты. Личинка, вылупляющаяся из яйца, напоминает фетус многоножек желточным характером питания и малой подвижностью в течение первых часов после вылупления. Весьма характерно незначительное изменение пропорций от возраста к возрасту и отсутствие строгой периодичности роста, так как увеличение размеров происходит и в интервалах между линьками. Половая зрелость достигается после 8—10 линек и примерно одновременно у самок и у самцов. С возрастом плодовитость самок сокращается, но количество отмеченных линек (25), вероятно, не является пределом.

ОНТОГЕНЕЗ PROTURA

Для Protura характерны черты глубокой примитивности в сочетании с чертами специализации. Примитивным признаком, сближающим Protura с многоножками, является слабая обособленность грудного отдела. Лишь наличие развитых конечностей позволяет выделить грудной отдел в качестве самостоятельной тагмы. Однако присутствие рудиментарных двучлениковых ножек на

трех первых сегментах брюшка снижает значение этого отличительного признака грудного отдела. В состав брюшка у *Protuga* входит 12 сегментов, что отличает их от типичных насекомых с 11-сегментным брюшком. Чертами специализации являются редукция глаз и антенн. На голове присутствует своеобразный чувствующий орган неясного назначения. Мелкие 0,5—1,5 мм с нежными покровами *Protuga* обитают под корой деревьев, в почве и растительных остатках, всегда требуя для своего существования высокой влажности.

Несмотря на тот интерес, который могло бы составить изучение развития *Protuga*, их эмбриогенез остается совершенно неизвестным, а в отношении постэмбрионального развития имеющиеся сведения отрывочны и малочисленны.

Парные гонады самок представлены герминальной зоной, продолжающейся в своеобразный вителлярый (рис. 44, А). Здесь, в полости просто устроенных фолликулов, расположены 2—5 ооцитов на разных стадиях оогенеза. Синтез желтка начинается не одновременно в правом и левом яичнике. Например, у одной и той же особи желток синтезируется в третьем фолликуле одного яичника, а в шестом фолликуле другого яичника ооцит уже заканчивает накопление желтка. Овариолы продолжают в парные яйцеводы, которые сливаются на уровне седьмого сегмента брюшка. Полость вагины открывается наружу парой самостоятельных половых отверстий, что свидетельствует о вторичности слияния яйцеводов.

Сформированное яйцо *Protuga* имеет эллиптическую форму и не превышает 0,2 мм в длину. Вероятно, что желтка в яйце относительно немного, и формирующаяся личинка занимает в нем изогнутое положение. Первое предположение основано на сопоставлении размеров ооцитов до и после накопления желтка, а второе вытекает из того факта, что вылупляющаяся личинка по крайней мере в два раза длиннее яйца.

Наиболее характерной чертой постэмбрионального развития *Protuga*, сближающей их с многоножками, является анаморфоз. Из яйца выходит личинка с 9 брюшными сегментами. На следующих стадиях, вплоть до четвертого возраста, число сегментов постепенно увеличивается до окончательного состояния, когда в состав брюшка входит уже 12 сегментов (рис. 44, Б—Д).

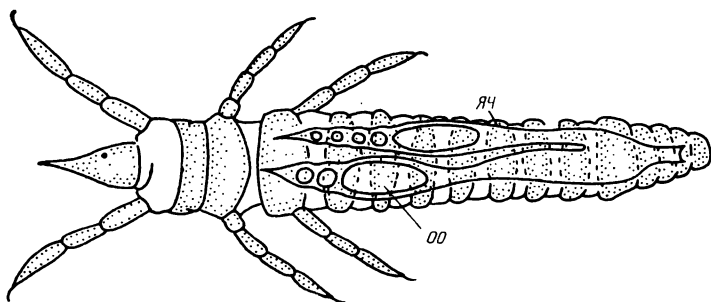
В постэмбриональный период развития *Protura* проходят шесть возрастов, из которых последний — имаго. После достижения половой зрелости *Protura*, вероятно, не линяют. В постэмбриональном развитии можно выделить следующие состояния:

Пренимфа, вылупляющаяся из яйца, имеет еще недоразвитые придатки и 9-сегментное брюшко. Ее размеры не более 0,4—0,6 мм.

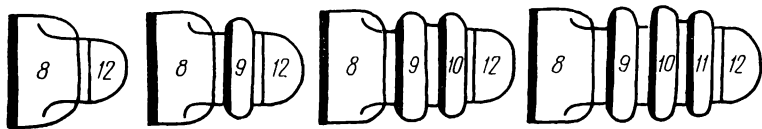
Протонимфа сохраняет девять сегментов в брюшном отделе, но отличается от пренимфы вполне развитыми придатками и несколько большими размерами (0,5—0,7 мм).

Дейтонимфа имеет в составе брюшка десять сегментов, а ее размеры достигают 0,6—0,9 мм.

Тритонимфа приобретает сразу еще один или сразу же два новых сегмента, и ее брюшко состоит из 12 сегментов. Отличается от дейтонимфы наличием ге-



А



Б

44 Половозрелая самка *Protura* (А) (по Berlese, 1909) и анаморфное наращивание последних сегментов брюшка (Б) (по Obenberger, 1963):

яч — яйцник, оо — ооциты

гитальной капсулы и несколько большими размерами (0,8—1,1 мм).

Метанимфа (преимаго) во всех отношениях напоминает половозрелое животное, за исключением еще не вполне развитой генитальной капсулы.

Имаго является шестым и последним возрастом в развитии *Protura*.

В ходе постэмбрионального развития наблюдаются отдельные органоанаморфозы, из которых наиболее явным является пополнение набора щетинок. На стадии метанимфы имеется уже полный набор щетинок, характерный для взрослого организма.

ОНТОГЕНЕЗ *DIPLURA*

Стройные и небольшие (2—5 мм, редко до 40 мм), с очень тонкими покровами двухвостки обитают под камнями, в земле, под корой и других укромных местах, где питаются разлагающимися растительными остатками.

В сравнении с *Protura* двухвостки более близки к типичным насекомым. Это проявляется в большой обособленности грудной тагмы и редукции числа сегментов брюшка до десяти.

У представителей рода *Campodea* на первом сегменте брюшка присутствуют рудиментарные двучлениковые ножки, на последующих сегментах, вплоть до седьмого, — одночлениковые придатки и связанные с ними выпячивающиеся мешочки. У представителей рода *Jarux* двучлениковые придатки брюшных сегментов не развиваются. Наличие брюшных конечностей, хоть и рудиментарных, сближает двухвосток с *Protura* и с многоножками.

Яичник *Diplura*, как правило, парный, и у крупного *Jarux* составлен сегментарно расположенными яйцевыми трубочками. Оогенез, вероятно, нутриментарного типа.

Эмбриогенез *Diplura* изучен крайне недостаточно. Небольшие (диаметром в 0,4 мм) и округлые яйца откладываются группами по 2—5 шт. Внутри яйца равномерно рассеяны желточные гранулы, лишь центральное околядерное скопление плазмы свободно от них. Пери-

плазма развита слабо. Синкарион располагается в центре яйца (рис. 45, А).

Дробление единственного исследованного вида *Cam-podea staphylinus* с самого начала поверхностное (рис. 45, Б — Е). После шестого синхронного деления ядра достигают периферии (рис. 45, Е). Продолжая делиться, они формируют более или менее равномерную бластодерму. Внутри желтка в это время ядер нет.

На вентральной стороне яйца, в результате концентрации элементов бластодермы, формируется небольшой зародышевый диск, внутри которого ядра располагаются в два слоя (рис. 45, Ж). После формирования бластодиска клетки бластодермы продолжают стягиваться к нему, и вскоре почти вся вентральная сторона яйца оказывается покрытой утолщенной бластодермой (рис. 45, З). Дорзальная сторона облечена очень тонким плазматическим слоем с редко расположенными ядрами.

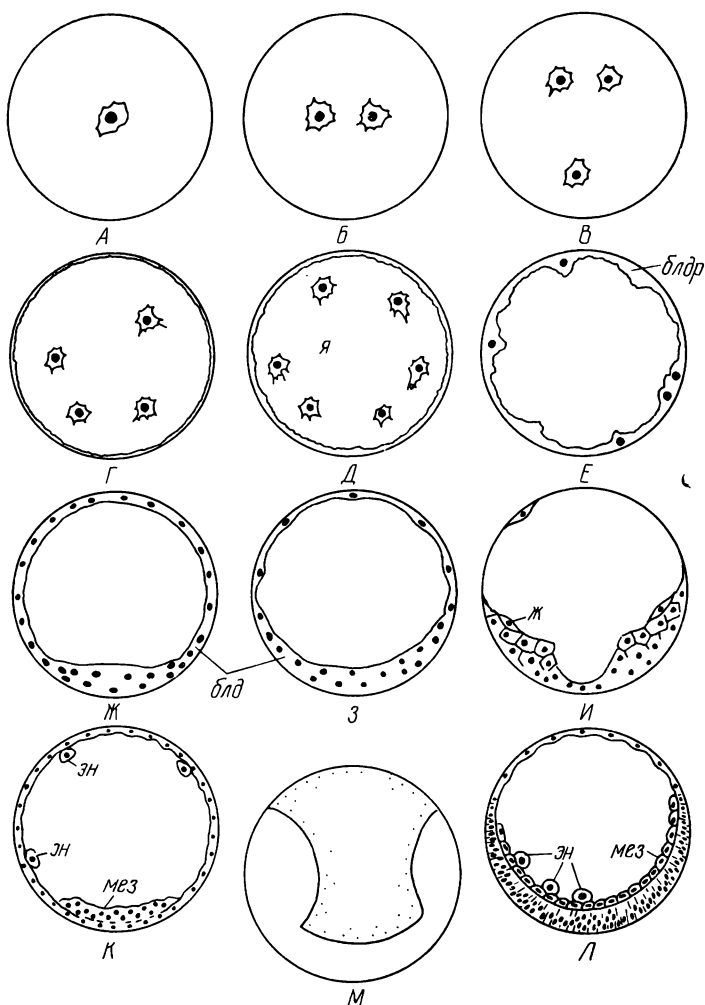
В результате продолжающейся концентрации клеток бластодермы у границы зародышевого диска образуется утолщенный валик, а сам диск становится однослойным в своем центре (рис. 45, И). Некоторые клетки утолщенного валика мигрируют под поверхность. После их миграции зародышевый диск снова утолщается в центре. Проникая под поверхность, клетки располагаются на желтке и, продолжая делиться, образуют небольшие клеточные островки на поверхности желтка. Эти клеточные скопления представляют собой будущую энтодерму. После того как зародышевый диск станет особенно толстым, в центре из него выселяются многочисленные клетки с более мелкими ядрами, чем ядра будущих энтодермальных клеток. Располагаясь под поверхностью зародышевого диска, эти клетки формируют зачаток мезодермы (рис. 45, К).

После обособления зародышевых листков зародышевый диск преобразуется в зародышевую полоску (рис. 45, М), а лежащая под ним мезодерма распределяется в две ленты.

Зародышевая полоска *Diplura* напоминает зародышевые полоски ногохвосток и микролецитальных многоножек, но формирование бластодиска сравнимо с соответствующими процессами макролецитальных многоножек. После оформления зародышевой полоски она приступает

к сегментации (рис. 45, Н). Сегментация распространяется от головных долей назад, к хвостовой лопасти. На оформляющихся сегментах появляются придатки. Они формируются и на премандибулярном сегменте, и на сегментах брюшного отдела.

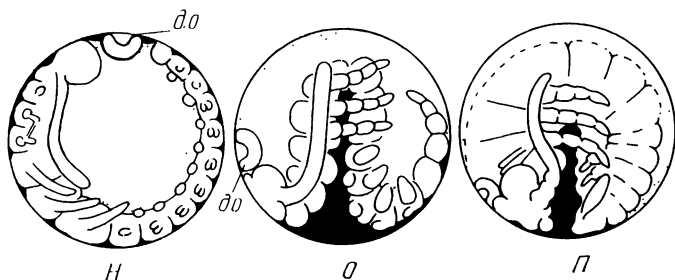
Из экстраэмбриональной бластодермы, в результате размножения и концентрации ее элементов, формирует-



ся дорзальный орган, и в это время выделяется эмбриональная кутикула. Однако вращения дорзального органа и последующего разрыва хориона, как это наблюдается у ногохвосток, у двуххвосток не происходит. Одновременно с формированием дорзального органа энтодермальные островки мигрируют с поверхности желтка в его глубину.

Вентральное изгибание начинается появлением борозды позади грудного отдела (рис. 45, *О, П*). При этом дорзальный орган значительно уменьшается и, перемещаясь вместе с зародышевой полоской, оказывается смещенным на переднюю сторону яйца. Дальнейшее удлинение зародышевой полоски приводит к тому, что ее хвостовая лопасть выталкивается на левую сторону, а сама зародышевая полоска образует неполный виток спирали внутри яйца. Последующих наблюдений не было. Согласно имеющимся данным, среднекишечный эпителий формируется после вылупления молодого животного из яйца.

Постэмбриональные превращения не сопровождаются появлением новых сегментов тела и, таким образом, носят характер эпиморфоза. Количество линек не стабилизировано, и они продолжают после наступления половой зрелости. Переход от одного возраста к другому сопровождается весьма ограниченными органоанаморфозами.



- 45 Дробление (*А — З*), дифференциация зародышевых листков (*И — Л*), оформление (*М*), сегментация (*Н*) и вентральное изгибание (*О, П*) зародышевой полоски *Camptodea* (по Uzel, 1898):

д.о — дорзальный орган, *я* — ядра дробления, *блдр* — бластодерма, *блд* — зародышевое пятно, *эн* — энтодерма, *мез* — мезодерма

Щетинохвостки — типичные насекомые. По своему облику они несколько напоминают двуххвосток, с которыми ранее объединялись в один отряд. Обособление грудного отдела, строение полового аппарата и многие черты онтогенеза сближают щетинохвосток с *Pterygota*. Рудиментарные брюшные конечности и линька во взрослом состоянии сближают щетинохвосток с другими первично-бескрылыми насекомыми и многоножками.

Яичник *Thysanura*, в отличие от всех представителей рассмотренных ранее групп, разделяется на овариолы, или яйцевые трубочки. Каждая овариола разделяется на апикальную камеру — гермарий, в котором сосредоточены недифференцированные оогонии, и вителлярый, заполненный развивающимися ооцитами. Гермарий формируется из зачатков, сравнимых с зачатками гонад у *Collembola* и других низших *Atelocerata*, но вителлярый является новообразованием. В овариолах *Thysanura* трофические функции выполняют фолликулярные клетки, которые в связи с этим достигают значительного развития. Отсутствие специализированных трофоцитов — характерный признак овариол паноистического типа.

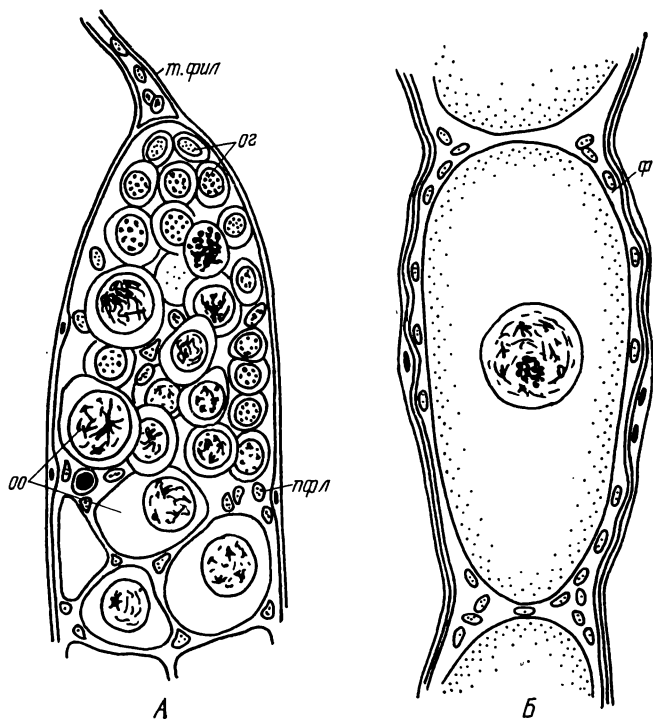
Помимо *Thysanura*, паноистические яйцевые трубочки присутствуют у низших *Pterygota* и считаются наиболее примитивными для насекомых вообще. Однако более примитивным следует считать яичник ногохвосток, еще не оформленный в овариолы, в котором роль питающих элементов принадлежит абортивным яйцеклеткам. Вероятно, отсутствие трофоцитов в паноистической овариоле способствует гипертрофии фолликулярных клеток. В свою очередь сильное развитие фолликулярных клеток служит основой для формирования вителлярия и вообще овариолы.

Считается, что клетки фолликулярного эпителия развиваются из недифференцированной висцеральной мезодермы и поэтому противопоставляются собственно половым клеткам, возникающим из первичного полового зачатка. Очевидно, что переход трофических функций от абортивных яйцеклеток к клеткам фолликулярным способствует более полному использованию потомков первичных половых клеток и повышению яйцепродукции.

Яичник *Thermobia* и *Lepisma* имеет 5 пар овариол, впадающих в парные латеральные яйцеводы, которые

открываются в непарный медиальный яйцевод. У *Petrobius* в каждом яичнике присутствует 7 овариол.

Внутри гермария сосредоточено большое количество оогониев, целиком заполняющих его верхнюю половину, и первичных ооцитов, расположенных вблизи вителлярия (рис. 46, А). Среди них рассеяны многочисленные мелкие ядра префолликулярных клеток, слившихся в синцитий. За счет этих клеток формируются отдельные фолликулы. Первичные ооциты, выходящие из гермария, спускаются в полость формирующегося фолликула. Таким образом, все выходящие из гермария ооциты облекаются отдельным фолликулом и постепенно смещаются к основанию вителлярия. Их место занимает следующий



46 Оогенез *Thermobia* (из Bonhag, 1965). А — гермарий; Б — часть вителлярия:

т. фил — терминальный филламент, ог — оогонии, оо — ооциты, пфл — префолликулярная ткань, ф — стенка фолликула

фолликул с вышедшим из гермария ооцитом. Формируется целая цепочка фолликулов с ооцитами, находящимися на последовательных стадиях оогенеза. Вителлярый, помимо общей с гермарием оболочки, имеет собственную оболочку — тунику.

Ооцит, спускающийся в вителлярый, имеет относительно очень крупное ядро на стадии профазы первого деления созревания и очень небольшое количество плазмы (рис. 46, Б). Питательные вещества — предшественники синтезируемого желтка, извлекаются клетками фолликулярного эпителия непосредственно из гемолимфы и транспортируются в ооцит. Самый молодой ооцит, только что вышедший из гермария, лишь приступает к построению своей ооплазмы, в то время как ооциты, расположенные ниже его, уже синтезируют ооплазму и желток. В самых последних, ближайших к латеральным яйцеводам фолликулах завершается накопление желтка и секретируется хорион. После овуляции (выхода сформированного яйца в полость латерального яйцевода) фолликул, лишенный ооцита, распадается, дегенерирует и остается в виде «желтого тела» у основания овариолы. На его место в вителлярии сдвигается следующий фолликул, распадающийся в свою очередь после овуляции. Количество фолликулов пополняется размножением префолликулярных клеток у основания гермария.

Щетинохвостки откладывают яйца поодиночке или небольшими группами по 3—5 шт. в скважины почвы, разлагающиеся растительные остатки и прочие субстраты с постоянной и высокой влажностью. Облеченные тонким хорионом, яйца не сохраняют первоначальной эллиптической формы и в зависимости от окружающего их пространства принимают чечевицеобразную или даже уплощенную форму. Однако у *Thermobia* яйца сохраняют эллиптическую форму и после откладки.

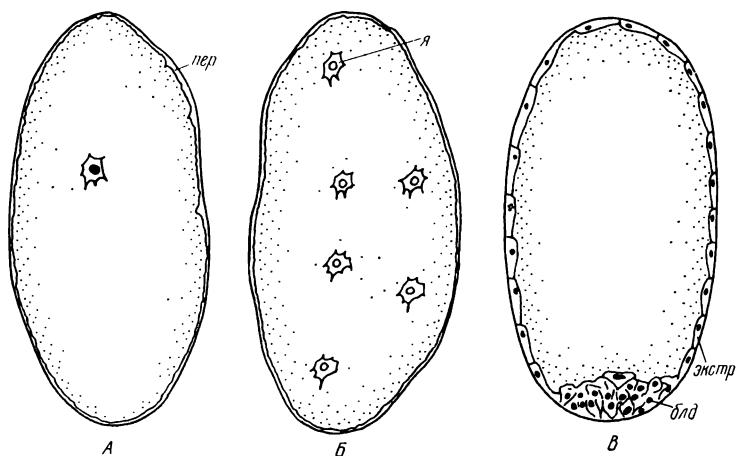
Яйца относительно богаты желтком и не обнаруживают сколько-нибудь отчетливой полярной дифференциации. Пожалуй, лишь у *Thermobia* неоднородность распределения компонентов яйца проявляется в положении ядра в вегетативной половине яйца. Периплазма не развита или чрезвычайно тонка. О ее присутствии у *Thermobia* можно судить по мелкой зернистости периферического желтка. У *Lepisma* и *Petrobius* периплазма хотя и очень тонка, но все же различима. Размеры яиц всех исследованных представителей группы болес или менее

одинаковы: более крупные *Thermobia* откладывают яйца размером в 1000×800 мк, а более мелкие *Lepisma* — 960×720 мк.

Дробление яиц *Thysanura* — типично поверхностное (рис. 47, А, Б). После выделения полярных телец и формирования синкариона образуется большое количество ядер дробления, постепенно расходящихся к периферии. Некоторая часть ядер остается внутри желтка и дифференцируется в вителлофаги. У *Thermobia* деления ядер синхронны до четвертого деления дробления, у *Stenolepisma* до пятого, а у *Lepisma*, вероятно, до седьмого.

Плоскость первого деления наклонена к длинной оси эллиптического яйца *Thermobia*, что позволяет гомологизировать эту ось с анимально-вегетативной осью яиц низших *Atelocerata*. Эта гомологизация подтверждается преимущественным выделением полярных телец на дорзальной стороне яйца, вблизи его верхнего полюса, и целым рядом других черт.

После второго деления ориентация митотических веретен не обнаруживает какого-либо порядка, и, лишь непосредственно перед выходом на периферию яйца, ве-



47 Яйцо (А) и его дробление (Б) у *Lepisma* (по А. Г. Шарову, 1953); В — образование зародышевого пятна у *Petrobius* (по Larink, 1970):

пер — периплазма, я — ядра дробления, экстр — экстраэмбриональная бластодерма, блд — зародышевое пятно

ретена ориентируются параллельно поверхности. После четвертого деления ядра выстраиваются в виде концентра. В этот момент у *Thermobia* начинается распадение желтка на отдельные желточные шары, так называемое вторичное дробление желтка. У *Ctenolepisma* распадение желтка начинается позже, во время формирования бластодермы. Оформление желтка в желточные шары у *Ctenolepisma* начинается у периферии и распространяется в центростремительном направлении.

Перед выходом в периплазму ядра дробления выстраиваются непосредственно под поверхностью, но некоторая их часть остается в глубине желтка и преобразуется в вителлофаги. Так как ядро яйца *Thermobia* располагается ближе к заднему полюсу, то ядра дробления более многочисленны в задней половине яйца и выходят на периферию неодновременно. У *Ctenolepisma* сходный результат достигается ускорением митозов в задней половине яйца. У *Lepisma* распределение ядер дробления под поверхностью более или менее равномерно.

Выходящие на периферию ядра вместе с окружающей их плазмой формируют отдельные клетки бластодермы и постепенно объединяются в единый эпителий. Клетки бластодермы начинают интенсивно делиться, и бластодерма становится более густой и высокой. У *Thermobia* количество митозов в бластодерме задней половины яйца постепенно возрастает, и образующиеся клетки становятся более мелкими в этом районе. Вследствие этих различий митотической активности на заднем полюсе яйца оформляется небольшое зародышевое пятно (или бластодиск), составленное примерно из 700 клеток. Сходное положение занимают формирующиеся зародышевые образования у *Machilis* и *Petrobius* (рис. 47, В), но у *Lepisma* оно образуется хотя и вблизи заднего полюса яйца, но на его вентральной стороне. В последнем случае зародышевое пятно образуется в большей степени за счет концентрации бластодермы, чем в результате усиления митотической активности.

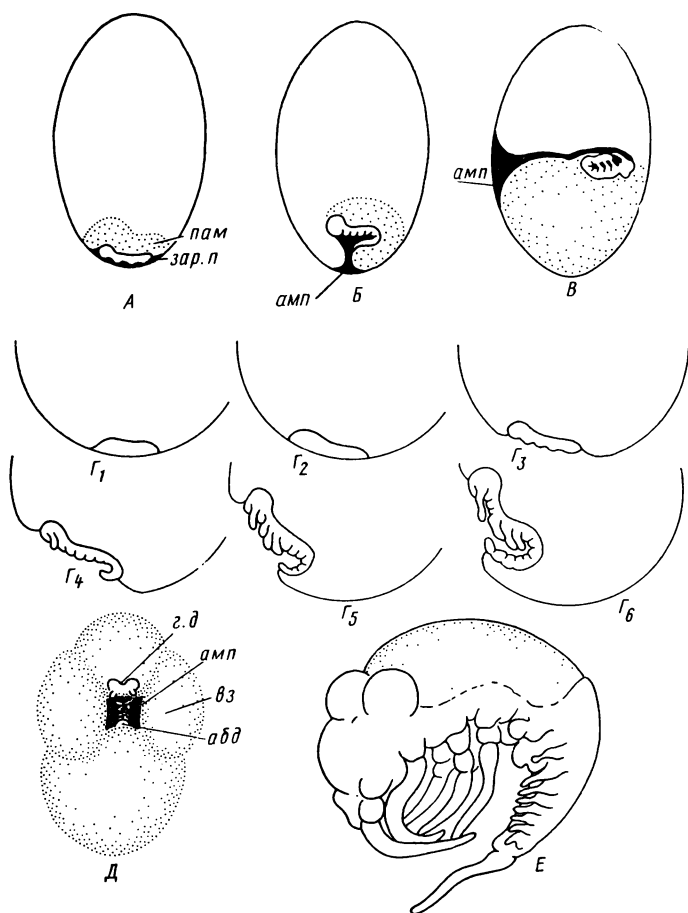
Зародышевое пятно представляет собой эмбриональную фракцию бластодермы и позднее преобразуется в зародышевую полоску, а вся остальная экстраэмбриональная бластодерма дает начало серозе и у некоторых форм дорзальному органу. Экстраэмбриональная фракция бластодермы соответствует провизорной стенке тела

низших *Atelocerata* и представителей других групп членистоногих животных. У *Thysanura* разделение бластодермы на эмбриональную и экстраэмбриональную фракции в связи с формированием зародышевых оболочек обнаруживает некоторое своеобразие. У *Machilis* и *Petrobius* помимо зародышевого пятна дифференцируется так называемый проамнион, окружающий зародышевое пятно. Впоследствии проамнион развивается в амниотическую зародышевую оболочку. При обособлении проамниона зародышевое пятно расположено внутри более широкой зоны (рис. 48, А), клетки которой отличаются и формой, и более тесным расположением от остальной экстраэмбриональной бластодермы. У *Machilis* зона проамниона заходит несколько дальше на вентральную сторону яйца, чем на дорзальную, а у *Petrobius* это смещение выражено в еще более отчетливой форме.

Таким образом, помимо собственно эмбриональной фракции бластодермы — зародышевого пятна, в яйце некоторых щетинохвосток выделяется зона проамниона. За ней следует собственно экстраэмбриональная бластодерма, образующая иногда дорзальный орган на верхнем (анимальном) полюсе яйца, состоящий у *Thermobia* из 6—10 округлых клеток. Полагают, что проамнион дифференцируется из экстраэмбриональной бластодермы, но не менее вероятно его происхождение и из исходной эмбриональной фракции.

Зародышевое пятно, вначале округлое, постепенно удлиняется. На его переднем конце оформляются головные доли, а в хвостовом районе появляется поперечная бороздка (рис. 48, Б, Г). Эта бороздка увлекает за собой зародышевую полосу в глубину желтка. При этом зародышевая полоска сгибается на вентральную сторону и оказывается на дне глубокой полости, боковые стенки которой образованы проамнионом (рис. 48, В). Проамнион образует амниотические складки, нависающие над зародышевой полоской. Они не смыкаются друг с другом, и полость амниона сообщается с субхориональным пространством широким амниопором; у *Machilis* и *Thermobia* амниопор остается широким, но у *Lepisma* амниотические складки сближаются, и амниопор суживается. Хотя полного смыкания амниопора не происходит, амниотическая полость изолируется от субхорионального пространства при первой эмбриональной линь-

ке. Выделенная кутикула замыкает узкий амниопор кутикулярной пробкой. Полное смыкание амниотических складок отмечено у *Stenolepisma*. У *Petrobius* зародышевый диск погружается под бластодерму и смещается



- 48** Бластокинез у *Machilis* (A — B) (по Heymons a. Heymons, 1905) и *Petrobius* (Г) (по Larink, 1970); Д — погружение зародышевой полоски в желток; Е — завершение бластокинеза и обрастание желтка у *Petrobius*:

ам — амнион, зар. п — зародышевая полоска, г. д — головные доли, абд — конец брюшка, пам — проамнион, амп — амниопор, вз — вздугия желтка вокруг амниопора

на вентральную сторону яйца (рис. 48, Г₁₋₆). После этого он начинает вворачиваться в желток, при этом желточная масса образует четыре вздутия (рис. 48, Д). Формирование этих вздутий указывает на то, что вентральное изгибание не ограничивается зародышевой фракцией, а распространяется на прилежащие части желтка. В этом отношении состояние *Petrobius* несколько напоминает состояние *Machilis* и до некоторой степени *Symphyla*, округлое яйцо которых сгибается пополам.

Зародыш, увлеченный в глубину желтка, продолжает удлиняться и вскоре начинает сегментировать. У *Machilis* и *Petrobius* в отличие от *Thermobia*, *Lepisma* и *Ctenolepisma* сегментация начинается до погружения зародышевой полоски. В частности, у *Petrobius* появление зачатков антенн, мандибул и максилл отмечает выделение соответствующих сегментов в еще не погруженной зародышевой полоске. Выделению этих сегментов предшествует оформление сегментарных скоплений мезодермы.

В глубине желтка зародышевая полоска испытывает громоздкие и чрезвычайно сложные перемещения, которые называют бластокинезами. У всех исследованных щетинохвосток, несмотря на разительное сходство в процессах дифференциации зародышевой полоски и в последующих органогенезах, бластокинезы всегда своеобразны. У *Machilis* согнутая на вентральную сторону зародышевая полоска описывает полукруг в сагиттальной плоскости и поворачивается вентральной стороной к верхнему полюсу яйца, как бы опрокидываясь навзничь. Через некоторое время она начинает двигаться в противоположном направлении, головным концом вперед, и постепенно выходит на поверхность желтка с вентральной стороны яйца. Перемещению зародышевой полоски сопутствует стягивание серозы в направлении дорзального органа, и при этом создается впечатление, что именно стягивание серозы извлекает зародышевую полоску из глубин желтка.

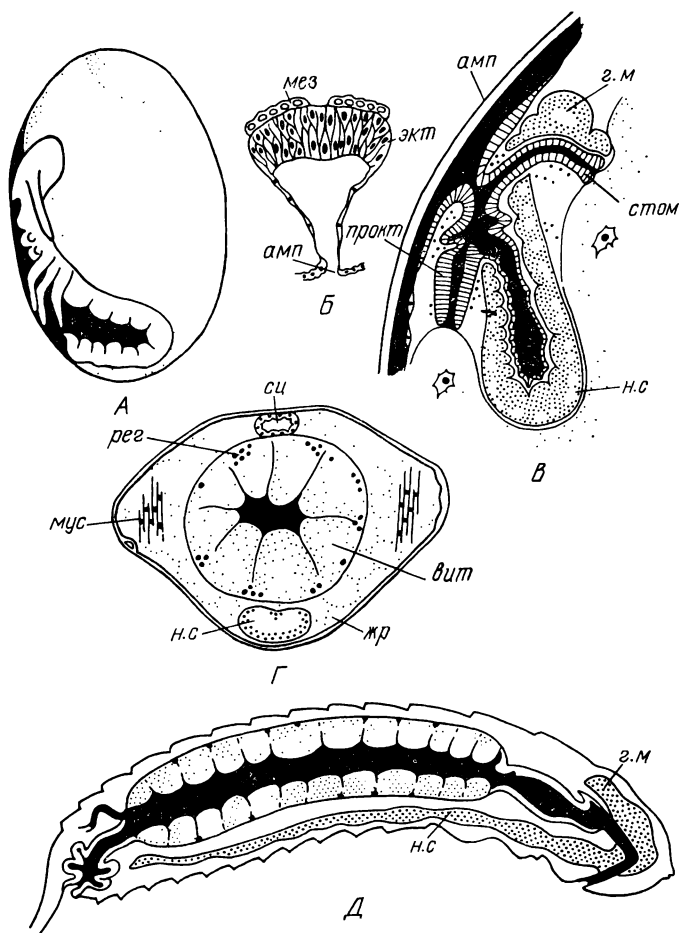
У *Thermobia* борозда вентрального изгиба проходит в области будущих шестого и седьмого сегментов брюшка, и бластокинезы менее сложны. Задний конец зародышевой полоски инвагинирует в желток, а экстраэмбриональная бластодерма слегка надвигается на ее передний и боковые края. Здесь образуются амниотические складки, нависающие над зародышевой полоской,

но никогда не покрывающие ее целиком. В отличие от *Machilis* у *Thermobia* хвостовая лопасть не погружается глубоко в желток, а остается вблизи поверхности. Удлиняясь и сегментируясь, зародышевая полоска постепенно выходит на вентральную сторону яйца и приступает к обрастанию желтка.

У *Lepisma* бластокинезы начинаются погружением зародышевого пятна с задне-вентральной стороны яйца, где оно дифференцируется от экстраэмбриональной бластодермы. Погружение сопровождается образованием амниотических складок, нарастающих на зародышевую полоску, но в ходе этих процессов зародышевая полоска не меняет ориентации в отношении осей яйца. Лишь позднее, выходя на поверхность вентральной стороны яйца, она приближается головным концом к верхнему полюсу, и сагиттальная ось зародышевой полоски ориентируется в направлении длинной оси яйца (рис. 49, А).

Таким образом, несмотря на разнообразие бластокинезов, у *Thysanura* можно выделить следующие общие черты. Погружение зародышевой полоски в желток начинается формированием борозды, проходящей в задней половине протокорма. Это явление гомологично вентральному изгибанию зародышевых полосок низших *Ate-locerata*. У *Thysanura* эта борозда вентрального изгиба располагается ближе к заднему концу зародышевой полоски, а не рассекает ее пополам. Далее, несмотря на то, что перемещения зародышевого пятна или полоски начинаются с разных мест — с заднего полюса у большинства исследованных форм и с задне-вентральной стороны яйца у *Lepisma* и *Petrobius*, в конечном счете зародышевая полоска всегда выходит на вентральную сторону яйца.

Перейдем к рассмотрению процессов, развертывающихся в зародышевой полоске вне зависимости от ее перемещений в яйце. Вскоре после обособления зародышевого пятна от экстраэмбриональной бластодермы слагающие его клетки начинают интенсивно размножаться и располагаются в два или в несколько слоев (см. рис. 47, В). Некоторые из образующихся клеток выклиниваются под поверхность зародышевого пятна и, проходя в желток, пополняют набор желточных клеток — вителлофагов. Эти клетки именуются вторичными желточными клетками в отличие от первичных, оставшихся в глубине яйца при центробежном расхождении ядер дробления.



- 49** Зародышевая полоска *Lepisma*, вышедшая на поверхность желтка после blastokinesis (А) и выделение мезодермы (Б); В — сагиттальный разрез зародышевой полоски в конце blastokinesis; Г и Д — поперечный и продольный срез личинки первого возраста (по Neumons, 1897; А. Г. Шарову, 1953):

амп — амниопор, экт — эктодерма, мез — мезодерма, вит — желточные клетки, рег — регенеративные гнезда, стом — стомодеум, прокт — проктодеум, н. с — брюшная нервная цепочка, г. м — головной мозг, сц — спинной сосуд, мус — мышцы

Далее в центре многослойного зародышевого пятна, к этому времени уже несколько удлиненного, снова начинается размножение и выклинивание клеток. Проходя под зародышевое пятно, эти клетки распределяются в виде рыхлого слоя и представляют собой мезодерму (рис. 49, А). С этого времени зародышевое пятно, преобразовавшееся в зародышевую полосу, складывается из мезодермы (подстилающего рыхлого слоя клеток) и эктодермы. Однако это разделение зародышевых листков не вполне точно. Та часть, которую называют эктодермальной, еще некоторое время продолжает выделять мезодермальные элементы.

У *Thermobia* выделение мезодермальных клеток сопровождается формированием конуса пролиферации, своей вершиной обращенного в глубь яйца. По мере удлинения зародышевой полосы рыхлый слой мезодермы становится более плотным, и зародышевая полоска приобретает разделение на головные доли и протокорм. Выделение мезодермы у *Petrobius* происходит на ранних стадиях оформления зародышевого пятна. Здесь у внутренней поверхности зародышевого диска образуется небольшое скопление ядер, не отделенных друг от друга клеточными стенками. Они образуются у заднего края зародышевого пятна и распределяются под ним в виде сплошного слоя синцитиальной мезодермы.

У *Thermobia* первым указанием на начавшуюся сегментацию является формирование межсегментной борозды, отделяющей головные доли от протокорма. Вскоре спереди и позади этой борозды оформляются новые сегменты, отмеченные в эктодерме межсегментными перегородками, а в мезодерме — оформляющимися сомитами. У *Lepisma* происходит одновременное обособление сомитов премандибулярного, мандибулярного, максиллярного и лабиального сегментов, и лишь после этого намечаются межсегментные борозды. Далее сегментация распространяется назад, выделяя сначала сегменты грудного, а затем и брюшного отделов. У *Thermobia* после выделения пятого брюшного сегмента сегментация приостанавливается. Эта пауза напоминает временное прекращение сегментации у *Hanseniella* (*Symphyla*). После формирования пятого брюшного сегмента эмбриогенез *Hanseniella* заканчивается, и после некоторого перерыва уже в процессе постэмбриогенеза нарастаются еще четыре сегмента.

У *Thysanura* отмечено 20 пар сомитов: преантеннальные, антеннальные, премандибулярные, мандибулярные, максиллярные, лабиальные, три пары грудных и одиннадцать пар брюшных сомитов. В ходе оформления сомитов в сегментах брюшного отдела на переднем конце зародышевой полоски намечается впячивание стомодеума, а на заднем конце — проктодеума (рис. 49, Б). Антенны смещаются в преоральное положение, и появляются придатки на 2—10 сегментах брюшка, помимо обычных зачатков челюстей и ног. На первом брюшном сегменте из соответствующей пары зачатков формируются плейроподии — своеобразный эмбриональный орган, выполняющий секреторную функцию в момент отслаивания эмбриональных кутикул. Плейроподии редуцируются на поздних стадиях эмбриогенеза, как и придатки других сегментов брюшного отдела.

Дифференциация сегментов сопровождается весьма своеобразным формированием целомических полостей. Однослойные сомиты в результате размножения образующих их элементов постепенно сворачиваются в пузырьки и, таким образом, формируются целомическая полость и разделяемые ею соматический и висцеральный листки мезодермы. В преантеннальном, премандибулярном и одиннадцатом сегментах брюшка целома не формируются, и их сомиты остаются однослойными.

Процесс формирования целома начинается в грудных и челюстных сегментах и постепенно распространяется назад. Каждый целом дифференцируется на три доли: наиболее крупную придаточную долю, которая заходит в формирующийся придаток и образует его мускулы, менее развитую дорзо-ростральную долю и слабо развитую дорзо-анальную. Клетки основной части придаточной доли целома образуют всю туловищную мускулатуру. В соседних сегментах, начиная от сегмента максилл и до десятого сегмента брюшка, дорзо-анальная доля целома переднего сегмента соприкасается с дорзо-ростральной долей заднего.

При обрастании желтка целомические мешки распадутся, и, хотя формирование тергитов происходит первоначально в задних сегментах брюшка, их целома сохраняются более долго. На границе висцерального и соматического листка располагаются кардиобласты, формирующие дорзальный кровеносный сосуд при смыкании

тергитов (рис. 49, Г). Аорта возникает за счет клеток мезодермы, лежащих вблизи антенн. Мезодерма, располагающаяся у основания верхней губы, дает начало мускулатуре стомодеума, а несегментированное мезодермальное скопление хвостовой лопасти образует мышечную обкладку проктодеума. Из соматической мезодермы возникает наряду с мускулатурой жировое тело. Первым признаком дифференциации клеток жирового тела является появление жировых капель в цитоплазме.

Половые клетки отмечены достоверно лишь при формировании целомов в оформляющейся висцеральной мезодерме. Они остаются прикрепленными к ее внешней поверхности даже тогда, когда висцеральная мезодерма окружает желток, как провизорный эпителий кишечника. Мезодерма, лежащая вблизи половых клеток, представляет собой сегментарные зачатки овариол. Эти зачатки отмечены во 2—6-м сегментах брюшка.

После вылупления личинки из яйца мезодермальные компоненты гонад образуют два продольных тяжа, распространяющихся от второго до седьмого сегментов брюшка. У личинки четвертого возраста зачатки овариол представлены посегментно расположенными небольшими пузырьками. Позднее между всеми зачатками овариол каждой стороны тела устанавливается сообщение в виде протоков, которые возникают из двух продольных тяжей мезодермы. Эти протоки заканчиваются у задней границы седьмого сегмента в двух скоплениях мезодермальных клеток. Позднее скопления этих клеток с правой и левой стороны тела сливаются в единую ампулу, к которой подходит эктодермальное впячивание будущего медиального яйцевода. Зачатки овариол приобретают дефинитивный облик, расстояния между ними сокращаются и, теряя сегментарное расположение, они сближаются друг с другом. При достижении половой зрелости устанавливается сообщение между мезодермальными протоками (латеральными яйцеводами) и эктодермальным яйцеводом.

Формирование дефинитивного эпителия средней кишки начинается в то время, когда висцеральная мезодерма окружает желток. Теряя деление на желточные шары, желток становится гомогенным, и ядра желточных клеток образуют под висцеральной мезодермой небольшие скопления — регенеративные гнезда (рис. 49, Г, Д). За счет размножения клеток регенеративных гнезд форми-

руется дефинитивный эпителий средней кишки у личинки второго или третьего возраста.

Незадолго до вылупления личинки из яйца брюшные ганглии 11, 10, 9 и 8 сегментов последовательно, сзади наперед, сливаются в единый синганглий.

Вылупившаяся из яйца щетинохвостка обладает более или менее гомономной метамерией туловища, нарушаемой присутствием хорошо развитых ног на трех грудных сегментах. В отличие от взрослой *Thysanura* дистальный отдел ноги вылупившейся личинки еще не разделен на голень и лапку. Отсутствует также характерный чешуйчатый покров, появляющийся после четвертой линьки, отсутствуют зачатки копулятивного аппарата и некоторые другие структуры. В течение постэмбриогенеза эпиморфного типа наблюдаются многочисленные линьки. Число линек до наступления половой зрелости непостоянно, и они продолжаются в течение всей жизни насекомого. В ходе постэмбрионального развития происходят отдельные органоанаморфозы (увеличивается число члеников антенн, церков и хвостовых нитей), но все преобразования носят очень постепенный характер. В качестве примерной схемы постэмбриогенеза можно предложить следующий ряд:

$$O - (I) - L_1 - L_2 - \dots - L_4 - N_1 - \dots - \\ - N_{12} - \dot{I} \text{ ♂ } - \dot{I} \text{ ♀ } - \dots$$

где O — яйцо; (I) — непитающаяся «личиночка»; L — личинки, питающиеся самостоятельно; N — нимфы, отличающиеся от личинок большим сходством со взрослыми, половозрелыми стадиями — $\dot{I} \text{ ♂ } , \dot{I} \text{ ♀ } .$

*
* *
*

В онтогенезах представителей каждой рассмотренной группы можно выделить, с одной стороны, черты сходства с многоножками, с другой — черты сходства с типичными насекомыми. Соотношения этих черт различны в пределах каждой группы и определяют своеобразие онтогенезов представителей каждой группы.

Развитие ногохвосток во всех существенных чертах сравнимо с развитием многоножек. Процессы оогенеза и яичник, не разделенный на овариолы; плагиаксония;

полное дробление яиц с чертами спиральности в расположении бластомеров; дифференциация эмбриональной фракции бластодермы и преобразование экстраэмбриональной фракции в провизорную стенку тела и дорзальный орган; оформление и сегментация зародышевой полосы, ее вентральное изгибание и последующие процессы обрастания желтка — наиболее явные черты сходства ногохвосток и многоножек. Набор этих черт может быть пополнен за счет процессов дифференциации зародышевых листков и органогенезов. Наконец, вылупляющаяся из яйца ногохвостка с первого взгляда почти не отличается от вылупляющихся из яиц *Diplopoda* или *Symphyla*. Черты сходства ногохвосток с насекомыми (редукция анаморфоза, дифференциация половых клеток, формирование кишечника и др.) менее очевидны. Из этого следует, что онтогенез ногохвосток скорее подобен онтогенезу микродецитальной многоножки, чем насекомого.

Отсутствие данных о развитии *Protura* не позволяет провести сравнительно-эмбриологический анализ. Возможно, что в онтогенезе *Protura* проявляются некоторые общие тенденции, приведшие к формированию онтогенеза насекомых.

Плагиаксония *Diplura*, форма зародышевой полосы этих организмов и ее вентральное изгибание определяют сходство с многоножками. Однако о своеобразии онтогенезов *Diplura* говорить преждевременно. Нет полной уверенности в достоверности и распространенности ряда черт онтогенеза единственного исследованного вида. Прежде чем сформулировать вывод о месте онтогенеза *Diplura* в эволюционных преобразованиях онтогенезов *Atelocerata*, необходимы дальнейшие исследования.

Наконец, рассмотрим *Thysanura*. Во всех существенных чертах онтогенезы щетинохвосток подобны онтогенезу типичных насекомых. Оформление яичника в овариолы паноистического типа, процессы оогенеза и структура яиц, дифференциация бластодермы и формирование зародышевых оболочек, бластокинезы и все существенные черты органогенезов сравнимы с состоянием низших *Pterygota*. Таким образом, *Thysanura* — это первичнобескрылые насекомые, столь же близкие к *Pterygota*, как *Collembola* к многоножкам.

ОНТОГЕНЕЗ PALAEOPTERA

Отдел древнекрылых насекомых, представленных в современной фауне двумя отрядами — поденок и стрекоз, известен в ископаемом состоянии с карбона. Современные представители этих двух отрядов — остатки ранее богатых формами групп.

Взаимоотношения Palaeoptera с первичнобескрылыми, в частности с Thysanura, остаются неясными. Возможно, что щетинохвостки более близки к новокрылым насекомым, в частности к ортоптероидам, нежели к стрекозам и поденкам. В некоторых отношениях современные поденки и стрекозы примитивнее современных щетинохвосток.

ОНТОГЕНЕЗ EPHEMEROPTERA

Своеобразие процессов оогенеза поденок определяется краткостью существования половозрелых форм. Выполняя функцию размножения, взрослые особи гибнут через несколько часов или дней после окрыления. Необходимость ускоренной откладки яиц сразу же после окрыления и спаривания предполагает формирование полового аппарата и созревание яиц на более ранних стадиях, еще до наступления последней линьки.

Женский половой аппарат поденок образован серией (до 25 в каждом яичнике) паноистических овариол, впадающих в латеральные яйцеводы почти по всей их длине. Парные латеральные яйцеводы не сливаются друг с другом в непарный медиальный яйцевод, что отличает поде-

нок не только от подавляющего большинства Pterygota, но также и от Apterygota.

В гермариин овариолы сосредоточено большое количество оогониев. Преобразуясь в ооциты, они спускаются в относительно короткий вителлярый, образованный 3—5 фолликулами. Сформированные яйца выходят в просвет яйцеводов еще до окрыления насекомого. Такая ранняя овуляция является приспособлением к ускоренной откладке яиц. Яйца откладываются группами или же сразу все. При этом самка либо рассыпает их, летая над водоемом, либо спускается под воду и прикрепляет отдельные порции яиц к водным растениям и другим предметам. Погруженные в воду яйца прочно фиксируются на подходящих субстратах, чему способствуют кутикулярные выросты и зубцы на их хорионе. Иногда партии яиц окружаются слизистыми, набухающими в воде выделениями придаточных желез. В некоторых случаях (*Cloeon dipterum*, *Callibaetis vivipara*) отмечено яйцеживорождение. Среди поденок широко распространена полиспермия, а для некоторых, известных науке лишь по самкам, видов предполагается возможность партеногенеза.

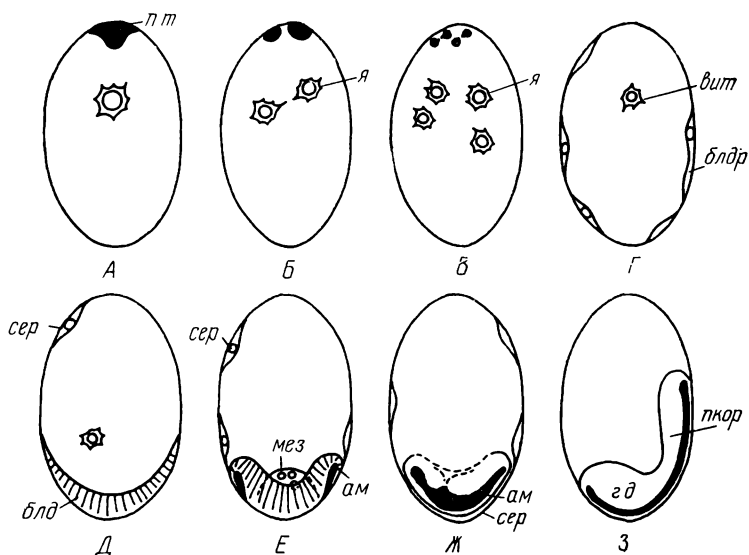
Яйца поденок округлые, реже слабо эллиптические и всегда очень мелкие. Например, у представителей рода *Baetis* и *Ephemerella* они не более 0,2 мм в диаметре. Желточный синцитий яйца развит слабо, и периплазма чрезвычайно тонка. По относительному количеству желтка яйца поденок сравнимы с яйцами ногохвосток.

После выделения на переднем полюсе полярных телец ядро яйца возвращается в глубь желтка и, сливаясь с мужским пронуклеусом, приступает к делениям (рис. 50, А—В). У *Baetis vernus* и *B. rhodani* веретено первого деления, так же, как у *Collembola* и некоторых других низших Atelocerata, располагается косо по отношению к оси яйца (рис. 50, В). Последующие деления не обнаруживают правильности в ориентации митотических веретен, и образующиеся ядра распределяются в передней половине яйца (рис. 50, В). Они проникают в заднюю половину лишь после 4-го деления, а после 5-го уже достигают периферии (рис. 50, Г) и выходят в периплазму одновременно по всей поверхности яйца. В желтке остаются немногочисленные вителлофаги, на некоторое время теряющие способность к делениям.

При выходе на периферию ядра с окружающей их цитоплазмой остаются отделенными друг от друга и лишь

позднее объединяются в синцитиальную бластодерму. Продолжающиеся митозы приводят к заметному увеличению числа ядер. Последующие судорожные сокращения желточного синцития оттягивают желток от заднего полюса яйца, и в образующееся пространство устремляются ядра. В результате формируется область концентрации ядер в задней трети яйца. Многочисленные митозы приводят к значительному уменьшению ядер и еще более тесному расположению их в этой области, представляющей собой синцитиальное зародышевое пятно. При этом некоторые ядра зародышевого пятна выклиниваются под поверхность как вторичные вителлофаги.

Лишь после того как эмбриональная фракция дифференцируется от экстраэмбриональной, происходит оформ-



- 50** Ранние стадии эмбриогенеза *Baetis* (по Bohle, 1969). А — сформированное яйцо; Б — В — первое и второе деление дробления; Г — выход ядер на периферию; Д — оформление зародышевого пятна; Е — Ж — формирование оболочек и выделение мезодермы; З — преобразование зародышевого пятна в зародышевую полосу:

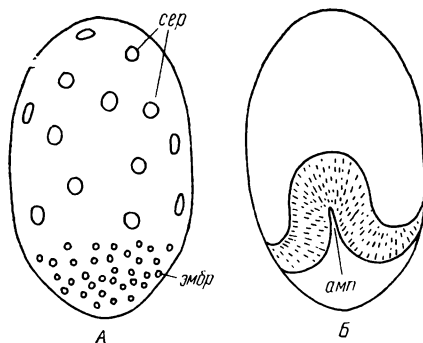
п. т. — полярные тельца, *я* — ядра дробления, *блдр* — ядра, вышедшие на периферию, *вит* — ядра желточных клеток, *сер* — сероза, *ам* — амнион, *мез* — мезодерма, *г. д.* — головные доли, *пкор* — протокорм, *блдр* — зародышевое пятно

ление клеточных стенок (рис. 50, Д). На заднем полюсе яйца образуются сразу же столбчатые клетки зародышевого пятна, а вся остальная поверхность яйца оказывается покрытой редкими клетками. Последние разрываются еще более в результате стягивания образовавшихся клеток к зародышевому пятну и формирования вокруг него невысокого валика — зачатка зародышевых оболочек (рис. 50, Е).

При оформлении клеточных стенок в области зародышевого пятна некоторые ядра успевают мигрировать под его поверхность и, сохраняя синцитиальные связи друг с другом, не целлюляризируются. Они представляют собой ядра будущих клеток мезодермы (рис. 50, Е). Таким образом, не только дифференциация эмбриональной и экстраэмбриональной фракций, но и формирование зародышевых листков происходит в состоянии синцития. Впрочем, у *Ephemera* формирование нижнего листка осуществляется посредством деламинации, и синцитиальность утрачивается до обособления зародышевого пятна.

Ядра мезодермальных клеток *Baetis* первоначально сосредоточены около середины зародышевого пятна, но впоследствии распространяются назад в виде единого синцитиального слоя (рис. 50, Ж). Позднее вокруг этих ядер формируются клеточные стенки.

Окруженное зачатком зародышевых оболочек зародышевое пятно начинает удлиняться (рис. 50, З). На его переднем конце дифференцируются головные доли, которые остаются на заднем полюсе яйца, а удлиняющийся

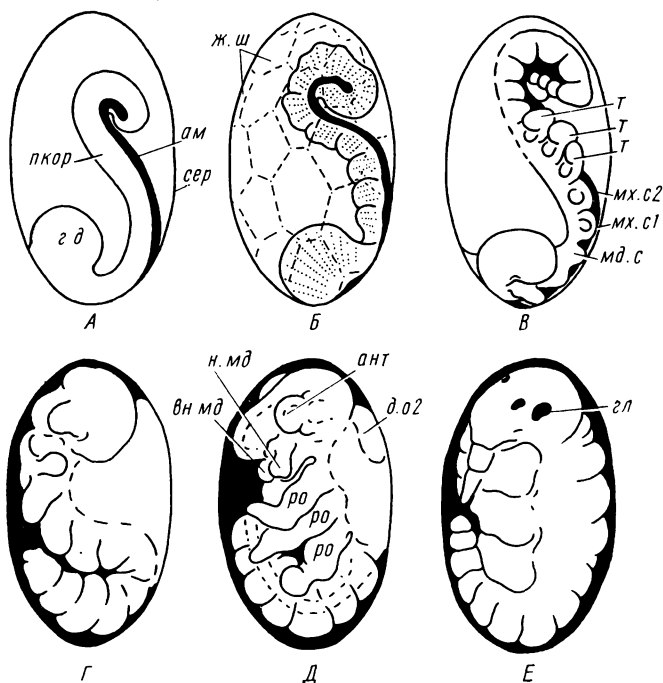


51

Дифференциация ядер клеток серозы и эмбриональных ядер у *Baetis* (А) (по Bohle, 1969) и инвагинация зародышевой полоски (Б) *Ephemera* в желток:

сер — сероза, эмбр — эмбриональные ядра, амп — амниопор

протокорм заходит на дорзальную сторону. Вместе с зародышевой полоской удлиняется подстилающий ее слей мезодермы. Лишь самый задний конец зародышевой полоски — хвостовая лопасть — лишен мезодермального слоя. Продолжая удлиняться, протокорм достигает экватора яйца, и в этот момент посредине зародышевой полоски намечается впячивание — борозда вентрального изгиба (рис. 51, Б). Первоначально эта борозда проходит на границе будущих максиллярного и мандибулярного сегментов, но, по мере погружения зародышевой полоски в желток, смещается все далее и далее назад. В ре-



- 52** Бластокинез и сегментация зародышевой полоски *Baetis* (по Bohle, 1969). А — погружение протокарма в желток; Б — выделение сегментов и распадение желтка на желточные шары; В — оформление придатков; Г — выход зародышевой полоски на вентральную сторону яйца; Д — обрастание желтка; Е — сформированный эмбрион:

пкор — хвостовая лопасть протокарма, мд. с, мх. с 1, мх. с 2, т — сегменты мандибул, максилл 1 и 2 и грудного отдела, ант — антенны, д. о 2 — вторичный дорзальный орган, вн. мд и вн. мд — наружная и внутренняя лопасти мандибул, гл — глаза, ж. ш — желточные шары

зультате этого смещения в желток вворачивается лишь протокорм, а головные доли остаются на его поверхности (рис. 52, А). У *Ephemera* погружение зародышевой полосы начинается раньше: ее хвостовая лопасть не скользит по дорзальной стороне яйца, а проникает в желток по мере удлинения протокорма (рис. 51, Б).

Одновременно с погружением протокорма в желток нависающая над ним задняя складка зародышевых оболочек распространяется вперед, заполняется гранулами желтка и, наконец, соединяется с передней и боковыми складками, растущими медленнее. Образующаяся при смыкании зародышевых оболочек амниотическая полость выстлана на вентральной стороне собственно зародышевой полоской, а на дорзальной — амнионом, который незаметно переходит в хвостовую лопасть зародышевой полосы. Внутри амниотической полости зародышевая полоска продолжает удлиняться, причем ее хвостовая лопасть сворачивается спиралью и начинает сегментироваться (рис. 52, Б).

Первыми выделяются грудные сегменты, вернее соответствующие мезодермальные сомиты, так как межсегментные перетяжки в эктодерме развиваются позже. Далее выделяются сегменты головного отдела и, наконец, сегментация распространяется на брюшной отдел (рис. 52, Б, В). Оформлению новообразованных сегментов сопутствует появление придатков сначала на грудных (рис. 52, В), затем на челюстных сегментах; несколько позже появляется вворачивание стомодеума и формируются зачатки антенн и верхней губы (рис. 52, Г). Зачатки мандибул разделяются на две доли: наружную и внутреннюю (рис. 52, Д), что вообще обычно для максилл и нижней губы, а не для мандибул.

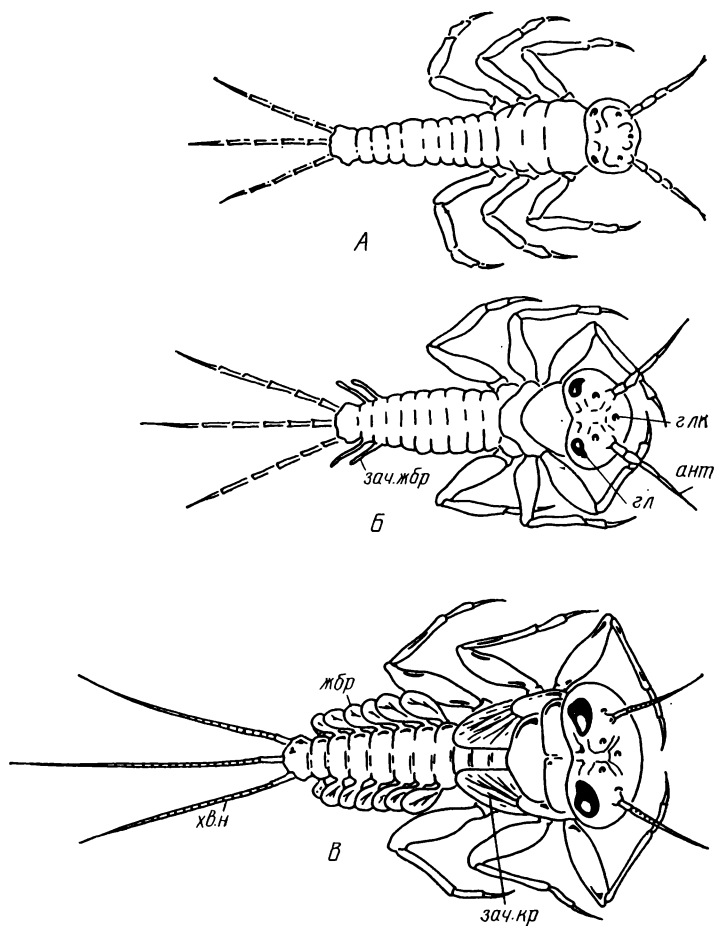
В ходе сегментации желток распадается на желточные шары (рис. 52, Б), а при ее завершении зародышевая полоска укорачивается. На ее заднем конце появляется проктодеум, и она выходит на поверхность желтка (рис. 52, Г, Д). Сначала проктодеум имеет вид небольшого впячивания на свернутой спиралью хвостовой лопасти. Затем, при углублении проктодеума, в него увлекается амнион, который образует дорзальную стенку задней кишки. Укорачивающаяся зародышевая полоска сохраняет вентральную согнутость самых задних сегментов тела, смыкающихся над образованной задней кишкой, и в таком состоянии продвигается на вентральную

сторону желточной массы. При этом амнион разрывается, а сероза стягивается к переднему полюсу, где сворачивается во «вторичный дорзальный орган» (рис. 52, Д). Продвигаясь головными долями в сторону переднего полюса, зародышевая полоска распластывается по поверхности желтка и охватывает его своими краями. В этом положении зародышевая полоска приступает к обрастанию желтка, причем в обрастании участвуют все сегменты тела, за исключением головных и самых задних, уже сомкнувшихся вокруг задней кишки (рис. 52, Г, Д). В конечном счете желток оказывается заключенным в полость средней кишки, и над ним формируется дорзальная стенка тела.

Отдельные органогенезы, сопутствующие обрастанию желтка и его включению в кишечник, у поденок изучены недостаточно. Имеются сведения, что между стомодеумом и проктодеумом образуются парные зачатки среднекишечного эпителия. Впрочем, у *Ephemera strigata* эпителий средней кишки, по-видимому, образуется из желточных клеток. Завершение органогенезов происходит, вероятно, уже после вылупления личинки из яйца. Например, формирование гонад начинается лишь у нимф средних возрастов. Их зачатки представлены двумя длинными тяжами мезодермы, простирающимися от 1-го до 8-го сегмента брюшка по обеим сторонам кишечного тракта. Тяжи сближаются друг с другом спереди, а сзади заканчиваются небольшими ампулами. Приобретая просвет, тяжи становятся трубками, из стенок которых выделяются зачатки овариол. Представляя собой посегментно расположенные группы половых клеток, эти зачатки полимеризуются, их число возрастает, но сегментарность расположения утрачивается.

Вылупляющийся из яйца организм окружен эмбриональной кутикулой, несущей характерный «яйцевой зуб» на теменной области. Разрывая яйцевым зубом хорион, личинка сбрасывает его вместе с эмбриональной кутикулой и приступает к активному существованию. По целому ряду черт она отличается от личинок последующих возрастов и иногда именуется «личиночкой» (рис. 53, А). Для нее характерны относительная гомономность метамеров, пятичлениковые антенны и хвостовые нити, не расчлененные на голень и лапку ноги и пять простых глазков. Три простых глазка сохраняются как дорзальные или теменные глазки, а два, расположенные латс-

рально, преобразуются в сложные глаза личинки. После линьки на второй возраст резко увеличивается головная капсула, расчленяются дистальные членики антенн и хвостовых нитей, увеличивается число фасеток в латеральных глазах и иногда появляются зачатки жабер (рис.



53 Личиночка (лярвуля) (А), личинка (Б) и нимфа (В) подёнки:

ант — антенны, гл — глаза, глк — глазки, зач. жбр — зачатки жабер, жбр — жабры, зач. кр — зачатки крыльев, хв. н — хвостовые нити

53, Б). Особенно разительные изменения претерпевают пропорции тела (рис. 53, В и табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

**Постэмбриональное развитие Ephemeroptera (измерения в мм)
(по Murphy, 1922)**

Возраст	Длина тела	Длина головы	Ширина головы	Длина антенн	Длина хвостовых нитей
1	0,5	0,082	0,091	0,182	0,2
2	0,8	0,184	0,234	0,273	0,75
3	1,0	0,227	0,299	0,390	1,5
4	1,2	0,266	0,348	0,455	1,6
5	1,25	0,275	0,358	0,494	2,0
6	1,4	0,292	0,377	0,533	2,0
7	1,5	0,331	0,416	0,637	2,4
8	1,6	0,361	0,461	0,689	2,6
9	1,95	0,435	0,539	0,754	3,0
10	2,1	0,481	0,624	0,806	4,0
11	2,6	0,559	0,721	0,975	5,0

Приведенные данные (неполные, измерений последующих возрастов проведено не было) свидетельствуют об относительной постепенности постэмбриональных преобразований и о неравномерности роста отдельных частей тела поденки. Известно, что число члеников срединной хвостовой нити увеличивается после каждой линьки неравномерно. Например, после двух первых линек добавляется по одному новому членику, после трех следующих — по два и после каждой следующей линьки по четыре новых членика.

Зачатки четырех пар передних жабер закладываются позже, чем зачатки трех пар задних жабер, но обгоняют их в развитии. Передние жабры появляются как небольшие бугорки, сравнимые с зачатками конечностей, тогда как задние жабры закладываются в виде жаберных нитей. В пятом-шестом возрасте появляются зачатки крыльев и личинки преобразуются в нимф. Количество линек велико и, например, у *Baetis vagans* достигает 27.

Особенностью поденок, выделяющей их из всех крылатых насекомых, является стадия крылатого субимаго, способного к полету. Хотя линьки в половозрелом состоянии характерны для некоторых первичнобескрылых насекомых, но линька крылатого организма — явление уникальное. В течение последнего нимфального возраста, за несколько дней до линьки на субимаго, начинаются существенные преобразования в головной капсуле и в ки-

шечнике, которые можно описать как частичную дегенерацию. Редуцируются мускулы челюстей, эпителий кишечника истончается, а полость заполняется воздухом. Ротовые придатки резорбируются, укорачиваются антенны и сбрасываются дистальные членики хвостовых нитей. Одновременно с этим происходит интенсивное формирование крыльев и полового аппарата. Сформированные яйца выходят в просвет яйцеводов и готовы к откладке сразу же после окрыления и спаривания. После окрыления субимаго происходит последняя линька и окрыление имаго. Имаго отличается от субимаго более тонкими и прозрачными крыльями, более длинными хвостовыми нитями и большей стройностью тела. Эфемерность половозрелой фазы, биологическая роль которой сводится к спариванию и откладке яиц, соответствует неспособности к питанию и преобразованию кишечника в аэростатический аппарат. Схематически постэмбриогенез поденок можно представить так:

$$O-(l)-L-L-L-\dots-N-N-N-\dots- \\ -N_{25}-SI-I\phi$$

где O — яйцо; (l) — «личиночка», отличающаяся от личинок L желточным характером питания и рядом других черт; N — нимфы, приобретшие крыловые зачатки; SI — субимаго; $I\phi$ — имаго.

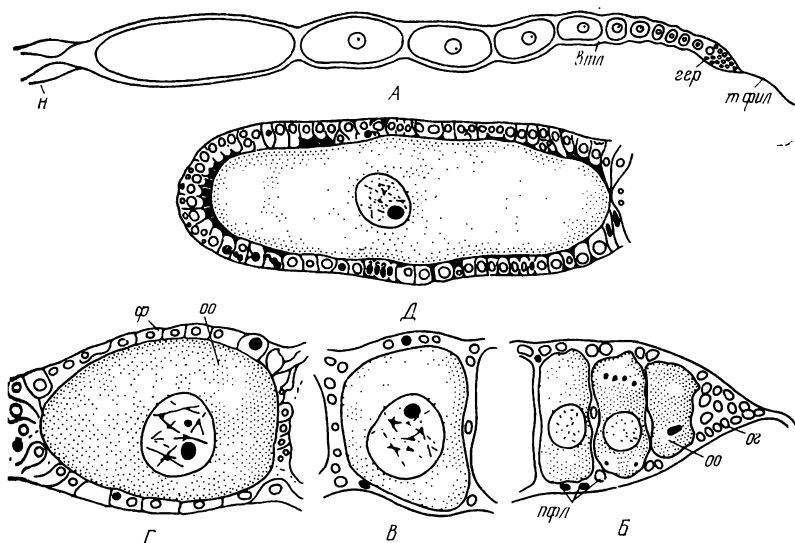
ОНТОГЕНЕЗ ODONATA

В отличие от поденок взрослые стрекозы — активные хищники, прекрасно приспособленные для охоты в воздухе. По совершенству полета они соперничают с высшими двукрылыми и превосходят их в абсолютной скорости. Поэтому назвать стрекоз примитивными можно лишь в смысле той основы, на которой развивались приспособления высокого совершенства. Стрекоз сближает с поденками амфибиотический образ жизни, вторичная связь с водоемами, где происходит развитие их личинок, строение крыльев, характерное для древнекрылых вообще, длительность постэмбриональных превращений и целый ряд черт эмбрионального развития. Стрекозообразные насекомые известны в ископаемом состоянии с карбона, а представители современных групп — с юры.

Яичник стрекоз составлен паноистическими овариолами (рис. 54). 20—30 овариол каждого яичника впадают

в латеральные яйцеводы с каждой стороны тела. Парные латеральные яйцеводы объединяются в непарный медиальный яйцевод, который открывается наружу половым отверстием. Гермарий овариолы, облеченный общей оболочкой (туникой) с вителлярием, заполнен недифференцированными оогониями и, в отличие от щетинохвосток, не содержит ядер префолликулярных клеток. Фолликулярные клетки возникают из оогониев наряду с ооцитами, что необычно для насекомых. Вителлярный образован 9—12 фолликулами.

Выходящий из гермария ооцит сплюснут по направлению оси овариолы и отделен от туники тонким слоем цитоплазмы (рис. 54, Б). В этом слое находятся отдельные оогонии, дифференцирующиеся в фолликулярные клетки. 2—3 нижележащих ооцита крупнее первого, но такие же плоские. 4-й и 5-й ооциты окружаются синцитиальным фолликулом и приобретают округлую форму



54 Оогенез стрекозы *Eriophlebia* (по Ando, 1962). А — отдельная овариола; Б — гермарий; В — Д — фолликулы вителлярия с ооцитами на последовательных стадиях развития:

гер — гермарий, оо — оогонии, т. фил — терминальный филамент, н — ножка овариолы, ф — фолликулярный эпителий, пфл — префолликулярная ткань, вит — вителлярный, оо — ооциты

(рис. 54, В). Последующие ооциты окружаются фолликулярным эпителием и приобретают эллиптическую форму (рис. 54, Г, Д). Образующиеся в них многочисленные гранулы желтка распространяются от периферии к центру яйца.

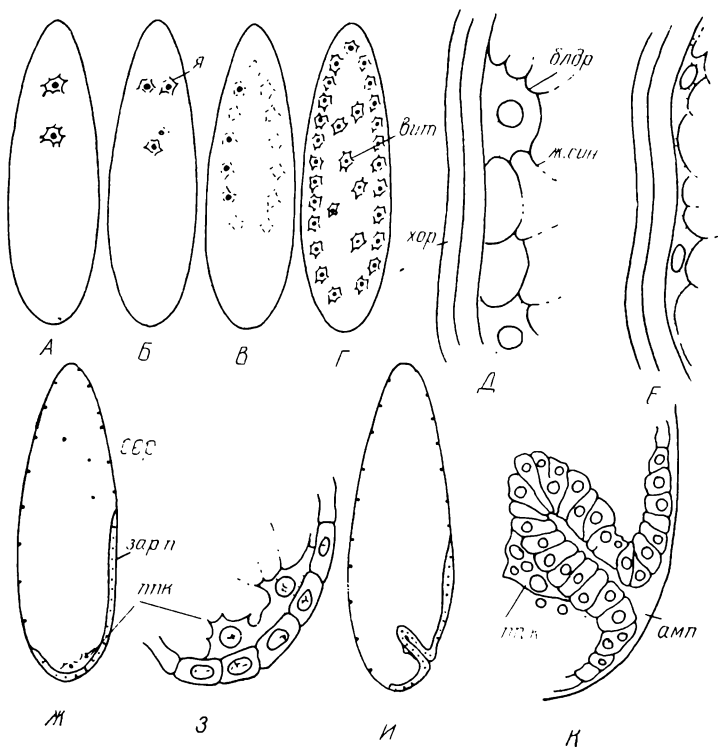
После того как вся плазма ооцита заполнится гранулами желтка, в последнем фолликуле вителляррия выделяется хорион, а ядро яйца смещается к периферии. Фолликулярные клетки дегенерируют, и яйцо резко увеличивается в объеме, вероятно, за счет усвоения продуктов распада этих клеток. Ядро яйца приступает к делениям созревания. На метафазе первого деления созревания яйцо выходит в просвет латерального яйцевода, а остатки распавшегося фолликула остаются у основания овариолы в виде «желтого тела». Полярные тельца выступают над поверхностью вентральной стороны яйца, и образовавшийся женский пронуклеус сливается с ядром сперматозоида в синкарион.

Яйца откладываются поодиночке или группами в ткани растений или в другие субстраты либо приклеиваются к поверхности водных растений. Одна самка *Epiophlebia* откладывает до 250—500 яиц. Форма яиц у разных видов варьирует от округлой до сильно эллиптической или банановидной. Как правило, удлинённые яйца откладываются внутрь субстратов с помощью яйцеклада. Размеры яиц стрекоз варьируют от 0,7 до 0,48 мм. В момент откладки яйца иногда уменьшаются в объеме, но впоследствии не только восстанавливают свой исходный объем, но и превосходят его.

В только что отложенном яйце желточный синцитий развит слабо и периплазма очень тонка. Среди исследованных видов лишь *Tanypteryx* выделяется необычно толстой (до 20—25 мк) периплазмой. Синкарион занимает центральное положение или же смещен в сторону переднего полюса (рис. 55, А).

Дробление — типично поверхностное. У *Epiophlebia* веретено первого деления ориентируется по продольной оси яйца, и расходящиеся ядра утрачивают плазматические связи. Второе деление проходит под прямым углом к первому, причем потомки верхнего ядра расходятся дорзо-вентрально, а нижнего — дэкстро-синистрально (рис. 55, Б). При третьем делении наблюдается расхождение митотических фаз, но общая синхронность дробления сохраняется. Митотические веретена пятого деления

ориентируются параллельно поверхности яйца, и образующиеся ядра выстраиваются в форме эллипса, несколько смещенного к переднему полюсу яйца (рис. 55, *В*). При следующем 6-м делении некоторые ядра делятся радиально, и их потомки расходятся — одни к периферии яйца, другие к его центру (рис. 55, *Г*). Последние, вероятно, преобразуются в первичных вителлофагов. Некоторые



55 Дробление яйца *Eriophlebia* (по Ando, 1962). *А* — первое деление; *Б* — второе деление; *В* — миграция ядер дробления к периферии после 5-го деления; *Г* — выделение вителлофагов; *Д* — выход ядер на периферию и формирование синцитиальной бластодермы (*Е*); *Ж* — формирование зародышевой полоски и ее погружение (*И*) в желток; *З*, *К* — увеличенные участки рисунков *Ж*, *И*:

зар. п — зародышевая полоска, сер — сероза, амп — амниопор, п. п. к — первичные половые клетки, ж. син — стромы желточного синцития, хор — хорион, вит — вителлофаги, блдр — бластодерма

из ядер, образовавшихся при 6-м делении, выходят в периплазму переднего полюса яйца. При 7-м делении синхронность дробления нарушается и образуется около 146 ядер, которые начинают выходить в периплазму экваториальных областей яйца, далее в периплазму переднего полюса и, наконец, заднего полюса.

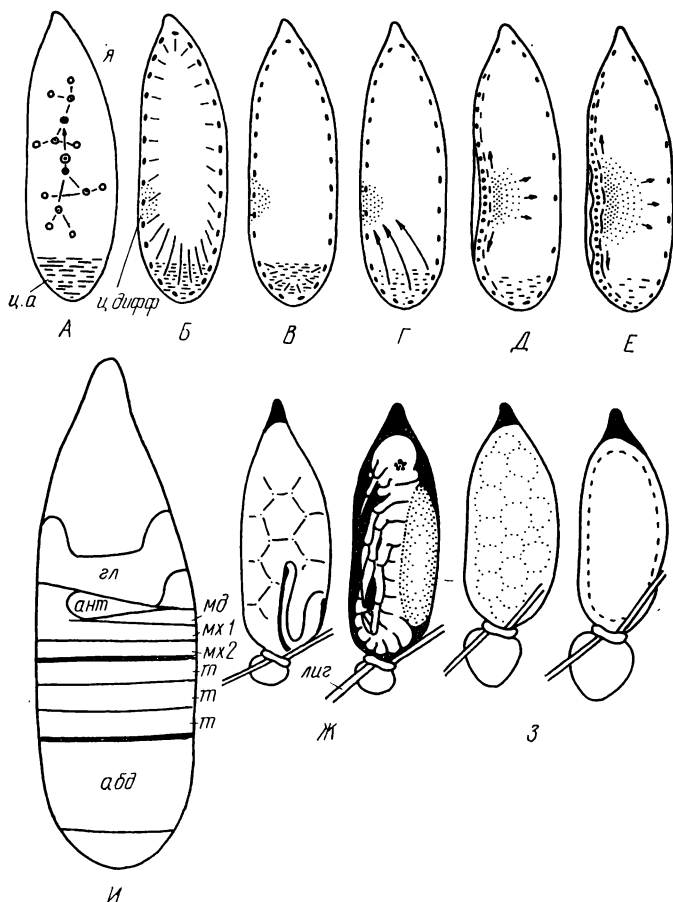
У *Platyspermis* выход ядер на периферию начинается раньше, чем у *Eriophlebia*, после 5-го и 6-го делений, причем все последующие деления вплоть до 9-го строго синхронны. Это обстоятельство наряду с другими определило успех *Platyspermis* как объекта экспериментов. При этом были вскрыты замечательные зависимости морфогенетических процессов в раннем эмбриогенезе.

Например, перетягивание яйца пополам тугой волосной петлей приводит к различным результатам в зависимости от его возраста. На стадии 4 ядер дробления перетягивание яйца приводит либо к полной остановке развития, либо к формированию в задней половине яйца гармонично уменьшенной зародышевой полосы (рис. 56, Ж, 3). При этом в передней половине яйца происходит лишь распадение желтка на желточные шары, и никаких структур не образуется. Когда ядра дробления приближаются к периплазме (при 5-м делении), разделение яйца приводит к сходному результату — зародышевая полоска развивается только в задней половине яйца. Разделение яйца, проведенное немногим позже, имеет иной результат: в передней половине яйца формируются головные доли, а в задней — протокорм зародышевой полосы. Из этого следует, что при пятом делении и вскоре после его завершения яйцо реагирует по-разному на одинаковые воздействия.

Смещая волосную петлю вперед и назад, при 5-м делении дробления удается увеличить или уменьшить зародышевую полоску, формирующуюся позади перетяжки. Однако в переднем изоляте никаких структур не обнаруживается. В этих экспериментах проявляется совершенно особое значение районов, прилегающих к заднему полюсу яйца. Тем не менее отделение небольшого участка плазмы непосредственно на заднем полюсе не препятствует нормальному формообразованию (рис. 56, Ж).

В ряде опытов такого рода было показано, что на расстоянии 70—100 мк от заднего полюса находится область, присутствие которой в период дробления совершенно необходимо для нормального формообразования

(рис. 56, А). Эта область получила название «центра активации». Проведший эти эксперименты Ф. Зейдель предложил следующее объяснение роли этого центра. Когда расходящиеся к периферии ядра проникают в область



- 56** Роль центра активации и центра дифференциации в раннем эмбриогенезе (А — Е) (из Weber, 1949); Ж, З — эксперименты Ф. Зейделя (пояснения в тексте); И — карта распределения зачатков в яйце *Platynemis* (по Seidel, 1935):

лиг — волосная петля (лигатура), я — ядра дробления, гл — глаза, ант — антенны, мд — мандибулы, мх 1 — максиллы, мх 2 — нижняя губа (максиллы 2), т — грудные сегменты, abd — брюшные сегменты, ц. а — центр активации, ц. дифф — центр дифференциации

заднего полюса, происходит возбуждение «центра активации», и влияния, исходящие от него, распространяются в передилежащие районы (рис. 56, А—Д). Через некоторое время после пятого деления влияние «центра активации» распространяется на все яйцо, что и определяет изменение реакции на изоляцию передней половины яйца. Принимая это представление, можно объяснить результаты проведенных экспериментов. Если волосная петля наложена на ранних стадиях дробления, то развитие приостанавливается, так как ни одно из ядер дробления не достигает центра активации. Для возбуждения центра достаточно одного ядра, безразлично какого, так как все ядра дробления эквипотентны. Для демонстрации этого положения Ф. Зейдель разрушал большую часть ядер после 7-го деления. Оставшиеся ядра, испытав ряд делений, вскоре восстанавливали первоначальное количество, и последующие процессы не обнаруживали дефектов.

Впереди перетяжки развитие останавливается именно потому, что влияние «центра активации» не достигает этого района и ограничивается задней, изолированной половиной яйца. Поэтому в задней половине, после проникновения в нее ядер, развитие продолжается. Однако если передний и задний изоляты сообщаются друг с другом хотя бы и очень узким плазматическим каналом, процессы развития отмечаются и впереди ослабленной волосной петли. Этот канал может быть очень узким, гораздо уже диаметра ядер дробления.

Влияние возбужденного центра активации распространяется постепенно: для того чтобы остановить развитие в переднем изоляте, после 5-го деления приходится переносить волосную петлю все далее и далее вперед. Наконец, когда влияние достигает области, где впоследствии формируется сегмент нижней губы (около 430 мк от заднего полюса), процессы формообразования перестают зависеть от центра активации. Эта область, лежащая на вентральной стороне яйца и окрашиваемая тионином еще до начала дробления, именуется «центром дифференциации» (рис. 56, Г—Е). Значение этого второго центра будет рассмотрено ниже.

Формирование бластодермы у *Eriophlebia* начинается выходом отдельных ядер, которые и на периферии остаются окруженными своими цитоплазматическими островками. Эти островки сливаются друг с другом лишь после

того, как ядра разделятся и их число значительно увеличится (см. рис. 55, *Д, Е*). Когда вся поверхность яйца покроется густым слоем ядер, между ними начинают образовываться клеточные границы. Вся поверхность яйца покрывается более или менее равномерным эпителием.

На ранних стадиях формирования бластодермы на заднем полюсе яйца выделяется несколько более крупных клеток (см. рис. 55, *Ж, З*). По положению они напоминают первичные половые клетки, но через некоторое время становятся нестлимыми от соседних клеток или же дегенерируют. Однако впоследствии очень похожие на них половые клетки появляются вблизи хвостовой лопасти зародышевой полоски.

После оформления бластодермы начинается дифференциация клеток. Сначала морфологические различия между ними незаметны, но, повреждая тонким пучком ультрафиолетового света отдельные группы клеток, можно убедиться в их разнокачественности. Формирующийся эмбрион обнаруживает дефекты в определенных областях, в зависимости от повреждения определенных клеточных групп. Например, обжигание заднего полюса яйца, покрытого бластодермой, приводит к дефектам брюшка, а повреждение области впереди экватора проявляется в дефектах головного отдела. На основании экспериментов такого рода Ф. Зейделем были составлены карты распределения зачатков, оформляющихся на стадии поздней бластодермы (рис. 56, *И*).

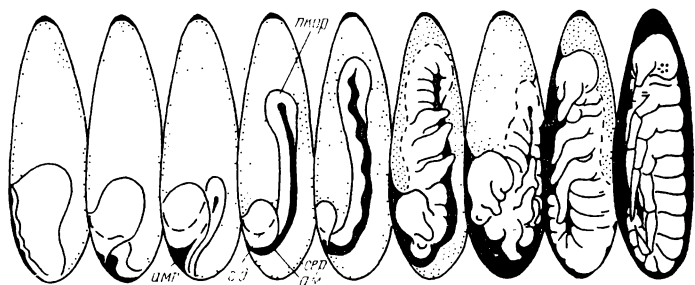
Производя разрушения различных районов яйца на более ранних стадиях развития, Ф. Зейдель получал разнообразные дефекты и удвоения частей. Варьируя сроки нанесения повреждения и его глубину, удалось получить два эмбриона, лежащих один внутри другого. Характерно, что во всех этих подчас очень разнообразных экспериментах получить обращение сагиттальной оси так и не удалось.

Видимая дифференциация бластодермы начинается с изменений в плотности расположения клеток бластодермы. В заднеventральном направлении клетки бластодермы располагаются все более и более густо, и здесь формируется зародышевая полоска (см. рис. 55, *Ж*). Миграция клеток бластодермы определяется сокращениями желточного синцития, распространяющимися с ventральной стороны яйца, с того самого места, где находится «центр дифференциации» (рис. 56, *Д, Е*). У некоторых

видов стрекоз оформлению зародышевой полосы предшествует образование двух очагов клеточных скоплений на боковых сторонах яйца. Эти скопления смещаются к вентральной стороне и объединяются в зародышевую полосу.

Сначала зародышевая полоска занимает относительно большую часть поверхности яйца, заходя на вентральной стороне до экватора. В этом состоянии она сравнима с областью эмбриональной бластодермы на карте распределения зачатков (рис. 56, *И* и рис. 57, *А*). Позднее зародышевая полоска значительно сокращается, и ее клетки располагаются еще более тесно. В ней различаются относительно большие головные доли и протокорм. Далее посредине протокорма появляется бороздка вентрального изгиба, увлекающая в глубь желтка почти весь туловищный отдел у *Eriophlebia* (см. рис. 55, *И* и рис. 57, *Б, В*). Головные доли остаются на поверхности желтка, а хвостовая лопасть, проникая далее вглубь, изгибается *S*-образно. Развивающиеся над головными долями амниотические складки нарастают на них и, наконец, соединяются с хвостовой складкой, образованной при погружении протокорма (рис. 57, *Г*). Одновременно с этими процессами желток распадается на желточные шары, а сероза секретирует эмбриональную кутикулу.

Погружение зародышевой полосы в желток у всех исследованных стрекоз однотипно. Различия касаются лишь глубины погружения и состава оставшейся на периферии части зародышевой полосы. Например, зароды-



57 Бластикинез зародышевой полосы *Eriophlebia* (по Ando, 1962):

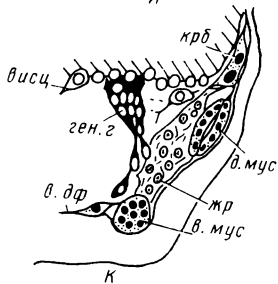
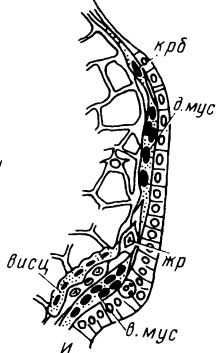
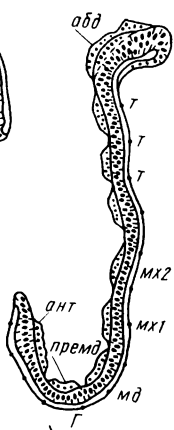
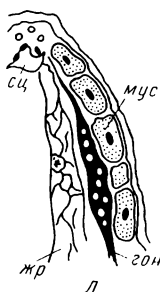
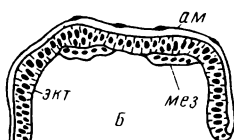
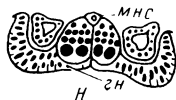
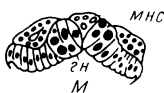
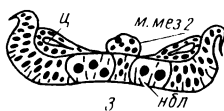
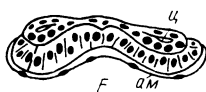
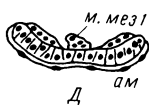
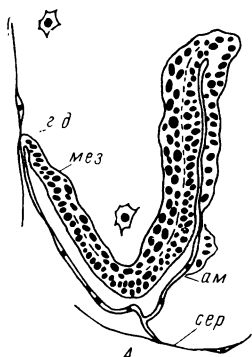
г. д — головные доли, п.к.р — протокорм, амп — амниопор, сер — сероза, ам — амнион

шевые полосы *Copega* и *Platysnemis* погружаются в желток целиком вместе с головными долями. При этом зародышевая полоска переворачивается головой вниз и иногда поворачивается вокруг продольной оси яйца. У *Epiophlebia*, как было указано выше, в желток погружается протокорм, а головные доли остаются на периферии. У *Orthetrum*, *Epiophthalmia*, *Sympetrum*, *Rhyothemis*, *Anatogaster*, *Epithesa*, *Libellula*, *Plathemis* на периферии вентральной стороны яйца наряду с головными долями остаются прилегающие к ним области будущих челюстных и грудных сегментов.

Погружению зародышевой полоски в желток сопутствует ее рост в длину. Одновременно происходит обособление нижнего листка — мезодермы — беспорядочное выделение клеток с внутренней поверхности зародышевой полоски. Начинаясь с хвостовой лопасти протокорма, этот процесс распространяется вперед и формирующийся пласт мезодермы подстилает протокорм. Впоследствии мезодерма разрастается и проникает под головные доли. Далее в области грудных сегментов единый пласт мезодермы начинает разделяться на две полосы, которые, в свою очередь, распадаются на отдельные сомиты (рис. 58).

Перед началом сегментации хвостовая лопасть зародышевой полоски расширяется, и в ней формируется зона нарастания. Сначала выделяются мандибулярный сегмент, сегменты максилл и нижней губы и первый грудной сегмент. Далее сегментация распространяется назад и после выделения третьего грудного сегмента мезодерма представлена девятью отдельными скоплениями: длинной процефалической, премандибулярной, мандибулярной, максиллярной, нижнегубной, тремя массами, соответствующими грудным сегментам, и длинной, еще не распавшейся на отдельные метамеры массой в области брюшка. После оформления грудных сегментов появляются парные зачатки верхней губы, антенн, челюстей и ног. После этого зародышевая полоска достигает максимальной длины, ее хвостовая лопасть свертывается спиралью, и в этом состоянии происходит разделение брюшных сегментов.

Выделение сегментов, появление на них придатков и последующие процессы дифференциации распространяются от «центра дифференциации» вперед и назад (см. рис. 56, *Д*, *Е*). Положение этого центра в области нижне-



губного сегмента преформировано до начала развития, но не является закрепленным. В описанных выше экспериментах по изоляции формирование гармонично уменьшенной зародышевой полоски в заднем изоляте обеспечивалось смещением «центра дифференциации» на некоторое расстояние назад.

Выход зародышевой полоски на поверхность желтка начинается сокращением желточного синцития и разрывом зародышевых оболочек (см. рис. 57). Стягиваясь к переднему полюсу, зародышевые оболочки как бы «вытягивают» зародышевую полоску из глубин желтка. Это внешнее впечатление. Конкретные механизмы этого процесса еще не исследованы должным образом. Продвигаясь головным концом по вентральной стороне яйца, зародышевая полоска вскоре достигает переднего полюса и расплывается по поверхности желтка. Выгибаясь на дорзальную сторону, она не утрачивает вентральной согнутости последних сегментов тела, которые тем самым противопоставляются впередилежащим сегментам. Этот изгиб самых задних сегментов тела представляет собой сохранившееся вентральное изгибание зародышевой полоски, погружающейся в желток, изгибание, гомологичное вентральному изгибу зародышей низших *Ateleocerata* и других членистоногих.

После выхода зародышевой полоски на вентральную (редко дорзальную) сторону яйца начинается обрастание желточной массы и органогенезы. В связи с тем что

-
- 58** Дифференциация зародышевых листков. *A* — обособление мезодермы; *B* — образование мезодермальных полос в головном районе зародышевой полоски; *B* — единая лента мезодермы в брюшном отделе зародышевой полоски; *Г* — выделение сомитов; *Д* — *З* — поперечные разрезы зародышевой полоски на уровне челюстных (*Д*), грудных (*Е*) и брюшных (*Ж*) сегментов; *З* — поперечный срез более поздней стадии на уровне челюстных сегментов; *И* — *Л* — дифференциация мезодермы; *М*, *Н* — дифференциация эктодермы у стрекозы *Eriophlebia* (по Ando, 1962):

мез — мезодерма, *ам* — амнион, *сер* — сероза, *вит* — вителлофаги, *г. д* — передний конец зародышевой полоски, *экт* — эктодерма, *ант* — процефалическое скопление мезодермы, *премд*, *мд*, *мх 1*, *мх 2*, *т* — сомиты премандибулярного, мандибулярного, максиллярного, нижнегубного и грудных сегментов, *абд* — скопление мезодермы брюшного отдела зародышевой полоски, *м. мез 1*, *м. мез 2* — первичная и вторичная медиальная мезодерма, *ц* — целомы, *нбл* — нейробласты, *крб* — кардиобласты, *д. мус* и *в. мус* — дорзальные и вентральные мышцы, *жр* — жировое тело, *висц* — висцеральная мезодерма, *в. дф* — вентральная диафрагма, *ген. г* — половой (генитальный) гребень, *гон* — зачаток гонады, *сц* — спинной сосуд

самые задние сегменты брюшка сохраняют вентральную согнутость и не прилегают к желтку, они не принимают участия и в его обрастании. Формирование тергитов, приводящее к смыканию сегментов, завершается в первую очередь именно в них, хотя соответствующие им скопления мезодермы дифференцируются позже, чем во впередилежащих сегментах.

Формирование целома из однослойных клеточных скоплений мезодермы происходит в разных сегментах различными способами. В большинстве сегментов тангентальные деления клеток приводят к образованию двуслойной мезодермы, и полость, образуемая при расхождении обоих слоев, становится полостью целома (рис. 58, З). В мандибулярном и первом брюшном сегменте мезодерма сворачивается в целомический пузырек, а в самых последних сегментах тела целома не образуется.

Процефалическое скопление мезодермы делится на две части: передняя образует парные целома верхней губы, а задняя — антеннальные целома. Помимо целомической мезодермы, у заднего края грудных и челюстных сегментов развивается первичная медиальная мезодерма (рис. 58, Д), впоследствии исчезающая. Целома грудного отдела подходят своими медиальными краями друг к другу над формирующейся вентральной цепочкой. От этих краев возникает вторичная медиальная мезодерма, напоминающая по положению зачаток брюшного кровеносного сосуда у сколопендр (рис. 58, З). Это сходство с брюшным сосудом усиливается тем, что за счет этой мезодермы формируются кровяные клетки. Целома первых туловищных сегментов преобразуются: их вентральные стенки значительно утолщаются, а дорзальные становятся более тонкими. Утонченные дорзальные стенки разрываются, и полости целома открываются. Таким образом формируется смешанная полость тела — миксоцель.

Стенки целома верхней губы, разрушаясь, образуют мускулатуру этого придатка. Дорзальная стенка антеннального, самого крупного целома поставляет клетки жирового тела, а вентральная участвует в формировании аорты. Значительная часть клеток стенки этого целома преобразуется в мускулатуру стомодеума. Маленький премандибулярный целом также участвует в образовании стомодеальной мускулатуры.

Большая часть мандибулярного и максиллярного целомов, распадаясь, формирует мускулы верхних и нижних челюстей. Целомы нижней губы заходят вентральной лопастью в соответствующие придатки, давая начало их мускулам, а дорзо-латеральные части, как и соответствующие части большинства туловищных целомов, становятся висцеральной мезодермой. Висцеральная мезодерма облекает желточную массу и участвует, как и антеннальные целомы, в образовании жирового тела.

Целомы брюшных сегментов сохраняются дольше грудных и челюстных. Помимо висцеральной мезодермы, они образуют туловищную мускулатуру и жировое тело (рис. 58, *И—Л*). Сомиты 10-го и 11-го сегментов брюшка остаются сплошными. Их клетки, располагаясь впереди впячивающегося проктодеума, преобразуются в компоненты кровеносной системы.

Как было указано выше, дорзальные стенки большинства туловищных целомов (от мандибулярного до 6—7-го брюшного) преобразуются в висцеральную мезодерму. В ходе обрастания желтка висцеральная мезодерма всех этих сегментов сплавляется в две продольные ленты. Располагаясь на вентральной поверхности желтка, по сторонам от средней линии тела, эти ленты подходят к слепым концам стомо- и проктодеума и окружают их. Постепенно они разрастаются боковыми краями по поверхности желтка и облекают его мезодермальным эпителием. Впоследствии из этого эпителия образуются продольная и кольцевая мускулатура кишечника.

На дорзо-латеральных краях целомов 7—9-го сегментов брюшка, в том месте, где висцеральная мезодерма переходит в соматическую, дифференцируются кардиобласты. Кардиобласты правой и левой стороны тела подходят друг к другу, соединяются своими верхними серповидными краями, затем нижними, и формируют дорзальный кровеносный сосуд. Аорта образуется при соединении антеннальных целомов и впоследствии сообщается с дорзальным сосудом. Последний у личинок стрекоз формируется в задней половине тела.

Вентральная диафрагма, разделяющая эпиневральный синус от окологлазничного, формируется из соматической мезодермы двух грудных сегментов и первых семи брюшных (рис. 58, *К*). Дорзальная диафрагма образуется в связи с формированием дорзального кровеносного сосуда из мезодермальных клеток, лежащих вблизи

кардиобластов. Форменные элементы крови происходят из вторичной медиальной мезодермы, а жировое тело — из соматической мезодермы антеннального и брюшных сегментов.

Под дорзальной стенкой целома пятого и шестого сегментов брюшка располагаются первичные половые клетки (рис. 58, *К*). Возникая, вероятно, на стадии формирования бластодермы, они уходят в глубину желтка (см. рис. 55, *З, К*) вместе с погружающимся протокормом. Из вентро-латеральных участков висцерального слоя мезодермы третьего, четвертого и пятого сегментов брюшка дифференцируется «генитальный гребень», связанный со скоплением половых клеток в пятом сегменте (рис. 58, *К*). При обрастании зародышевой полоской желтка половой гребень подходит к формирующемуся кровеносному сосуду и разделяется на зачаток мезодермальной капсулы с лежащими внутри нее половыми клетками и на зачаток терминального филамента (рис. 58, *Л*).

Формированию и дифференциации сомитов сопутствуют дальнейшие преобразования эктодермального листка зародышевой полоски. При обособлении сомитов в грудных и челюстных сегментах и образовании сегментов брюшка медиальная полоска эктодермы, расположенная между основаниями придатков, дифференцируется в вентральную нервную цепочку. Сначала появляется медиальная нервная бороздка, по обеим сторонам которой располагаются нервные валики. Эти валики образованы сегментарными группами крупных клеток — нейробластов (рис. 58, *З*). Далее в задней части мандибулярного, нижнегубного, грудных и первых брюшных сегментов возникает медиальный тяж нейробластов в результате впячивания нервной бороздки (рис. 58, *М, Н*).

Медиальный тяж нейробластов продуцирует мелкие ганглиозные клетки, распространяющиеся к периферии, тогда как нейробласты нервных валиков продуцируют ганглиозные клетки внутрь. Позднее, когда нервные валики сегментируются и покрываются слоем недифференцированных эктодермальных клеток, обнаруживаются зачатки 3 челюстных, 3 грудных и 11 брюшных ганглиев. 11-й брюшной ганглий в отличие от всех предыдущих очень мал.

По мере дифференциации отдельных ганглиев внутри них образуется нейропиль, и они соединяются друг с

другом комиссурами и коннективами. Сначала у каждого ганглия формируются передние комиссуры, а коннективы и комиссуры, отходящие назад, формируются позднее. Внешние ганглиозные клетки и, вероятно, часть клеток медиального нервного тяжа преобразуются в тонкую нейрилемму. С приобретением коннектив вентральная нервная цепочка погружается под гиподерму. В это же время формируются нервы к иннервируемым ими органам в центробежном направлении.

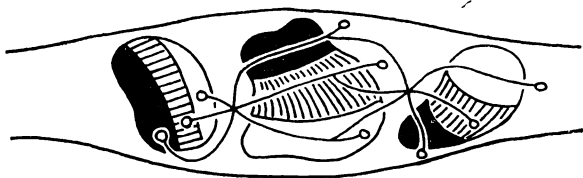
Ганглии мандибулярного, максиллярного и нижнегубного сегментов, сближаясь, сливаются в единый подглоточный ганглий, а ганглии 11-го и 10-го сегментов брюшка сливаются в единый синганглий с ганглием 9-го сегмента. В ходе сближения ганглиев и укорочения комиссур происходит распадение медиального нервного тяжа, и его клетки частично дегенерируют. Перед вылуплением личинки из яйца вентральная нервная цепочка состоит из подглоточного, трех сблизившихся грудных и восьми брюшных ганглиев. Формирование нервной цепочки происходит у всех исследованных стрекоз более или менее однообразно. Различия касаются отдельных процессов гистогенеза и первоначального количества нейробластов, которое на поперечных срезах варьирует от двух до четырех.

В формировании надглоточного ганглия, составленного прото-, дейто- и тритоцеребрумом, обнаруживается определенное сходство с формированием брюшной нервной цепочки. Тритоцеребрум возникает из пары зачатков, расположенных позади стомодеума, и сравнительно обширной зоны эктодермы, расположенной между ними. Дейтоцеребрум формируется из парных зачатков, лежащих впереди антенн, и некоторых клеток стомодеального впячивания. В обоих случаях парные зачатки представляют собой скопления из 5—6 нейробластов, продуцирующих ганглиозные клетки.

Образование протоцеребрума в сравнении с образованием дейто- и тритоцеребральных отделов мозга своеобразно. Процефалические доли зародышевой полоски в начале погружения протокоорма в желток представлены однослойным эктодермальным эпителием. Подстилающая их мезодерма стягивается в процефалическое скопление, и таким образом латеральные края процефалических долей остаются не подостланными мезодермой. Далее в области премандибулярного сегмента появляется

несколько нейробластов. Позднее из образованных ими ганглиозных клеток оформляются три пары протоцеребральных лопастей, которые, разрастаясь, занимают все пространство на процефалических долях зародышевой полоски. Латеральные протоцеребральные лопасти подразделяются вместе с окружающей их гиподермой на три части двумя продольными бороздами. Эти части соответствуют зачаткам оптической и двух медуллярных (наружной и внутренней) пластинок (рис. 59). В каждой из этих частей возникает группа по 3—5 нейробластов, продуцирующих ганглиозные клетки, как и в ганглиях брюшной нервной цепочки. Позднее возникают нервные фибриллы, и оптические пластинки отделяются от гиподермы, которая преобразуется в светопреломляющие компоненты глаза.

Образование зрительных перекрестов происходит следующим образом. Сначала образуется волокнистая масса, а затем от оптической пластинки в центростремительном направлении отделяются и другие компоненты ганглия. В наружной медуллярной пластинке их образование происходит в каудальном, а во внутренней медуллярной пластинке — в ростральном направлении. В наиболее старых, волокнистых частях пластинок находятся окончания ретинальных нервных волокон, которые соединяют волокнистые массы всех трех пластинок друг с другом. Формирование новых компонентов, происходящее в оптической и обеих медуллярных пластинках в разных направлениях, приводит к возникновению между ними новых нервных путей. Таким образом, в результате различий в ориентации роста между старыми и более новыми нервными путями образуются перекресты (хиаз-



59 Образование зрительного перекреста у стрекозы *Aeschna* (из Pflugfelder, 1958). Зачернены старые, заштрихованы — средние и оставлены белыми — наиболее молодые части медуллярных пластинок

мы). Эти перекресты возникают как между оптической и наружной медуллярной пластинками, так и между наружной и внутренней пластинками.

В зародышевой полоске, еще находящейся в глубине желтка, происходит слияние парных протоцеребральных зачатков в единое образование, а несколько позднее — оформление трито-, дейто- и протоцеребрума в единый надглоточный ганглий.

Формирование стоматогастрической нервной системы, в частности фронтального ганглия, происходит из дорзальной стенки стомодеального впячивания, что вообще характерно для насекомых.

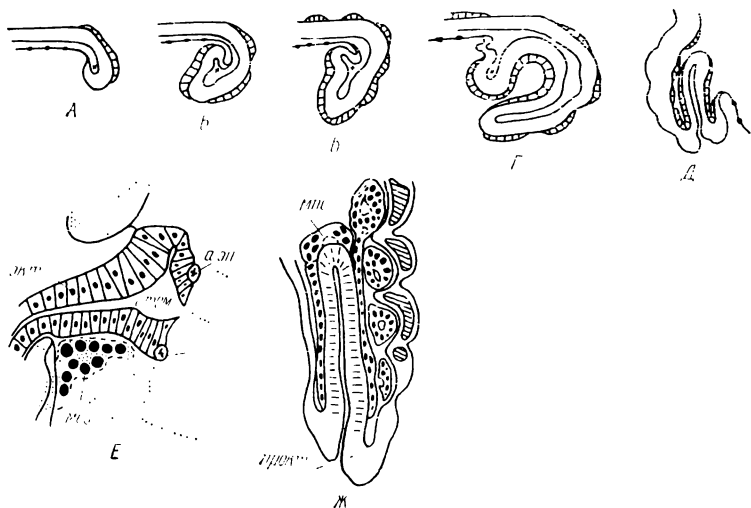
Как впячивание гиподермы, формируются трахеи, энциты, экзувиальные (линочные) железы. От слепого конца проктодеума формируются пальцевидные вращающиеся мальпигиевых сосудов, а у его основания — зачатки ректальных жабер.

Проктодеум появляется несколько раньше стомодеума, и его природа, подробно прослеженная у *Eriophlebia*, заслуживает внимания. В ходе погружения зародышевой полоски в желток происходит формирование амниотической складки. Ее нарастание идет за счет пролиферации клеток хвостовой лопасти зародышевой полоски. Когда зародышевая полоска выходит на поверхность желтка, амниотическая складка образует дорзальную стенку проктодеума, а его вентральная стенка образуется за счет эктодермы хвостовых сегментов, согнутых на вентральную сторону (рис. 60, А — Д). Сходным образом формируется проктодеум и у многих других насекомых, в частности щетинохвосток, прямокрылообразных и клопов.

Стомодеум, появляющийся в ходе сегментации, вскоре утрачивает подстилающую мезодерму, и его конец окружается тонкой мембраной (рис. 60, Е). Преобразуясь в переднюю кишку, стомодеум дифференцируется на глотку, пищевод, зоб и провентрикулус. На конце стомодеума, упирающемся в желточную массу, остаются крупные недифференцированные клетки эктодермы — передний зачаток дефинитивного эпителия средней кишки.

Так же, как и стомодеальное впячивание, проктодеум несет на проксимальном конце группу недифференцированных эктодермальных элементов — задний зачаток дефинитивного эпителия средней кишки (рис. 60, Ж).

В ходе эмбриогенеза передний и задний отделы средней кишки формируются из соответствующих эктодермальных зачатков. Однако срединная часть средней кишки формируется в постэмбриональный период развития из иного источника. При образовании этого отдела кишечника желточные клетки мигрируют к периферии желточной массы и образуют под слоем висцеральной мезодермы отдельные скопления, сравнимые с криптами щетинохвосток. Желток распадается на пирамидальные блоки и постепенно сокращается в объеме. У вылупляющейся из яйца личинки между этими блоками образуется просвет и клетки периферических скоплений начинают размножаться. Впоследствии, у личинки 3-го возраста, потомки этих клеток выстраиваются в дефинитивный эпителий средней кишки. Таким образом, средняя кишка у стрекоз образуется из трех источников, два из которых являются эктодермальными, а третий — желточные клетки — энтодермальным.



60 Формирование кишечника у *Eriophlebia*. А — Д — участие амниона в образовании проктодеума (помечен +) у *Eriophlebia*; Е — обособление переднего зачатка эпителия средней кишки; Ж — формирование проктодеума и обособление зачатка мальпигиевых сосудов (по Ando, 1962):

мез — мезодерма, экт — эктодерма, стом — стомодеум, а. эн — эпителий, мкс — мальпигиевы сосуды

На поздних стадиях эмбриогенеза хорион разрывается, но, как и у *Collembola*, функционально замещается эмбриональной кутикулой. Разрыву хориона предшествует формирование на темени личинки своеобразного «яйцевого зуба», или пузыря, который, пульсируя, надавливает на хорион и разрывает его.

Организм, вылупляющийся из яйца, остается некоторое время в эмбриональной кутикуле, облекающей его наподобие чехла. Эта фаза развития получила название «предличинки». Несмотря на то что под покровами предличинки находится личинка первого возраста с расчлененным телом и членистыми придатками, наружная сегментация остается невыраженной. Стадия предличинки длится от нескольких секунд (3—10 сек у *Апах* и *Gomphus*) до нескольких минут (большинство *Zygoptera*). Предличинка способна двигаться. Если ее вылупление происходит на берегу, в непосредственной близости водоема, то она, червеобразно изгибаясь, достигает воды.

Вылупляющаяся из шкурки предличинки личинка первого возраста в некоторых отношениях отличается от последующих возрастов. Она имеет трехчлениковые антенны, слабо обособленный грудной отдел и слабо развитую нижнюю губу. В ходе последующих возрастов антенны становятся многочленистыми, сложные глаза увеличивают число фасеток, изменяются пропорции тела и строение нижней губы (так называемой маски), лапок и жабер, а число мальпигиевых сосудов увеличивается от 3 до 50. Фаза личинки длится 1—3 года, и за это время осуществляются многочисленные линьки. У *Epiophlebia* их 14, у *Sympetrum* — 7—8, у *Lestes* — 9—11. Каждая линька — длительный процесс. Личинка становится неподвижной, не реагирует на внешние раздражения и чрезвычайно беспомощна, тогда как в интервалах между линьками она активный и опасный для мелких обитателей водоемов хищник. Поздние возрасты обычно именуются нимфами в противоположность более ранним, личиночным возрастам. Формальным признаком для различения личинок и нимф служит присутствие у последних зачатков крыльев. Нимфа последнего возраста испытывает некоторые видоизменения ротового аппарата, носящие гистолитический характер, выползает на стебли растений, сбрасывая старую кутикулу, и преобразуется в окрыленное насекомое.

ОНТОГЕНЕЗ POLYNEOPTERA

Отдел новокрылых (Neoptera) включает большое количество отрядов, распределяющихся по трем подотделам: Polyneoptera, Paraneoptera, Oligoneoptera. Открытие верхнедевонского примитивного тараканообразного *Eopterus devonicus* обнаружило геологическую древность Neoptera, взаимоотношения которых с древнекрылыми утратили для исследователей прежнюю определенность.

В каждом подотделе Neoptera можно выделить примитивных и совершенных представителей, что свидетельствует о ранней дивергенции этих групп. Все же наиболее примитивные формы отмечены среди Polyneoptera, а наиболее совершенные — среди Oligoneoptera.

Отряды Polyneoptera объединяются в три группы: тараканообразных (термиты, тараканы, богомолы, уховертки и, возможно, гемимериды), веснянкообразных (веснянки и эмбии) и прямокрылообразных (прямокрылые и палочники). Сравнение отрядов между собой позволяет считать самыми примитивными Polyneoptera — тараканов и веснянок, а самыми совершенными — прямокрылых.

Тараканы обитают во влажных и теплых субстратах, в лесной подстилке, в хозяйственных помещениях человека и т. п. Уховертки ведут сходный образ жизни, избегая дневного света. Совершенство построек и общественный образ жизни термитов обеспечили сохранение

этих примитивных организмов до наших дней. Термиты и тараканы приспособлены к сохранению и передаче потомству симбиотических микроорганизмов, позволяющих им питаться субстратами, недоступными для других животных.

Веснянкообразные — по преимуществу вымершая группа, и ее современные представители — остатки бывшего разнообразия форм. Веснянки, как поденки и стрекозы, по образу жизни и условиям развития связаны с водоемами. Эмбии — обитатели почвы, сооружающие паутиновые галереи и гнезда с относительно постоянным микроклиматом.

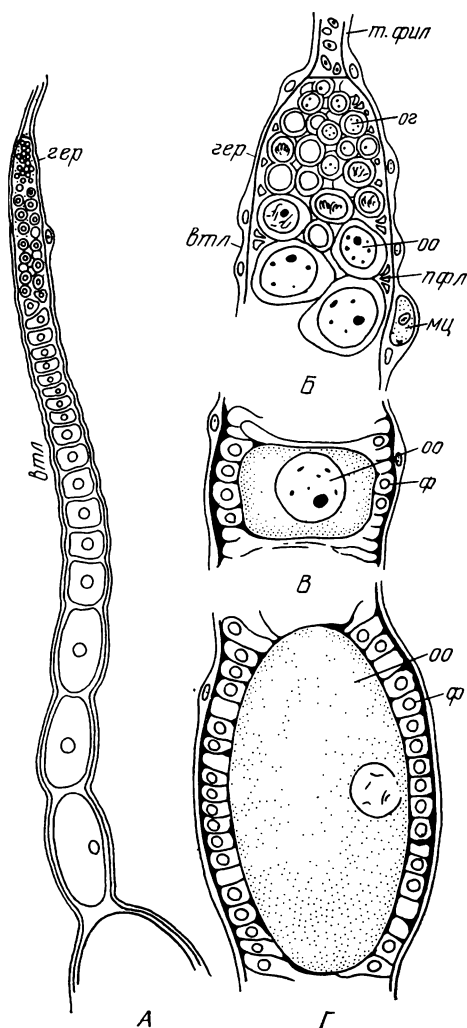
Прямокрылообразные, как правило, ведут открытое существование, но яйца обычно откладывают в почву. По обилию видов и особей, по приспособленности к открытому существованию и совершенству организации прямокрылые не могут считаться ни низшими, ни примитивными.

Систематическое положение своеобразной, совмещающей в себе признаки разных отрядов группы гриллобратид остается неясным. Некоторые исследователи включают гриллоблатид в состав палеозойского отряда *Protorthoptera*. Недавно открытые зораптеры обнаруживают сходство и с *Polypeoptera*, и с *Parapeoptera*. Вопрос о их положении в системе еще не решен.

Для *Polypeoptera* характерны овариолы паноистического типа (рис. 61). Лишь уховертки и гемимериды обладают политрофическими овариолами. Яичник типичного представителя группы — таракана *Periplaneta americana* во многих отношениях напоминает половой аппарат щетинохвосток. Восемь пар паноистических овариол открываются в расширенные «чашечки» парных латеральных яйцеводов, которые в свою очередь впадают в непарный медиальный яйцевод. Лишь у веснянок, так же как и у поденок, медиальный яйцевод отсутствует и латеральные яйцеводы открываются парой яйцевыводных отверстий.

В германии овариолы содержатся многочисленные оогонии и ядра префолликулярных клеток (рис. 61, А, Б). В отличие от *Thysanura* эта зона яйцевой трубочки имеет общую с вителлярием тунику, расположенную под наружной эпителиальной оболочкой. У основания германия расположены многочисленные первичные ооциты, окруженные синцитиальными фолликулами.

Выходящие в вителлярный ооциты не выстраиваются цепочкой, а сначала образуют два или три ряда. Поэтому провести границу между гермарием и вителлярием довольно трудно. Лишь различия в концентрации нуклеиновых кислот, отмечающие определенные стадии оогенеза, позволяют провести это разделение отделов ова-



61

Овариола таракана *Periplaneta* (по Bonhag, 1965). А — отдельная овариола яичника; Б — гермариум; В — Г — фолликулы вителлярия с ооцитами на последовательных стадиях развития:

гер — гермариум, вмл — вителлярный, т. фил — терминальный филамент, ог — оогонии, оо — ооциты, пфл — префолликулярная ткань, мц — митозит, ф — фолликулярный эпителий

риолы. Несколько ниже более крупные ооциты выстраиваются в один ряд и окружаются фолликулярным эпителием (рис. 61, А, В). Они имеют уплощенную форму, но впоследствии становятся округлыми и, наконец, эллиптическими в самом конце вителлярия (рис. 61, А, Г). В связи с этим следует указать, что сформированные яйца веснянок сохраняют уплощенную форму, отличающую более молодые ооциты *Periplaneta* и других *Polyneoptera*.

У *Periplaneta* синтез желтка начинается в округлых ооцитах, причем формирующиеся гранулы сначала располагаются на периферии и лишь впоследствии заполняют ооцит более или менее равномерно. При этом ооцит значительно увеличивается в размерах, и к концу оогенеза его объем возрастает более чем в $2,5 \cdot 10^6$ раз. В ходе накопления желтка фолликулярные клетки становятся кубическими и начинают интенсивно размножаться. В последних фолликулах вителлярия фолликулярные клетки испытывают митозы, не сопровождаемые разделением их цитоплазмы, и становятся многоядерными. Непосредственно перед овуляцией происходит выделение хориона, и ядро ооцита переходит в метафазу первого деления созревания.

Сформированные яйца *Polyneoptera*, как правило, билатерально симметричны (рис. 62). У *Periplaneta* первым признаком полярности ооцита является эксцентричность положения ядрышка в ядре. Сначала оно занимает центральное положение, но затем смещается дорзально (см. рис. 61, Б, В). Само ядро на ранних стадиях оогенеза располагается в центре ооцита, но позднее, когда начинается накопление желточных гранул, оно смещается по продольной оси к одному из его полюсов — к переднему у некоторых термитов и ухверток или к заднему у подавляющего большинства исследованных видов.

Затем ядро ооцита отходит от продольной оси, обычно в дорзальном направлении (см. рис. 61, Г и рис. 62). Раннее проявление билатеральной симметрии, не отмеченное в ооцитах первичнобескрылых и древнекрылых насекомых, является характерным свойством оогенеза *Polyneoptera*.

В течение оогенеза у очень многих представителей группы, и в том числе у *Periplaneta*, происходит трансвариальная передача симбионтов. Среди клеток наруж-

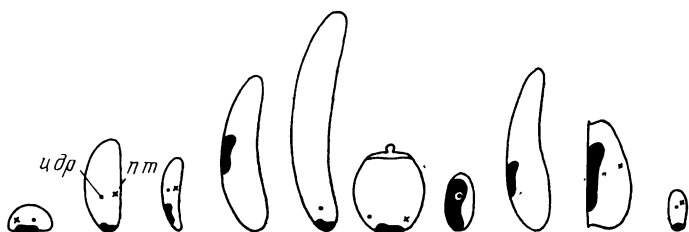
ной эпителиальной оболочки овариолы *Periplaneta* выделяются крупные мицетоциты с симбионтами (см. рис. 61, Б). Выходя из мицетоцитов, симбионты проникают через тунику и включаются в формирующиеся фолликулы. Впоследствии симбионты проникают в ооцит и, таким образом, переходят из организма матери к развивающемуся потомку.

Осеменение у большинства представителей подотдела *Polyneoptera* сперматофорное. У некоторых форм отмечен партеногенез, факультативный (*Melanoplus differentialis*) и облигатный (палочники и др.). При обоеполом размножении проникновение сперматозоида в яйцо через хорион обеспечивается наличием в нем специального отверстия — микропиле или целой системы отверстий.

Откладываемые яйца, как правило, окружаются выделениями придаточных желез, формирующими своеобразные оотеки, либо помещаются в специально построенные земляные или паутинные гнезда. Самки эмбий откладывают яйца в собственные экскременты. Самки веснянок откладывают яйца большими партиями на поверхность воды или под воду, прикрепляя их слизистыми выделениями к растениям.

Отмечено яйцеживорождение (*Pycnoscelus surinamensis* и палочники) и личинкорожение (гемимериды и тараканы семейств *Epilamprinae*, *Panchlogrinae* и др.).

Прямокрылые откладывают яйца либо поодиночке,



- 62 Форма и относительные размеры яиц некоторых *Polyneoptera* (слева направо: *Pteronarcys*, *Tachycines*, *Gryllus*, *Xiphidium*, *Locusta*, *Carausius*, *Forficula*, *Paratenodera*, *Phyllodromia*, *Anacanthotermes*; по Krause, 1939, с дополнениями):

п, т — полярные тельца, ц, др — центр дробления (положение синкарпона перед делением); зародышевая полоска зачернена

погружая их с помощью яйцеклада в землю или в ткани растений (кузнечики и сверчки), либо группами в виде кубышек (саранчовые). Особенно примечательно половое состояние термитов. После брачного полета и основания гнезда самка поселяется в нем и откладывает первые порции яиц. После вылупления из них личинок, принимающих на себя все заботы по поддержанию жизни самки, последняя становится исключительно яйцепродуцирующей особью. Есть указания, что самки некоторых термитов в сформированных термитниках способны продуцировать до 8000 яиц в сутки. Вряд ли кто-либо из иных представителей класса в состоянии сравниться в этом отношении с ними.

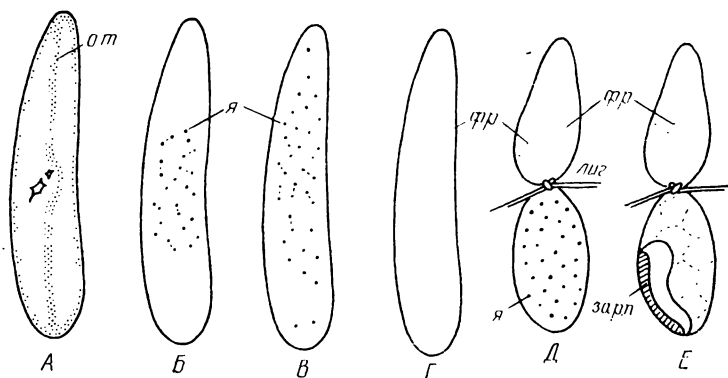
Яйца Polyneoptera, как правило, длинно-эллиптические с уплощенной вентральной поверхностью, но иногда округлые (палочники) или же непостоянной формы (веснянки). Полярные тельца выделяются на дорзальной стороне яйца, иногда в непосредственной близости от его верхнего полюса, но у некоторых макролецитальных форм (палочники, веснянки и др.) — на вентральной стороне яйца или вблизи нижнего полюса, где сосредотачиваются основные процессы формообразования. Относительному богатству яиц желтком большинства Polyneoptera соответствует относительно слабое развитие цитоплазматических компонентов — желточного синцития и периплазмы. Разительным исключением выглядят яйца уховерток с очень толстой периплазмой и хорошо развитым желточным синцитием. В яйцах некоторых сверчков отмечено присутствие осевого тяжа свободной от желтка ооплазмы (рис. 63, А).

В соответствии с преобладающим расположением синкариона первые деления дробления у большинства Polyneoptera осуществляются вблизи заднего полюса. Лишь у термитов и уховерток дробление осуществляется в верхней половине яйца.

Первые деления дробления не обнаруживают правильности в ориентации митотических веретен (рис. 63, Б, В). Факт неопределенности ориентации веретена первого деления приобретает особый интерес в связи с изучением гинандроморфов *Carausius morosus*, у которых одна сторона тела — мужская, а другая — женская. Генетически маркированные по половым хромосомам, два первых ядра дробления расходятся далеко не всегда к правой или левой стороне яйца, как можно было бы ожидать по рас-

пределению мужских и женских признаков у взрослых гинандроморфов.

У *Locusta migratoria* первые два деления происходят синхронно, но впоследствии синхронность утрачивается. Ранняя асинхронность дробления характерна для Polyneoptera, но у термитов и ухверток деления синхронны и формирующиеся ядра одновременно подходят к периферии яйца. У *Locusta* и *Sagausius* ядра дробления не мигрируют сквозь желток к переднему полюсу яйца, но сначала образуют синцитиальное зародышевое пятно на заднем полюсе яйца (рис. 64, А). Впоследствии некоторые ядра из этого пятна проходят по периплазме в район переднего полюса и, продолжая размножаться, покрывают всю поверхность яйца. Сходные отношения, но начинающиеся с вентральной стороны яйца, разворачиваются у веснянки *Pteronarcys*. Таким образом, формирование бластодермы в одних районах яйца происходит быстрее, чем в других. Промежуточное состояние между одновременным формированием бластодермы на всей поверхности яйца ухверток и термитов и процессами, характер-



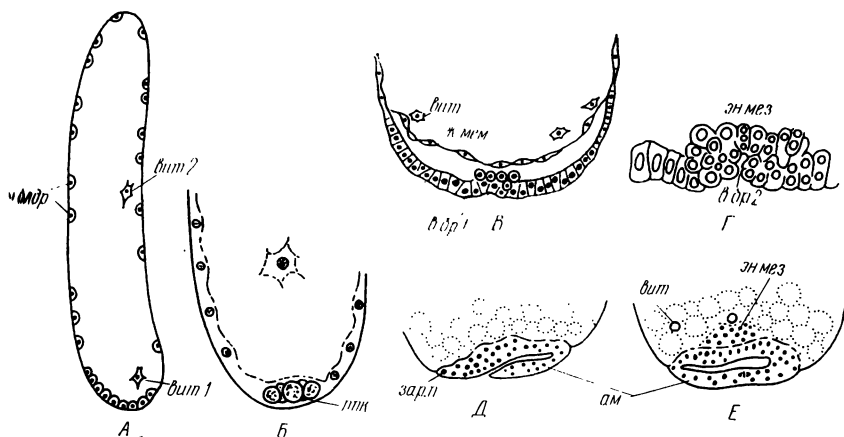
63 Дробление и «псевдодробление» яиц *Gryllus* (по Mahr, 1961). А — перед началом дробления осевой тяж ооплазмы изгибается; Б — ранние и В — более поздние деления дробления; Г — «псевдодробление» в неосеменных яйцах; Д и Е — «псевдодробление» в верхней половине осеменных яиц, изолированной от центра дробления:

я — дробящиеся ядра, фр — дробящиеся безъядерные фрагменты ооплазмы, зар. п — зародышевая полоска, о. т — осевой тяж, лиг — волосная петля

ными для *Locusta*, *Carausius* и *Pteronarcys*, отмечены у других представителей Polyneoptera.

Например, у таракана *Periplaneta* и сверчка *Gryllus* выход ядер дробления начинается на заднем полюсе яйца, и постепенно этот процесс распространяется вперед, так что оформление бластодермы как клеточного эпителия начинается при более или менее равномерном распределении ядер на периферии. У медведки *Gryllotalpa* выход ядер дробления и формирование бластодермы начинается на вентральной стороне яйца и лишь постепенно распространяется на дорзальную сторону.

Общим свойством дробления Polyneoptera и, быть может, всех других обогащенных желтком форм является сокращение митотической активности в ходе миграции ядер. При этом некоторые ядра остаются в глубине желтка как первичные вителлофаги. У *Locusta* они выходят с периферии и, покидая остальные, продвигающиеся по периплазме к переднему полюсу ядра, уходят в желток.



64 Ранний эмбриогенез Polyneoptera. А — формирование бластодермы у *Locusta* (по Roonwal, 1936); Б — обособление первичных половых клеток у уховертки *Forficula* (по Heymons, 1895, видоизменено); В — образование первичной и Г — вторичной вентральной бороздки у *Locusta* (по Roonwal, 1936); Д — Е — формирование амниона у *Eutermes* (по Knowler, 1900):

ж. мем — желточная мембрана, эн. мез — нижний листок, вит 1 и вит 2 — первичные и вторичные вителлофаги, м. блдр — мигрирующие клетки бластодермы, вит — вителлофаги, в. блр 1, в. блр 2 — первичная и вторичная вентральные бороздки, зар. п — зародышевая полоска, вит — вителлофаги, ам — амнион, п. п. к — первичные половые клетки

Однако некоторая часть ядер, размножающихся вблизи заднего полюса, вероятно, не выходит на периферию, оставаясь первичными вителлофагами. В таком случае ядра, возвращающиеся с периферии в желток, действительно являются не первичными, а вторичными вителлофагами. Первичные желточные клетки не обнаружены у *Carausius*, *Blattella* и *Periplaneta*.

Расхождение ядер дробления к периферии, вероятнее всего, определяется свойствами самого яйца и его плазматических компонентов, о чем свидетельствует так называемое «псевдодробление» (см. рис. 63, Г — Е). В неосемененных, но активированных к развитию яйцах сверчка *Gryllus* (см. рис. 63, Г) женский пронуклеус окружается большим количеством плазмы и начинает дегенерировать. В это же время в желточном синцитии начинают формироваться многочисленные островки свободной от желтка ооплазмы, распределение которых соответствует нормальному распределению дробящихся ядер. Эти островки размножаются более или менее синхронно, имитируя процесс дробления, который, вероятно, не зависит от присутствия самих ядер.

Первым признаком дифференциации ядер дробления является образование вителлофагов, остающихся в глубине желтка. Далее процессы дифференциации проявляются в обособлении эмбриональной и экстраэмбриональной фракций бластодермы. Однако в некоторых случаях (например, у уховертки *Forficula*) выделению фракций бластодермы предшествует дифференциация первичных половых клеток на заднем полюсе яйца, равномерно покрытого бластодермой (рис. 64, Б). Раннее обособление полового зачатка для *Polyneoptera* не характерно, и его регистрация у уховерток соответствует своеобразию эмбриогенезов этих форм.

Первым признаком дифференциации бластодермы обычно является формирование клеточного скопления на заднем полюсе или на вентральной стороне яйца в зависимости от того, где происходит обособление эмбриональной фракции. У *Locusta*, *Carausius*, *Gryllotalpa* и *Pteronarcys* образовавшиеся в ходе формирования бластодермы скопления клеток представляют собой эмбриональную фракцию бластодермы, еще не полностью отделенную от фракции экстраэмбриональной. Последующее расхождение элементов клеточного скопления затрагивает лишь малую часть. Таким образом, формирование эм-

бриональной фракции происходит раньше, чем экстраэмбриональной. У термитов, уховерток и некоторых других форм, отличающихся относительно одновременным формированием бластодермы на всей периферии яйца, дифференциация обеих фракций происходит синхронно.

У *Forficula* образующееся клеточное скопление занимает большую часть боковых сторон яйца в виде двух очагов, соединяющихся друг с другом на заднем полюсе яйца. Это состояние напоминает формирование зародышевой полосы некоторых стрекоз из двух первоначально разобщенных клеточных скоплений. Последующая концентрация этих скоплений приводит к оформлению зародышевой полосы, во всех отношениях напоминающей зародышевые полосы других *Polyneoptera*, но отличающейся своими размерами по отношению к яйцу. У *Forficula* зародышевая полоска охватывает почти всю вентральную и большую часть латеральных поверхностей яйца, тогда как у большинства *Polyneoptera* зародышевая полоска представлена небольшим образованием вблизи заднего или на заднем полюсе яйца (см. рис. 62). В тех случаях, когда дифференцирующаяся эмбриональная фракция имеет облик зародышевого пятна или диска (например, у *Locusta*, *Carausius*, *Hemimerus*, *Anacanthothes* и многих других *Polyneoptera*), она занимает относительно очень небольшое пространство яйца на заднем полюсе. У некоторых форм зародышевое пятно может быть названо сердцевидным, так как имеет на переднем крае небольшую вырезку, соответствующую углублению между двумя головными долями.

Преобразования, наступающие вслед за обособлением зародышевой полосы или зародышевого пятна, сводятся к выделению зародышевых листков, бластокинезам зародышевой полосы и ее росту. У *Locusta* и *Carausius* клетки однослойного зародышевого пятна начинают интенсивно делиться и вскоре располагаются в несколько ярусов. По средней линии этого многослойного образования намечается небольшая продольная бороздка, со дна которой выклинивается несколько клеток. Эти клетки, вероятно, являются вторичными вителлофагами. Вскоре после их выделения бороздка исчезает. При этом первичные вителлофаги, расположенные вблизи нижней поверхности зародышевого пятна, объединяются в единый слой, так называемую «желточную мембрану», которая у *Locusta* вскоре дегенерирует (рис. 64, В). У *Carausius* и некото-

рых других форм желточная мембрана, вероятно, участвует в формировании среднекишечного эпителия.

После оформления желточной мембраны зародышевый диск *Locusta* вновь становится однослойным, и по его средней линии образуется продольная бороздка. Со дна этой вторичной бороздки выделяется большое количество клеток, образующих нижний листок (рис. 64, Г). Вскоре и эта бороздка исчезает, и наружный слой зародышевой полоски, представляющий собой чистую эктодерму, вновь становится многослойным. В это же время желток распадается на отдельные желточные шары, и желточный синцитий становится более мощным. У *Carausius*, *Blattella*, *Gryllotalpa* и *Eutermes* нижний листок образуется иммиграцией клеток со всей внутренней поверхности зародышевой полоски (рис. 64, Е) или, например у *Forficula*, с внутренней поверхности ее латеральных частей. Все исследованные саранчовые, кузнечики и богомолы образуют нижний листок посредством образования продольной бороздки. Диффузная или локализованная, иммиграция свойственна палочникам и уховерткам, а сочетание обоих типов характерно для тараканов и сверчков.

Сравнивая процессы формирования нижнего листка у *Locusta* с соответствующими явлениями у других насекомых, М. Рунвал создал теорию мультифазной гастрюляции насекомых. Например, в эмбриогенезе *Locusta* он выделил 4 фазы гастрюляции.

Первая фаза — дробление, в ходе которого клетки бластодермы отделяются от первичных желточных клеток, сравнимых с первичной энтодермой, тогда как сам процесс этого разделения напоминает в общих чертах эпителию.

Вторая фаза — формирование первичной бороздки, отвечающей переднему концу вытянутого в длину blastopore. Образующаяся в это время желточная мембрана сравнима с временным первичным эпителием средней кишки, отмеченным у низших *Atelocerata*.

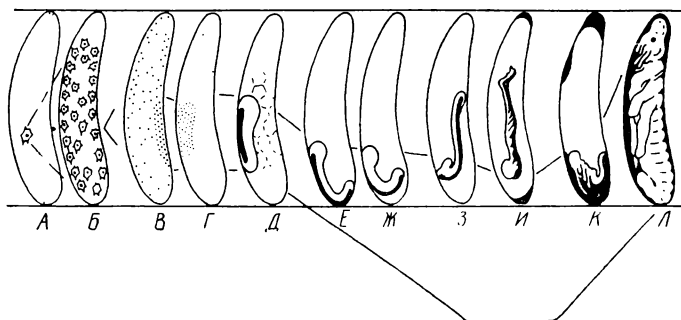
Третья фаза — формирование вторичной бороздки — заднего конца blastopore, сопровождающееся выделением элементов нижнего листка (вторичной энтодермы и мезодермы).

Четвертая фаза — выделение вторичных желточных клеток, соответствующих вторичной энтодерме ряда насекомых (например, мух). Таким образом, по мнению Рун-

вала, процесс гастрюляции у насекомых распадается на ряд последовательных фаз.

Концепция мультифазной гастрюляции вполне приложима к развитию щетинохвосток и стрекоз. Известны попытки ее приложения к развитию и других насекомых. Если признать, что удельный вес и значение каждой фазы не являются постоянными, а меняются соответственно общим эволюционным тенденциям в преобразованиях исходных эктодермы, мезодермы и энтодермы, то теорию мультифазной гастрюляции можно распространить на весь класс насекомых.

В ходе образования нижнего листка, который почти у всех исследованных *Polynoptera* является главным образом мезодермальным, зародышевое пятно оформляется в зародышевую полосу, которая начинает удлиняться (рис. 65). Через некоторое время боковые края головных долей сгибаются на вентральную сторону, и размножение образующих эти края клеток приводит к формированию парных передних амниотических складок (рис. 65, Д). В это же время или несколько позднее в области презумптивных сегментов брюшка появляется небольшое впячи-

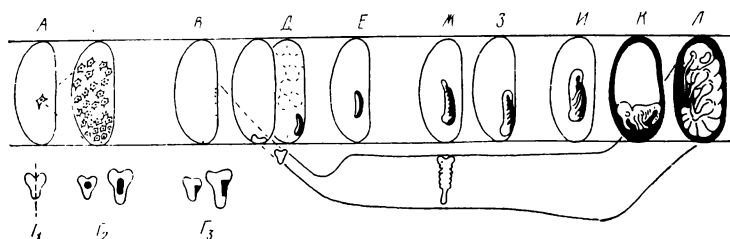


- 65** Схема эмбрионального развития *Gryllus* (по Krause, 1939). А — яйцо, приступающее к дроблению; Б — расхождение ядер дробления; В — формирование бластодермы и Г — зародышевого пятна; Д — оформление зародышевой полоски, зародышевых оболочек и дробление желтка; Е — Л — бластокинез; расходящиеся сплошные линии отмечают длину зародышевой полоски в выпрямленном состоянии, а их положение относительно горизонтальных линий отмечает положение зародышевой полоски в яйце

вание. Углубляясь, оно увлекает протокорм под образующуюся складку (рис. 66).

У сверчка *Tachycines* погружение протокорма начинается на заднем полюсе яйца, как и у рассмотренных ранее поденок и стрекоз. У другого сверчка *Gryllus*, в соответствии с вентральным положением зародышевой полоски, этот процесс разворачивается на вентральной стороне яйца (см. рис. 65). В полость образующейся складки зародышевых оболочек входит желток, и при этом создается впечатление, что зародышевая полоска увлекается в глубь яйца, как это свойственно *Palaeoptera*. Однако когда количество желтка, заходящего в складку, невелико, можно видеть, что на зародышевую полоску нарастает складка, а сама полоска остается на месте (см. рис. 64, Д, Е). Впрочем, между погружением зародышевой полоски и нарастанием на нее зародышевых оболочек резкой границы провести нельзя. У одних представителей группы *Polynoptera* преобладает первый процесс, а у других — второй, а различия в количестве желтка, заполняющего оболочки, сообщают обоим процессам большую или меньшую наглядность.

Погружение зародышевых полосок *Gryllus* и *Tachycines* в желток приводит к их переворачиванию головными долями вниз (рис. 65, И и рис. 66, Д), как у стрекозы



- 66** Схема эмбрионального развития *Tachycines* (по Krause, 1939). А — яйцо, приступившее к дроблению; Б — расхождение образующихся ядер; В — формирование бластомеры; Г — формирование зародышевой полоски (Г₁ — расщепление зародышевой полоски приводит к образованию двойников, Г₂ — выключение центра дифференциации приостанавливает развитие тела, Г₃ — при выключении бокового участка зародышевой полоски ограничение способности к регуляции распространяется от центра дифференциации); Д — Л — бластокинезы (прочие обозначения см. рис. 65)

Platysnemis и некоторых других стрекоз. Нарастающие передние и задние складки соединяются над зародышевой полоской и изолируют ее от субхорионального пространства. У *Locusta*, так же как и у сверчков, в полость образующихся складок входит значительное количество желтка, который впоследствии выходит из них. Таким образом, почти вся зародышевая полоска *Locusta* занимает поверхностное положение.

У термитов и уховерток, как, впрочем, и у многих других *Polypeoptera*, нарастающие складки вообще не содержат желтка (см. рис. 64, *E*). Окруженное оболочками зародышевое пятно начинает удлиняться и сгибается в области последних сегментов брюшка, вворачивающихся в желток.

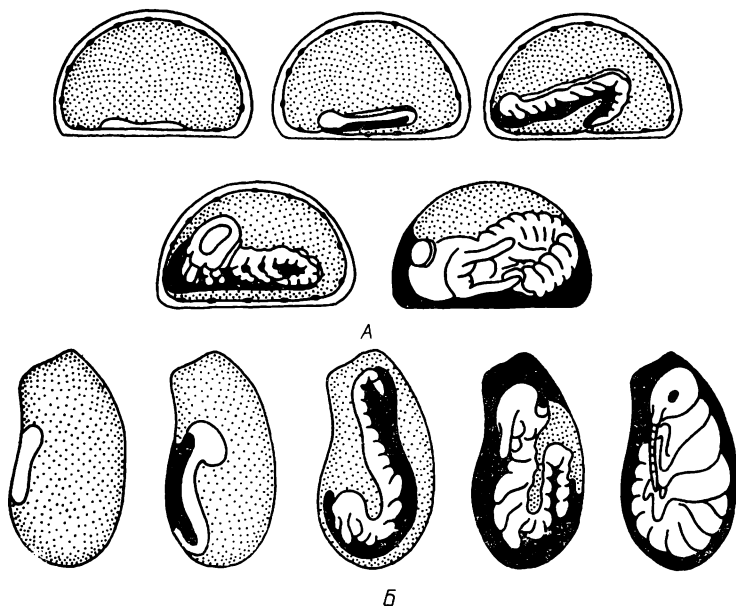
Таким образом, в пределах *Polypeoptera* встречаются разнообразные способы формирования оболочек и погружения зародышевой полоски. Из сравнения следует, что формирование оболочек у некоторых представителей группы происходит независимо от формирования вентрального изгиба, у других же оба эти процесса взаимосвязаны, так же как у *Thysanura* и *Palaeoptera*. Очевидно, что в ходе эволюции формирование зародышевых оболочек, обусловленное вентральным изгибанием зародышевой полоски, сменяется самостоятельным нарастанием их на зародышевую полосу.

Прежде чем перейти к описанию последующих процессов дифференциации зародышевой полоски, уместно рассмотреть ее перемещения в яйце — бластокинезы. Несмотря на разнообразие бластокинезов *Polypeoptera*, их нетрудно свести к состоянию *Palaeoptera*. Для этого достаточно признать, что *Polypeoptera* отличаются от *Palaeoptera* ранним смещением зародышевой полоски на вентральную сторону яйца, утратой желтка в полости формирующихся оболочек, несколько более сильным развитием головных складок, смещением борозды вентрального изгиба к хвостовому концу зародышевой полоски и, наконец, разобщением во времени процессов формирования оболочек и вентрального изгибания. Однако своеобразные бластокинезы веснянки *Pteronarcys* (рис. 67, *A*) надо выводить, вероятно, из состояния щетинохвосток.

Весьма обычные бластокинезы *Polypeoptera* можно описать на примере термита *Anacanthotermes*. Формирующееся на заднем полюсе яйца округлое зародышевое пятно покрывается оболочками, приобретает форму вы-

тянутого овала и слегка смещается на вентральную сторону яйца. Формирующаяся зародышевая полоска начинает перемещаться в обратном направлении на дорзальную сторону яйца хвостовым концом вперед. После того как вслед за протокормом на дорзальную сторону переходят и головные доли, зародышевая полоска начинает укорачиваться и, охватывая желток разрастающимися боковыми краями, вновь выходит на вентральную сторону яйца.

Сходным образом осуществляются бластокинезы у сверчка *Tachycines* (см. рис. 66), сердцевидное зародышевое пятно которого, проходя над задним полюсом яйца, оказывается непосредственно под микропилярным отверстием. Вводя в это отверстие тончайшую микроиглу и зная хронологию бластокинезов, можно, не нарушая целостности хориона, провести тончайшие операции. Описанием результатов операций такого рода, проведенных Г. Крау-



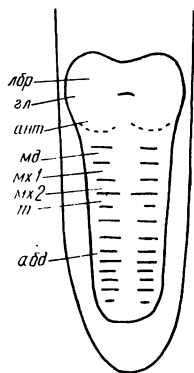
67 Бластокинезы. А — *Pteronarcys* (по Miller, 1940); Б — *Embia* (по Kershaw, 1914)

зе, можно подытожить изложенный материал по раннему эмбриональному формообразованию.

Разделяя и разрушая сердцевидное зародышевое пятно по продольной оси, удается получить разнообразные дупликации (удвоения), что свидетельствует о возможности регуляции в декстро-синистральном направлении. В то же время регуляции по дорзо-вентральной и сагиттальной оси весьма ограничены. Таким образом, из правой или левой половины зародышевого пятна развивается полноценный эмбрион или два полноценных, но соответственно уменьшенных эмбриона.

Способность к формированию двойников при продольном расщеплении зародышевого пятна сохраняется в течение шести часов после оформления зародышевого пятна. В течение последующих часов развития удается получить лишь частичные удвоения сначала грудного и брюшного отделов, далее лишь одного брюшка. Из этого следует, что способность к удвоению утрачивается прежде всего в головном районе и распространяется в каудальном направлении. Сходным образом утрачивается способность к регуляции от середины зародышевого пятна в направлении к его краям, что, вероятно, связано с центральным положением центра дифференциации. Выключение этого центра препятствует нормальному формообразованию.

Выключение отдельных частей зародышевой полоски сверчка *Gryllus* обнаружило меньшие способности к регуляции этой формы. Благодаря тому, что нанесенные дефекты проявляются в отчетливой форме на более позд-



Карта распределения зачатков в зародышевой полоске *Gryllus* (из Pflugfelder, 1958):

лбр — лабрум, гл — глаза, ант — антенны, мд, мх 1, мх 2, т, абд — сегменты мандибулы, максиллы, нижней губы, грудного и брюшного отдела

них стадиях развития, можно составить карту распределения зачатков в зародышевой полоске *Gryllus* (рис. 68).

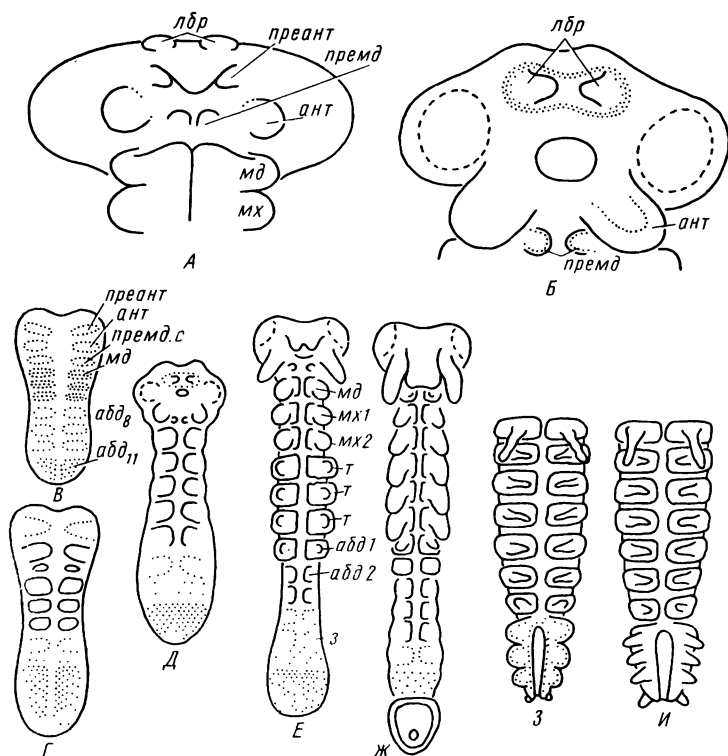
Формирование зародышевых оболочек сопровождается удлинением зародышевой полоски. У некоторых форм (тараканы, термиты, эмбии, сверчки и др.) удлиняющаяся зародышевая полоска продвигается на вентральную сторону яйца, достигая головными долями экватора (рис. 65, 66, 67, Б). Последующее удлинение протоорма приводит к разрастанию хвостового отдела на дорзальную сторону, и иногда, как было указано выше, головной конец вновь возвращается к заднему полюсу яйца. Продолжая удлиняться, зародышевая полоска иногда заходит далеко на дорзальную сторону яйца. В ходе этих процессов начинается дифференциация нижнего листка. В грудных и челюстных сегментах он разделяется на две продольные ленты. Несколько позже разделение на ленты происходит в головном и брюшном районах зародышевой полоски. После этого начинается формирование отдельных сегментов тела.

У термита *Anacanthotermes* сначала выделяются сомиты мандибулярного, максиллярного и лабиального сегментов. Далее выделяются сомиты преантенн, антенн и премандибулярного сегмента. У *Sarcophaga* наряду с этим отмечено формирование парного сомита верхней губы и, таким образом, в голове этого насекомого присутствует 7 пар сомитов (рис. 69, А). У большинства исследованных форм сомиты верхней губы, преантенн и премандибулярного сегмента не развиваются или же, в сравнении с антеннальными и челюстными сомитами, чрезвычайно малы. Однако не следует думать, что преантеннальные и премандибулярные сомиты встречаются среди *Polypeoptera* как редкое исключение (рис. 69, Б).

У *Anacanthotermes* вслед за выделением головных и челюстных сегментов происходит выделение четырех туловищных сегментов, и впереди них формируется зона нарастания (рис. 69, В). Однако впоследствии мезодерма этих сегментов сливается в единую массу, и их вторичное обособление происходит уже после формирования впередилежащих сегментов (рис. 69, Г—И). Это явление, пока отмеченное только у одного вида, замечательно своим сходством с процессами, наблюдаемыми у сколопендры *Rhysida*. В обоих случаях зона нарастания сдвинута вперед на четыре сегмента, но у сколопендры эти сегменты не исчезают, а становятся дефинитивными.

После оформления сомитов происходит формирование межсегментных границ в эктодерме, и процесс сегментации распространяется в район грудного и брюшного отделов. В брюшном отделе, как правило, выделяется 11 сегментов. Одиннадцатый сегмент обычно очень мал и часто сливается вскоре после своего обособления с 10 сегментом.

У саранчовых *Stenobothrus* и *Locusta* и у некоторых термитов выделению дефинитивных сегментов предшествует



69 Головные доли зародышевой полоски *Carausius* (А) (по Leuzinger et al, 1926) и *Anacanthotermes* (Б) (по Мельникову, 1970); В—И—сегментация зародышевой полоски *Anacanthotermes*:

лбр — лабрум, преант — преантенны, ант — антенны, премд.с — премандибулярный сегмент, мд — мандибулы, мх — максиллы, т — грудные сегменты, абд — брюшные сегменты, з — зона нарастания

вует формирование макросомитов, представляющих собой комплексы нескольких недифференцированных сегментов. У *Locusta* выделяется четыре эктодермальных макросомита, границы между которыми соответствуют сужениям зародышевой полоски. Далее оформляются соответствующие комплексы в мезодерме, но вскоре они становятся неотчетливыми и сливаются друг с другом. Формирующиеся после этого челюстные сегменты возникают заново, и преемственности между ним и макросомитами проследить не удается.

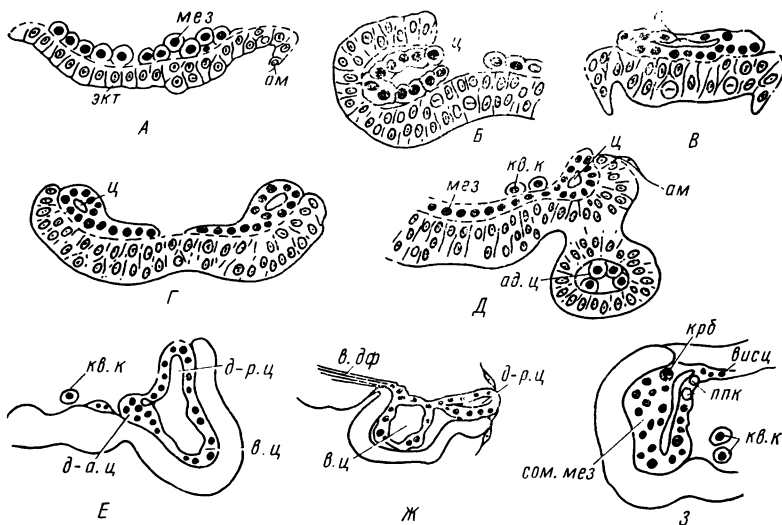
С началом сегментации происходит инвагинация стомо- и проктодеума, и зародышевая полоска, испытав некоторые перемещения внутри амниотической полости, выходит на вентральную сторону яйца (см. рис. 65—67). У богомол *Mantis* и *Paratenodera* и у саранчового *Daciostaurus* зародышевая полоска перед выходом на периферию вращается и скручивается в полуспираль. Процесс выхода на периферию более или менее однообразен у всех исследованных форм и сравним с соответствующим процессом у стрекоз и поденок. Различия определяются глубиной первоначального погружения зародышевой полоски в желток, близостью головных долей к экватору вентральной стороны яйца и некоторыми другими несущественными чертами. В процессе выхода зародышевой полоски на поверхность желтка сомиты приобретают целомические полости и начинают дифференцироваться.

Формирование целомов происходит вследствие разрастания краев однослойных сомитов и их последующего сворачивания в пузырьки (рис. 70, А, Б). Однако наряду с этим способом отмечено и расщепление двуслойных сомитов (рис. 70, В, Г). Одновременно с формированием целомов мезодерма, не участвующая в этом процессе, образует медиальный тяж, дающий впоследствии форменные элементы крови (рис. 70, Д, Е).

При формировании целомов головного и грудного отделов у *Locusta* нижний листок распространяется латерально и становится однослойным. Эктодерма латеральных краев зародышевой полоски в это время подворачивается, что приводит к соответствующему изгибанию лежащего под ней сомита. Последующее развитие этого процесса приводит к оформлению целомического пузырька и в некоторых случаях к обособлению «придаточной целомической полости» внутри формирующегося придат-

ка (рис. 70, Д). Сходным образом формируются целомеры в первом сегменте брюшка. Во всех остальных сегментах брюшка мезодерма, еще не расщепленная на две ленты, становится двуслойной. Впоследствии между обоими слоями мезодермы появляется целомическая полость (рис. 70, В), и разделение мезодермы на две ленты приводит к оформлению парных целомеров в каждом сегменте брюшка. Однако через некоторое время целомеры правой и левой стороны тела вновь соединяются друг с другом благодаря разрастанию их медио-вентральных краев.

Преобразования и дифференциация отдельных целомеров у всех исследованных представителей группы более или менее однотипны. Наиболее детально эти процессы прослежены у *Carausius* и *Locusta*.



- 70** Дифференциация мезодермы у *Locusta* (по Roonwal, 1936). А, Б — поперечные срезы на уровне нижнегубного сегмента на двух последовательных стадиях развития; В, Г — срезы на уровне 2-го и 4-го сегмента брюшка; Д — Ж — срезы на уровне 2-го грудного сегмента на последовательных стадиях развития; З — срез 5-го брюшного сегмента:

мез — мезодерма, экт — эктодерма, ц — целом, ад. ц — придаточная полость целома, кв.к — кровяные клетки, ам — амнион, д-р.ц — дорзостро-ростральная, д-а.ц — дорзо-анальная и в.ц — вентральная доли целома, в.дф — вентральная диафрагма, крб — кардиобласты, п.п.к — первичные половые клетки, висц — висцеральная мезодерма, сом. мез — соматическая мезодерма (мышечная пластинка)

Две пары самых передних целомов *Sagausius*, преантеннальные и верхнегубные (лабральные), вероятно, произошли от одной пары целомов, вторично разделенной на две. С этим предположением согласуется присутствие преантеннальных целомов у других представителей группы и у низших *Atelocerata*, тогда как наличие еще одной пары целомов впереди сегмента антенн отмечено лишь у *Sagausius*. Преантеннальные целомы термитов, веснянок, тараканов, прямокрылых и представителей других групп обычно сливаются в непарное образование и дают мускулатуру верхней губы.

Антеннальные целомы закладываются посторально и разделяются на три доли. Вентральная доля входит в полость формирующейся антенны, длинная дорзо-ростральная — заходит в голову, а третья маленькая доля ориентируется дорзо-анально. Дорзо-ростральные доли правого и левого целома сближаются друг с другом, и между ними формируется головная аорта. Медиальная стенка дорзо-анальной доли образует впоследствии проксимальную часть головной аорты, а ее латеральные стенки дают начало клеткам жирового тела. Помимо этого, антеннальный целом образует прилежащие тела и облекает глоточный ганглий стоматогастрической нервной системы.

Целом премандибулярного сегмента рудиментарен и вскоре после своего обособления распадается на отдельные клетки. Эти клетки вместе с клетками дорзальной стенки мандибулярного целома, вероятно, участвуют в образовании «подглоточного тела» — провизорного скопления клеток, назначение которого не выяснено. Вентральная доля мандибулярного целома, заходя в формирующийся придаток, образует его мускулатуру.

Максиллярный целом очень мал. Соответствуя вентральной доле более развитых целомов других сегментов, он развивается в мускулатуру максилл.

Длинная дорзо-ростральная и частично дорзо-анальная доли нижнегубного целома преобразуются в висцеральную мезодерму и участвуют также в формировании туловищной мускулатуры и жирового тела. Вентральная лопасть нижнегубного целома заходит в формирующуюся нижнюю губу и образует ее мускулатуру. Нижнегубной целом вместе с антеннальным целомом является самым крупным в головном районе.

Грудные целомы, как и нижнегубной и антеннальный, имеют трехдольчатую форму (рис. 70, *E*). Ростральная

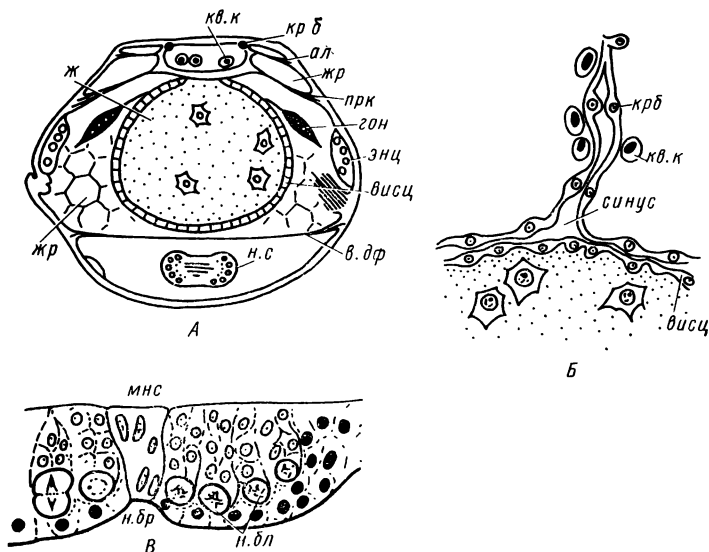
доля каждого целома разрастается в медиальном направлении в виде тонкой однослойной пластины. Срастаясь с соответствующей пластиной целома противоположной стороны сегмента, она образует медиальный тяж мезодермы, из которой развиваются кровяные клетки. Срединная часть целома, представленная его анальной и частично ростральной долями, формирует вентральную диафрагму (рис. 70, Ж).

Несколько позже в месте перехода ростральной доли в вентральную образуется глубокая борозда, разделяющая полость целома на две половины — дорзальную и вентральную. Вентральная половина дает начало мускулатуре соответствующих придатков, а дорзальная расщепляется на верхнюю и нижнюю части, разделенные полостью. Межсегментные границы между верхними половинами дорзальных частей целома грудных сегментов разрушаются, и они образуют единый клеточный слой, простирающийся от первого грудного сегмента до девятого сегмента брюшка. Сохранившая сегментарное разделение мезодерма нижних половин дорзальных частей целома разрастается и образует так называемую «латеральную мышечную пластинку» (рис. 70, З). Центральная часть этой пластинки становится зачатком жирового тела, за исключением небольшой области вблизи дорзального края. Из этой области развивается дорзальный кровеносный синус и клетки — кардиобласты. После того как кардиобласты сформируют дорзальный сосуд, мезодермальные клетки, лежащие рядом с ним, преобразуются в перикардиальные клетки.

Единый клеточный слой, образованный при разрушении межсегментных границ между верхними частями дорзальных половин целома грудных сегментов, дает начало суспензорным сердечным мышцам и наряду с латеральной мышечной пластинкой участвует в образовании жирового тела (рис. 71, А). В 1, 8 и 9-м сегментах брюшка преобразования целома напоминают соответствующие процессы в грудных сегментах. Целома брюшных сегментов со 2-го по 10-й образуют единый клеточный слой, развивающийся в зачаток гонады. Сначала этот слой приобретает узкий просвет благодаря расхождению составляющих его клеток. Затем он значительно укорачивается, ограничиваясь пространством с 3-го по 6-й сегмент брюшка. К этому времени в 3, 4 и с 6 по 10 сегментах брюшка образуются небольшие мезодермаль-

ные ампулы, по положению сравнимые с вентральными долями грудных сегментов. Между этими ампулами и половой трубкой, образованной из мезодермального слоя, расположенного с 3-го по 6-й сегментах брюшка, устанавливается сообщение.

Тем временем на сегментах брюшка формируются маленькие придатки. На первом сегменте они преобразуются в плейроподии. Придатки сегментов со 2-го по 7-й впоследствии исчезают, а придатки 8-го и 9-го сегмента преобразуются в створки яйцевода. Придатки 10-го сегмента у самок исчезают, а у самцов, сливаясь с придатками 11-го сегмента, формируют эдеагус и прилежащие части копулятивного аппарата. В ходе этих процессов первоначальная двураздельность верхней губы сменяется состоянием, характерным для большинства исследован-



- 71 Органогенезы. *A* — поперечный срез брюшка сформированного эмбриона *Locusta*; *B* — формирование окологлазничного синуса; *B* — оформление ганглиев брюшной нервной цепочки (по Roopwal, 1937):

ж — желток, кв.к — суспензорные мышцы сердца, жр — жировое тело, прк — перикардальная диафрагма, гон — гонады, энц — энтоциты, н.с — брюшная нервная цепочка, мнс — медиальный нервный тяж, н.бл — нейробласты, н.бр — нервная бороздка (прочие обозначения см. рис. 70)

ных насекомых: парные зачатки верхней губы сливаются в единую складку, нависающую над стомодеумом. Двураздельность первоначального зачатка верхней губы проявляется отчетливо у термита *Apacanthoterme* и палочника *Sagausius* (см. рис. 69).

По мере дифференциации образующихся придатков дорзо-латеральные края целомов распространяются над желтком и под провизорной стенкой тела, образованной серозой и клетками, отходящими от латеральных краев зародышевой полоски. Таким образом, формируются две продольные ленты висцеральной мезодермы, обрастающие желток в дорзальном направлении. Клетки этих лент, прилегающие к желтку, образуют провизорный эпителий и одновременно околокишечный кровеносный синус (рис. 71, Б). Клетки, расположенные снаружи, дают начало продольной и кольцевой мускулатуре кишечника.

При обрастании зародышевой полоской желтка образуются дорзальный кровеносный сосуд (рис. 71, А), дорзальная стенка тела (тергиты) и четыре синуса: дорзальный кровеносный синус, два латеральных и околокишечный синусы. Латеральные синусы сливаются вместе с дорзальным, а околокишечный распадается при формировании мускулатуры и дефинитивного эпителия средней кишки.

Среднекишечный эпителий образуется из двух очагов клеточной пролиферации, располагающихся вблизи слепых концов стомо- и проктодеума, и, таким образом, по природе своей является эктодермальным. Впрочем, этот способ формирования кишечника не является единственным в пределах группы *Polynoptera*. Приведенные выше данные об участии клеток «желточной мембраны» в формировании эпителия средней кишки у *Sagausius* могут быть пополнены на примере других форм. «Желточная мембрана» имеется у термитов, ухверток, тараканов и, вероятно, веснянок. У веснянки *Pteronarcys* дефинитивный эпителий средней кишки развивается из заднего, связанного с проктодеумом зачатка. У личинки первого возраста, питающейся эмбриональным желтком, средняя кишка выстлана изнутри клеточной мембраной, возникающей либо из желточных клеток, либо из среднекишечного эпителия при тангентальном делении его клеток.

Формирование нервной системы совпадает с завершением процесса сегментации. В эктодермальном слое зародышевой полоски непосредственно над полоской меди-

альной мезодермы образуется неглубокая нервная бороздка, из которой выклиниваются клетки провизорного медиального нервного тяжа (рис. 71, В). По обеим сторонам нервной бороздки формируются утолщенные нервные валики, внутри которых дифференцируются сегментарные группы нейробластов. Крупные первичные нейробласты делятся каждый на два вторичных нейробласта. Последние начинают образовывать ряды ганглиозных клеток по направлению к мезодерме.

При образовании ганглиозных клеток нейробласты медиального нервного тяжа, лежащие на межсегментных границах, смещаются вперед и присоединяются к группе ганглиозных клеток впередилежащего сегмента. Таким образом, элементы провизорного нервного тяжа участвуют в формировании дефинитивной нервной цепочки.

Формирование отдельных ганглиев брюшной нервной цепочки происходит примерно так же, как и у щетинохвосток и стрекоз. Отдельные ганглиозные клетки развивают длинные отростки, которые преобразуются в коннективы и комиссуры. Клетки, лежащие на периферии формирующегося ганглия, становятся клетками нейрилеммы. Общее число ганглиев брюшной нервной цепочки достигает 17. Это ганглии трех челюстных сегментов, позднес образующие единый подглоточный ганглий, три ганглия грудных сегментов и одиннадцать ганглиев брюшного отдела. Последний, одиннадцатый ганглий очень мал и объединяется с ганглием 10-го сегмента в единый синганглий.

Прото-, дейто- и тритоцеребрум закладываются так же, как и ганглии брюшной нервной цепочки. Зачаток протоцеребрума оформляется раньше зачатков ганглиев брюшной нервной цепочки, а зачатки дейто- и тритоцеребрума одновременно с ними. В момент своего возникновения зачаток протоцеребрума занимает почти все пространство головных долей. Далее нейробласты каждой половины зачатка, лежащие в правой и левой головных долях, разделяются на две группы — зачатки медуллярных пластинок. Возникающая дистально от этих зачатков третья группа клеток дает начало оптической пластинке. Эта группа клеток дифференцируется независимо от первоначального зачатка протоцеребрума из эктодермы латеральных краев головных долей. Позднее она сливается с ним.

Таким образом, в формировании оптических пластинок лейрообласты не принимают участия, что отличает *Polyneoptera* от *Palaeoptera*. Обособление оптических пластинок происходит следующим образом. На дорзолатеральных краях головных долей эктодермальные клетки выстраиваются в один ряд, тогда как в других областях головных долей они расположены беспорядочно. Сначала эти ряды клеток представляют собой комплексный зачаток оптической ганглиозной массы и светопреломляющих компонентов глаза. Позднее они отделяются друг от друга, и ганглиозная оптическая пластинка присоединяется к середине формирующегося протоцефалона.

Дейто- и тритocerebrum закладываются посторально и дифференцируются так же, как и ганглии брюшной нервной цепочки. Позднее все три отдела головного мозга соединяются друг с другом и формируют надглоточный ганглий.

Ганглии стоматогастрической нервной системы образуются из дорзальной стенки стомодеума, а вентральный тяж нервных клеток частично резорбируется, а частично участвует в оформлении ганглиев брюшной нервной цепочки.

Проктодеум начинает инвагинировать несколько позднее стомодеума. Слепые концы этих эктодермальных впячиваний не подостланы мезодермой и содержат своеобразные эктодермальные клетки — передний и задний зачаток среднекишечного эпителия. Разрастаясь по поверхности желтка, образуемый этими зачатками пласт облекает поверхность желтка, замещая провизорный мезодермальный эпителий.

К концу эмбрионального развития веретенovidные зачатки овариол, представленные мезодермальными ампулами в 2—5 сегментах брюшка (рис. 71, А), начинают дифференцироваться. В них выделяются скопления половых клеток, зачаток терминального филамента, центральная масса клеток, окружающая скопления половых клеток, и маленькая вентральная масса, связанная с зачатком фолликулярного эпителия. Последняя развивается в вителлярий овариолы и латеральные яйцеводы. Остальные компоненты полового аппарата имеют эктодермальное происхождение.

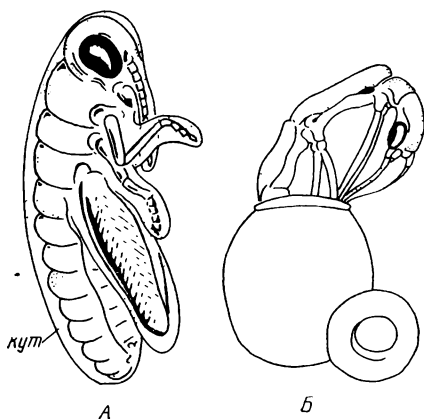
Личинка, вылупляющаяся из яйца (рис. 72), в некоторых случаях (тараканы богомолы, прямокрылые) одета эмбриональной кутикулой, что позволяет уподобить ее

предличинке стрекоз. У саранчовых эта стадия имеет определенное приспособительное значение. Вылупляющаяся из яйца предличинка, червеобразно изгибаясь, проходит через почву на ее поверхность, не повреждая при этом личиночной кутикулы. Выйдя на поверхность почвы, предличинка линяет и преобразуется в личинку первого возраста, которую правильнее именовать нимфой ввиду общего сходства со взрослым насекомым.

Количество постэмбриональных возрастов варьирует у представителей разных отрядов. Их особенно много у веснянок (до 30 возрастов) и у термитов, причем у термитов количество возрастов не всегда строго определено и различается в зависимости от изменения пути онтогенеза в сторону формирования разных каст. У богомолов и тараканов постэмбриональных возрастов 5 или 6, редко больше. У прямокрылых 5—6 возрастов, причем самки по сравнению с самцами часто испытывают дополнительную линьку.

Морфологические преобразования от возраста к возрасту, как правило, весьма постепенны. Лишь у веснянок с их очень длительным постэмбриональным развитием ранние стадии значительно отличаются от более поздних. В этом отношении веснянки напоминают поденок с тем существенным исключением, что последним свойственна стадия субимаго, отсутствующая у всех остальных представителей класса.

Обычно различия между отдельными возрастами сводятся к изменению числа члеников антенн, пополнению числа фасеток в сложных глазах, развитию крыловых



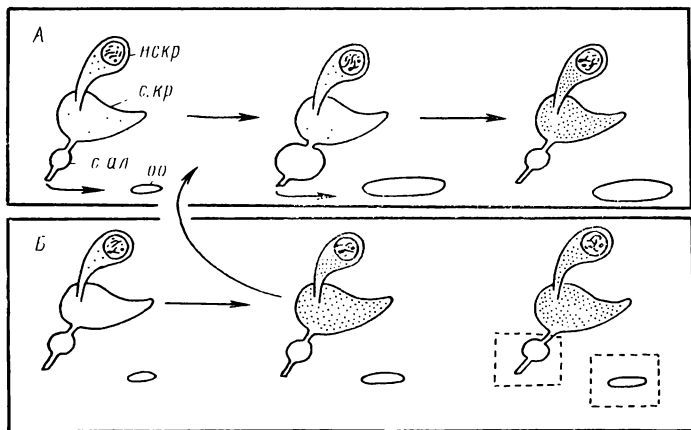
72

Вылупляющаяся из яйца «предличинка» саранчи (А) (по Uvarow, 1970) и нимфа *Carausius* (Б) (по Leuzinger et al, 1926):

кут — эмбриональная кутикула

Вылупляющаяся из яйца личинка *Kaloterms* испытывает ряд линек и после достижения четвертого возраста может преобразоваться в просолдата (и далее в солдата) или же в дополнительную половую особь, или становится псевдоэргатом (рабочей особью). Псевдоэргаты дифференцируются либо в дополнительные половые особи, либо в просолдатов, либо, наконец, в нимф, которые отличаются присутствием крыловых зачатков. Нимфы могут развиваться в крылатые (истинные) половые особи, но наряду с этим сохраняют потенции к дифференциации в просолдатов или в дополнительные половые особи, либо преобразуются в псевдоэргатов.

Способность к образованию полиморфных особей, помимо термитов, прослеживается и у саранчовых. Правда, полиморфизм саранчовых имеет иную природу, значение и проявление. У пустынной и перелетной саранчи выделяют стадную фазу и одиночную фазу. Стадная фаза отличается от одиночной развитием темного пигмента, уровнем метаболизма и пропорциями частей тела. Принадлежность к определенной фазе оказывает существенное влияние не только на поведение и половое состояние данной особи, но и на поведение и половое состояние ее



- 73** Влияние нейросекреторных элементов на оогенез *Locusta* (по Uvarov, 1970). А — в присутствии и Б — в отсутствии самцов: НСКР — нейросекреторные клетки мозга, С.КР — кардиальные тела, С.ал — прилежащие тела, ОО — ооцит, точки — гранулы секрета, рамка из пунктира — оперативное удаление органов

потомков. Например, нимфа первого возраста, вылупляющаяся из яйца, отложенного самкой стадной фазы, имеет более развитые, хотя и менее многочисленные, зачатки овариол в сравнении с нимфой — потомком одиночной фазы. В первом случае насчитывается около 74 зачатков овариол, во втором — 113. Особи стадной фазы образуют гигантские скопления и мигрируют, уничтожая на своем пути массу разнообразных растений. Особи одиночной фазы скоплений не образуют. В эксперименте, изменяя плотность популяции саранчовых, удается преобразовать одиночную фазу в стадную, и наоборот.

Характер популяционных отношений у саранчовых существенным образом отражается на их биологии, что, помимо приведенных примеров «фазового полиморфизма», демонстрируется ускорением процессов оогенеза в присутствии зрелых самцов (рис. 73, А). Природа этого явления, механизмы которого будут рассмотрены в следующей главе, определяется влиянием нейрогуморальных факторов на процессы оогенеза. В присутствии самцов активность нейросекреторных клеток мозга и кардиальных тел приводит к формированию гормона в прилежащих телах головного мозга. Этот гормон, выходя в гемолимфу, активизирует развитие яичников и процессы оогенеза. При завершении процессов оогенеза в нейросекреторных клетках мозга и в кардиальных телах накапливаются гранулы секрета, так как выведение секрета в гемолимфу уже не является необходимым. В отсутствие самцов (рис. 73, Б) нейросекрет не оказывает стимулирующего воздействия на прилежащие тела, и они выделяют очень небольшое количество гормона в гемолимфу. В связи с этим развитие яичников и ооцитов происходит очень медленно, а в нейросекреторных клетках и кардиальных телах накапливаются гранулы секрета. Соответствующие эксперименты по удалению прилежащих тел или гонад подтвердили правильность этого объяснения.

ОНТОГЕНЕЗ PARANEOPTERA

Paraneoptera по своему морфологическому облику и требованиям к условиям существования чрезвычайно разнообразная группа. Например, один из отрядов этой группы, а именно клопы, объединяет паразитов животных и растений, хищников, обитателей пресных вод и открытого океана. Равнокрылые — еще один отряд Paraneoptera — демонстрирует почти все возможное для насекомых разнообразие постэмбриональных превращений.

Ископаемые формы, известные с нижнего карбона, обладают всеми отличительными признаками Paraneoptera и, быть может, близки некоторым вымершим Palaeoptera и Polyneoptera. Положение исходной группы среди современных Paraneoptera занимают сеноеды, с которыми связаны более специализированные пухоеды и вши. Согласно иной точке зрения, наиболее примитивны зорapterы — небольшая группа обитателей тропиков, сближающаяся по ряду черт с Polyneoptera, в частности с термитами. Основное количество видов принадлежит двум отрядам — равнокрылых и клопов, которые иногда объединяются в один отряд хоботных. Весьма вероятно, что к ним близки трипсы, которые так же, как и сеноеды, сочетают общую примитивность организации с высокосоввершенными приспособлениями.

Направления исторического развития Paraneoptera определились различными формами совершенствования паразитизма: развитием колюще-сосущего хоботка, приспособлений для фиксации тела на растениях и животных, средств пассивной защиты и т. п. По распростра-

исности паразитизма Раганоптерга не имеют себе равных среди насекомых, хотя некоторые представители группы — сапрофаги или активные хищники. В этом отношении Раганоптерга противопоставляются другим подотделам класса, подавляющее большинство которых — свободноживущие формы и лишь в редких случаях — паразиты.

Эмбриогенезы примитивных представителей группы — сеноедов, пухоедов и трипсов, настолько видоизменены различного рода приспособлениями и редуциями, что понять их можно, лишь разобрав эмбриогенезы вышестоящих форм. Действительно, эмбриогенезы клопов и равнокрылых по сравнению с эмбриогенезами всех рассмотренных выше групп видоизменены в наименьшей степени. Это своеобразное положение, вероятно, можно объяснить признанием полифилии Раганоптерга, взглядом, получившим распространение в современных образах по систематике этой группы.

Для Раганоптерга характерны телотрофические овариолы (рис. 74, А), но у сеноедов и вшей отмечены овариолы политрофического типа. Регистрация паноистических овариол у пухоедов вызывает некоторые сомнения и требует переисследования.

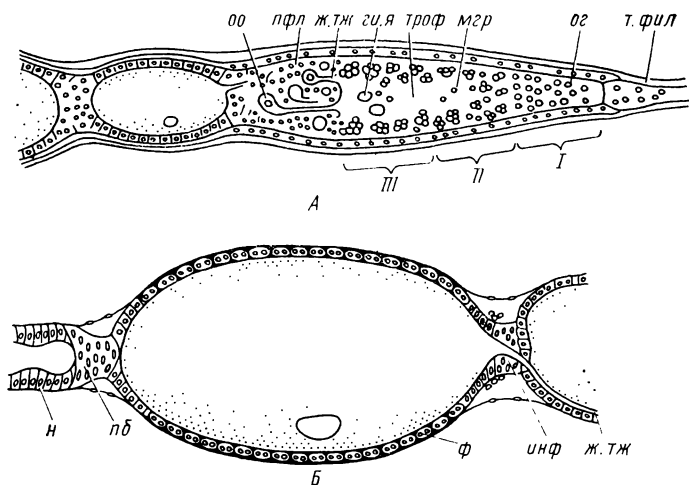
Яичник, как правило, образован небольшим количеством овариол. Например, у сеноедов их 4, у пухоедов и вшей — не более 5, у некоторых клопов — до 7 и более, а у некоторых равнокрылых присутствует только одна овариола. Каждая овариола начинается терминальным филламентом в области грудных сегментов и продолжается в длинно-эллиптический гермарий. От терминального филламента гермарий отделен поперечной перегородкой.

У клопа *Oncopeltus* полость гермария заполнена трофической тканью, в которой выделяются три зоны в соответствии с последовательными этапами дифференциации трофоцитов. В первой зоне происходит размножение клеток. Во второй зоне границы между отдельными клетками исчезают, а их ядра, погруженные в общую цитоплазму, сближаются в небольшие группы. Ядра в этой зоне значительно крупнее, чем в предыдущей. В третьей зоне гермария ядра увеличиваются еще более, но по-прежнему объединены в группы. Эти группы ядер располагаются вокруг плазматической сердцевины гермария, в которой можно выделить отдельные ядра трех типов: маленькие, вышедшие из второй зоны гермария,

более крупные, вошедшие в плазматическую сердцевину из третьей зоны, и, наконец, ядра гигантские, образованные слиянием отдельных ядер. Гигантские ядра вскоре распадаются, и содержащиеся в них нуклеиновые кислоты выходят в цитоплазму. Довольно быстрое разрушение ядер в плазматической сердцевине гермария компенсируется их размножением в первой зоне.

Плазматическая сердцевина гермария соединяется плазматическими тяжами с формирующимися ооцитами, которые лежат у основания гермария. Среди относительно крупных ооцитов распределены мелкие ядра префолликулярных клеток. Когда ооцит спускается в вителлярный, префолликулярные клетки образуют вокруг него фолликул, через который проходит плазматический тяж, соединяющий ооцит с гермарием.

В отличие от паноистического яичника щетинохвосток и *Palaeoptera* телотрофические овариолы взрослых *Raganeoptera* часто не содержат оогониев. Они дифферен-



74 Оогенез *Oncopeltus* (по Bonhag, 1965). А — гермарий с примыкающим к нему первым фолликулом вителлярня; Б — последний фолликул вителлярня:

т. фил — терминальный филамент, I, II, III — зоны гермария, мгр — мигрирующие ядра, си. я — гигантские ядра, троф — трофическая сердцевина гермария, ж. тж — желточные тяжи, пфл — префолликулярная ткань, оо — ооциты, ф — фолликулярный эпителий, инф — межфолликулярная ткань, н — ножка овариолы, пб — эпителиальная пробка овариолы

цируются на трофоциты и ооциты еще до наступления половой зрелости. Таким образом, количество ооцитов постоянно, а с наступлением яйцекладки сокращается и не пополняется более. У вылупляющегося из яйца *Onco-reltus* в каждой овариоле содержится по 24 оогония. В течение трех нимфальных возрастов количество оогониев возрастает, и к концу четвертого возраста они начинают дифференцироваться на ооциты и трофоциты. Ооциты скапливаются у основания гермария, и некоторые из них исчезают среди префолликулярных клеток. Далее размножаются только лишь трофоциты, а количество ооцитов остается постоянным до наступления яйцекладки.

Самые молодые фолликулы вителлярия (рис. 74, А) составлены столбчатыми клетками; в более зрелых фолликулах (рис. 74, Б) клетки приобретают кубическую форму и содержат по два ядра. В конце вителлярия фолликулярные клетки растягиваются по периферии крупных ооцитов, заканчивающих синтез желтка. В промежутках между отдельными фолликулами располагаются скопления межфолликулярной ткани (рис. 74, Б). Эта же ткань образует эпителиальную пробку, замыкающую овариолу со стороны латерального яйцевода. Клетки межфолликулярной ткани образуются из префолликулярных клеток.

Каждая овариола облечена двумя оболочками: наружной, относительно тонкой, составленной из слившихся в синцитий эпителиальных клеток, и внутренней, сохраняющей клеточное строение. В вителлярии, по мере развития ооцитов, наружная оболочка растягивается в тонкую мембрану, а внутренняя распадается на отдельные клетки, распределяющиеся между фолликулами.

Сформированное яйцо прорывает эпителиальную пробку овариолы и выходит в полость латерального яйцевода; далее оно проходит в медиальный яйцевод и откладывается на стадии первого деления созревания.

Приведенное описание демонстрирует отношения, характерные для *Paraneoptera*. Эти отношения значительно видоизменяются при живорождении, подчас сочетаясь с партеногенезом (тли, червецы, щитовки из равнокрылых, а также некоторые клопы и сеноеды).

У некоторых равнокрылых и клопов отмечен педогенез. Например, у тли *Macrosiphum* в яичнике нимфы последнего возраста присутствует около 80 яиц. Некото-

рые из них овулируют при завершении эмбриогенеза и находятся к этому времени на поздних стадиях развития, другие овулируют в течение нимфальной жизни, и только 20—30 яиц овулируют на стадии имаго. У клопа *Nesperoctenis* овуляция яиц и процессы эмбриогенеза начинаются на стадии нимфы.

Яйца откладываются в землю (цикады, сеноеды, клопы) или на ее поверхность (клопы, сеноеды), в стебли растений (трипсы, цикады, клопы), на побеги (тли) и листья (белокрылки, листоблошки), в своеобразные коконы или под щиток тела самок (червецы и щитовки), в пазухи листьев и на колосковые чешуйки (трипсы, тли), прикрепляются к верхней или нижней поверхности листьев водных растений (клопы) или на перья птиц, шерсть млекопитающих (пухоеды, вши), волосы и одежду человека (вши). Многие трипсы, осенние самки тлей, цикады и сеноеды откладывают яйца поодиночке, другие — группами (тли), в виде правильных рядов по 7 яиц в два ряда (клопы-черепашки) или по 6 яиц в один ряд (клопы-слепняки) и т. п. Столь же разнообразно общее количество яиц, откладываемых самкой в течение жизни. Например, некоторые осенние самки тлей откладывают не более 10 яиц, тогда как некоторые червецы и щитовки откладывают до 3—6 тыс. яиц. Парте-ногенетически размножающаяся самка тли летнего поколения производит не более 40 нимф, но при 16 генерациях этих форм, сменяющихся в один сезон, ее потомство исчисляется миллионами особей.

Отложенные яйца разнообразны по форме, цвету и вооружению хориона, что позволяет составить специальные определительные таблицы яиц различных видов *Raganeoptera*. Весьма обычны округлые и эллиптические яйца, имеющие форму бочонка или билатерально-симметричные. Они облечены гладким или, чаще, скульптурированным хорионом, снабженным «воздушными щелями» «респираторными рожками», крючьями для фиксации на субстрате, порами, кольцами и т. п. кутикулярными выростами. У многих форм яйца снабжены на переднем конце крышечкой, откидывающейся при вылуплении нимфы. Внутри хориона подчас развивается сложнейшая сеть балок и перекладин, своего рода «аэропилярная система», иногда функционально объединяющаяся с микропилярным и гидропилярным аппаратом яйца. Разнообразие окраски яиц соответствует всем цветам спек-

ра: отмечены розовые, оранжевые, коричневые, зеленые, голубые, фиолетовые, малиновые и белые яйца. Однако с началом эмбриогенеза цвет яйца обычно тускнеет и становится бурым или черным. Размеры яиц *Paraneoptera* варьируют в широких пределах, от 5—7 мм у крупных цикад до долей миллиметра у червецов и до десятков микронов у живородящих сеноедов (50—60 мк у *Archipsocus*).

Яйца некоторых живородящих *Paraneoptera* обеднены желтком, лишены хориона и развиваются в овариолах яичника. При этом формируются специальные органы для питания развивающегося зародыша как самим зародышем, так и материнским организмом.

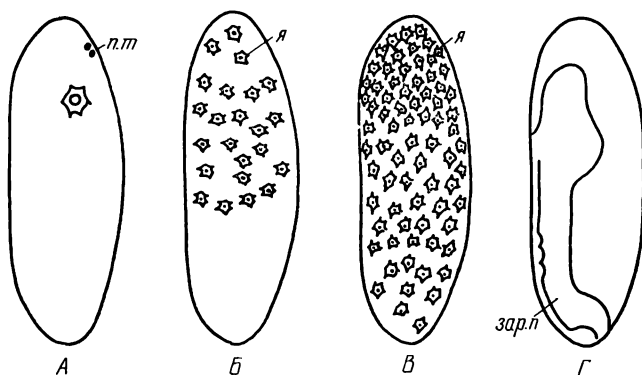
Несмотря на широкое распространение партеногенеза, у равнокрылых и некоторых других представителей группы *Paraneoptera* развитие происходит в диплоидном состоянии, которое обеспечивается выпадением второго деления созревания. Этот замечательный факт был впервые обнаружен и правильно объяснен в 1887 г. Ф. Блохманом. Например, у сеноеда *Liposcelis* выделяется только одно полярное тельце и, таким образом, нормальное диплоидное количество хромосом ($2n=18$) сохраняется.

У яйцекладущих представителей группы синкарион располагается обычно в передней трети яйца (*Pediculus*, *Notonecta*, *Oncopeltus* и др.), но иногда в центре. У живородящих форм синкарион располагается либо в центре яйца, либо в его задней половине. Только что отложенные яйца, как правило, содержат значительное количество желтка, но все же меньшее в сравнении с макролецитальными яйцами *Polynoptera*. Периплазма и желточный синцитий вполне развиты и в некоторых случаях образуют местные утолщения. В периплазме заднего полюса или же в прилегающих к ней районах располагаются симбиотические организмы, проникающие в яйцо в ходе оогенеза, либо, у живородящих форм, в процессе эмбриогенеза. У многих клопов и сеноедов *Gygorus*, *Meponor*, *Trichodectes*, *Gliricola* симбионты обнаружены не были.

Ориентация первого деления дробления не является постоянной. Особенно значительны видоизменения в ориентации митотического веретена у партеногенетического сеноеда *Liposcelis*, неопределенность которой соответствует неопределенности расположения ядра яйца. У клопа *Rhodnius* центрально расположенный синкарион

делится таким образом, что его потомки распределяются в передней половине яйца. По прошествии нескольких синхронных делений в передней половине яйца скапливается значительно большее количество ядер дробления, чем в задней половине. Это состояние помимо *Rhodnius*, отмечено у клопов *Pyrrhocoris*, *Непа*, *Notonecta* и, вероятно, является характерным для *Paraneoptera* (рис. 75, А — В). Однако у *Liposcelis* в задней половине яйца сосредоточивается несколько большее количество ядер, вне зависимости от первоначального положения ядра яйца. Образующиеся ядра дробления обычно расходятся к периферии более или менее постепенно, но у *Rhodnius* они первоначально сосредоточиваются в передней трети яйца в виде относительно плотного скопления и начинают быстро мигрировать лишь после четвертого деления.

Особый интерес представляют ранние стадии эмбриогенеза тлей летних партеногенетических поколений, так как их яйца сохраняют плазматические связи с гермагрием. Здесь при втором и третьем делениях дробления ядра располагаются вблизи периплазмы (рис. 76, А). Оси митотических веретен двух последующих делений ориентируются перпендикулярно к поверхности яйца, в связи с чем половина дочерних ядер отходит к центру, а вторая половина — к периплазме (рис. 76, Б). При



75 Дробление (А — В) и образование зародышевой полосы (Г) у *Notonecta* (по Krause, 1939):

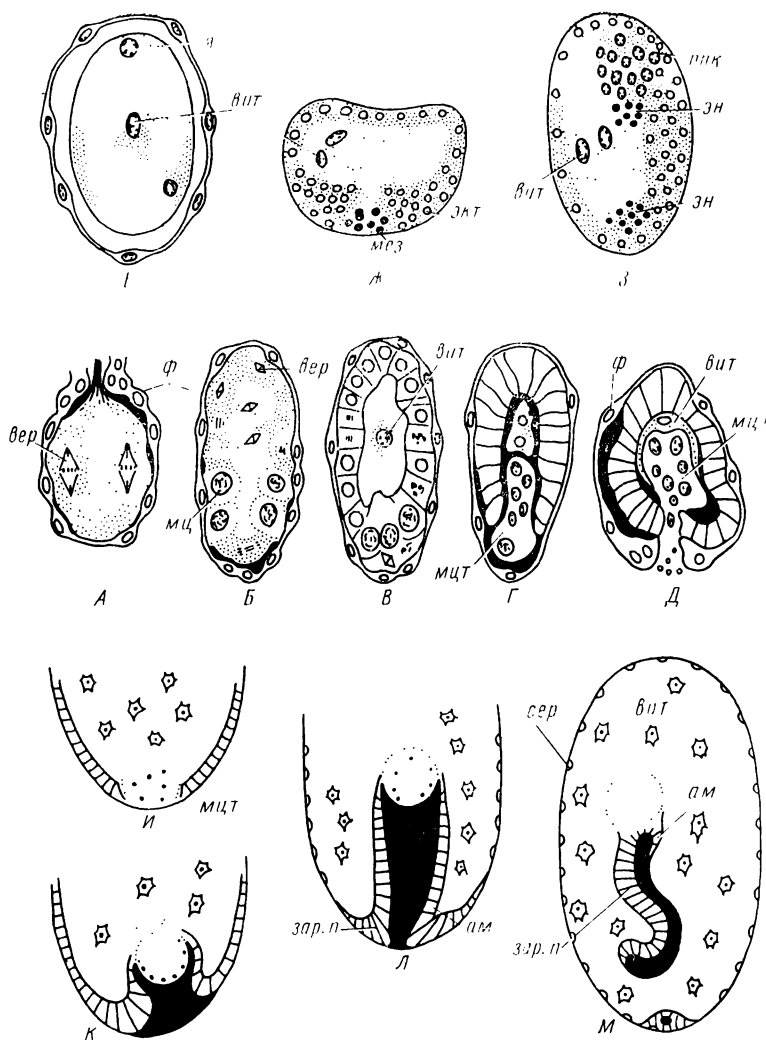
п. т — полярные тельца, я — ядра дробления, зар. п — зародышевая полоска

седьмом делении периферические ядра целлюляризируются и таким образом формируется бластодерма (рис. 76, В). Внутренние ядра обнаруживают собственный ритм делений и, сохраняя плазматические связи друг с другом, преобразуются в вителлофаги. Помимо вителлофагов и клеток бластодермы, на заднем полюсе яйца выделяются крупные клетки с ядрами, богатыми хроматином (рис. 76, Б, В). По положению они напоминают первичные половые клетки, но на самом деле являются мицетоцитами. Позднее они объединяются друг с другом в единый мицетом — вместилище симбионтов (рис. 76, В, Г).

Сравнение эмбриогенезов 28 исследованных видов тлей, принадлежащих 19 различным родам, позволяет отметить сходство в их развитии и выделить два способа заражения яиц симбионтами. В том случае, если все яйцо равномерно покрыто бластодермой, скопление симбионтов раздвигает клетки на заднем полюсе яйца и проскальзывает между ними внутрь. При этом желточный синцитий сдвигается к переднему полюсу яйца и сплющивается в виде колпачка, покрывающего мицетом (рис. 76, Г, Д). Мицетом, проникший внутрь яйца, сохраняет плазматические связи с фолликулярными клетками овариолы, что обеспечивает проникновение симбионтов от материнского организма к развивающемуся потомку. Второй способ отличается от первого тем, что клетки бластодермы не покрывают заднего полюса яйца, и его желточный синцитий непосредственно переходит в плазматический тяж, достигающий фолликулярных клеток. По этому тяжу в яйцо проникает скопление симбионтов и так же, как и в первом случае, сплющивает желточный синцитий. Иных различий в эмбриогенезах исследованных форм отмечено не было.

После проникновения симбионтов желточный синцитий образует плазматические выросты, делящие наподобие клеточных стенок всю массу мицетомы на отдельные фрагменты. После этого плазматическое сообщение с фолликулом прерывается и на заднем полюсе яйца оформляются клетки бластодермы.

У живородящего сеноеда *Archipsocus* ядра дробления достигают периферии после 3-го деления (рис. 76, Е). При этом два из восьми образовавшихся ядер остаются в центре яйца в качестве вителлофагов. В данном случае вителлофаги являются первичными, тогда



76 Дробление (А, Б), формирование бластодермы (В, Г), проникновение мицетомы в яйцо *Aphis* (Г, Д) (по Toth, 1935); дробление (Е) и выделение зародышевых листков (Ж, З) у *Archipsocus* (по Fernando, 1934); И — М — проникновение мицетомы в яйцо и оформление зародышевой полоски у *Toxoptera* (по Phillips, 1915):

ф — фолликулярный эпителий, вер — веретена дробления, мц — мицетомы, вит — вителлофаг, мцт — мицетом, я — ядра дробления, мез — мезодерма, эн — энтодерма, ппк — первичные половые клетки, экт — эктодерма, ам — амнион, сер — сероза, зар. п — зародышевая полоска

как у тлей они возвращаются в центральные районы яйца с его периферии и поэтому сравнимы со вторичными вителлофагами других насекомых. Однако сопоставление обоих примеров не позволяет провести резкого разделения между первичными и вторичными вителлофагами. В связи с тем, что образование первичных вителлофагов является правилом для *Paraneoptera*, можно признать вителлофаги тлей, образованные при 4-м и 5-м делении, первичными.

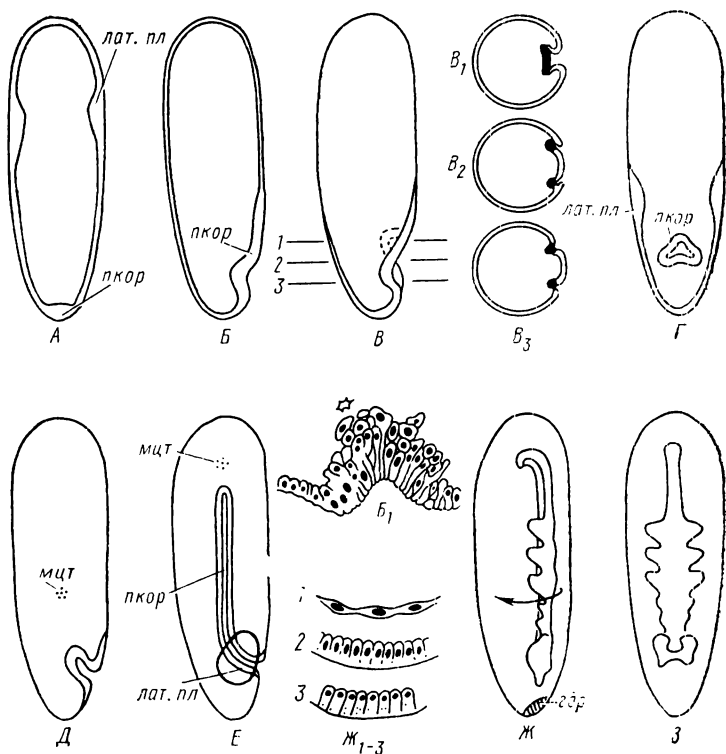
Заселение периплазмы яиц *Paraneoptera* ядрами обычно начинается с переднего полюса (см. рис. 75, *B*). Несколько позднее ядра дробления выходят в периплазму экваториальных областей яйца и, наконец, в периплазму заднего полюса. Например, у клопа *Rhodnius* ядра, выходящие на периферию, сначала рассеяны на значительном расстоянии друг от друга, но все же в передней половине яйца их оказывается несколько больше, чем в задней. При последующем размножении ядер эти отличия передней и задней половин яйца становятся более резкими. Задний полюс яйца покрывается ядрами позднее, и здесь они несколько выступают над поверхностью периплазмы, тогда как во впередилежащих районах наружная поверхность периплазмы остается ровной.

Более раннее заселение ядрами периплазмы переднего полюса яйца противопоставляет *Paraneoptera* другим подотделам класса, характеризующимся одновременно выхода ядер по всей периферии, либо более ранним заселением периплазмы заднего полюса. Возможно, что отношения, характерные для *Paraneoptera*, сформировались в связи с трансвариальной передачей симбионтов, проникающих в яйцо с заднего полюса с тем большей легкостью, чем более поздно этот район яйца заселяется ядрами и покрывается бластодермой.

Особенно наглядно эта связь проявляется у яйцекладущих оплодотворенных самок тлей осенней генерации, у цикад, вшей и пухоедов (рис. 76, *И — М*). Впрочем, у некоторых представителей группы (например, *Onosceltus*) ядра дробления сначала выходят в периплазму экваториальных областей и лишь позднее в периплазму переднего полюса яйца. Однако и в этом случае задний полюс яйца покрывается ядрами позднее всего.

Формирование зародышевой полоски у большинства представителей группы *Paraneoptera* происходит по еди-

ному плану. Как правило, она складывается из трех топографически разобщенных частей, правильная ориентация которых в отношении осей яйца и формирующейся нимфы вызывает затруднения для исследователя (рис. 77, А). Первым признаком дифференциации равномерной бластодермы является небольшое клеточное сгущение, формирующееся в районе заднего полюса. В отно-



- 77** Ранние стадии эмбриогенеза *Gerris* (по Mori, 1969). А — оформление латеральных клеточных скоплений и зачатка протокорма; Б — В — начало инвагинации протокорма в желток (Б₁ — разрез через устье инвагинации, В₁, В₂, В₃ — поперечные срезы яйца на уровнях 1, 2, 3); Г — сближение латеральных клеточных скоплений с протокормом; Д — Ж — бластокинез (Ж₁ — Ж₃ — последовательные стадии преобразования клеток серозы в гидропиле):

мцт — микетом, зачернены клетки нижнего листка, гдр — гидропиле, пкор — протокорм, лат. пл — латеральные клеточные скопления

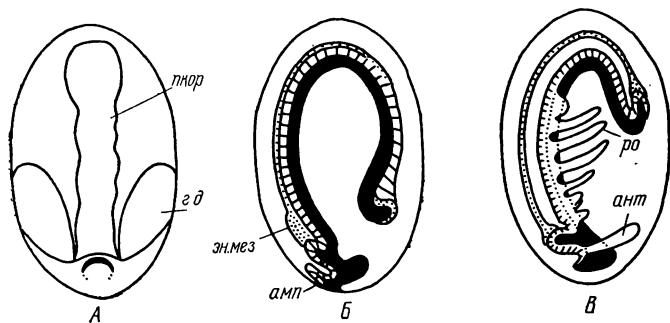
шении осей тела формирующейся нимфы это сгущение может быть сдвинуто на дорзальную, вентральную либо на одну из латеральных сторон яйца в зависимости от того, поворачивается ли зародышевая полоска в ходе развития на 180° , на 90° или не поворачивается вовсе вокруг продольной оси яйца. Исследование эмбриогенезов 400 различных видов клопов показало, что повороты зародыша вокруг продольной оси яйца весьма распространены и определяются эволюционными преобразованиями способов откладки яйца на субстрат и вылупления из него нимфы. Поэтому гомологизация сторон яйца по дефинитивному положению в нем сформированного организма весьма трудна и запутанна. Основываясь на сравнении с более примитивными формами, например представителями подотделов *Polyneoptera* и *Palaeoptera*, мы можем принять, что сгущение клеток бластодермы располагается на вентральной стороне яйца, вблизи его заднего полюса. Это сгущение представляет собой зачаток протокорма.

Двумя другими составными частями зародышевой полоски являются зачатки головных долей, расположенные первоначально на латеральных сторонах яйца. Эти зачатки представляют собой сгущения клеток бластодермы, сравнимые с латеральными клеточными сгущениями стрекозы *Platycnemis* и некоторых *Polyneoptera*. Впоследствии они сближаются друг с другом на вентральной стороне яйца и, смещаясь к заднему полюсу, объединяются с зачатком протокорма в единую зародышевую полоску (см. рис. 77, Г—Е и рис. 78, А). При этом протокорм отходит на дорзальную сторону яйца и глубоко вворачивается в желток, так что головные доли зародышевой полоски располагаются непосредственно у устья инвагинации (см. рис. 77, Е и рис. 78, А). Инвагинирующий протокорм расположен вблизи вентральной поверхности яйца и обращен к ней своей внутренней (дорзальной) стороной (рис. 78, Б, В). Вентральная сторона протокорма, на которой впоследствии формируются придатки, обращена к дорзальной стороне яйца и отделена от нее толстым слоем желтка и амнионом, образующимся одновременно с погружением протокорма (рис. 78, В). Таким образом, в полость задней складки зародышевых оболочек заходит почти весь запас желтка, что отличает *Paraneoptera* от представителей других подотделов класса. Гипертрофия задней

складки зародышевых оболочек *Paraneoptera* напоминает состояние поденок и стрекоз и, вероятно, выводится из этого состояния.

Приведенное описание схематично и не дает представления о реальном разнообразии способов формирования зародышевой полоски у различных представителей группы. Например, у клопов-водомерок рода *Gerris* зачаток протокорма начинает погружаться в глубь желтка еще до оформления на латеральных сторонах яйца зачатков головных долей (см. рис. 77, *A — B*). Когда эти зачатки оформляются и подходят к устью инвагинации, протокорм достигает уже передней половины яйца (см. рис. 77, *E*).

У некоторых пухоедов, тлей и вшей обособленных зачатков головных долей не образуется, и инвагинация начинается еще до разделения бластодермы на эмбриональную и экстраэмбриональную фракции (см. рис. 76, *И, К* и рис. 79). Зародышевая полоска образуется в амниотической полости, стенки которой первоначально составлены однообразными клетками бластодермы. Столь ранняя инвагинация обеспечивает раннее проникновение мицетомы с заднего полюса яйца в глубинные части желтка. При оформлении зародышевой полоски мицетом располагается вблизи ее хвостовой лопасти и около переднего полюса яйца (см. рис. 76, *М* и рис. 79, *Б*). Из этого состояния уже нетрудно вывести абер-



78 Инвагинация зародышевой полоски *Pyrrhocoris* (по Seidel, 1924):

г. д. — головные доли, пкор — протокорм, амп — амниопор, эн. мез. — нижний листок, ант — антенны, ро — ноги

рантные эмбриогенезы тлей летних партеногенетических поколений (см. рис. 76).

В то же время у клопов *Pyrrhocoris* и *Oncopeltus* в сравнении с *Gerris* протокорм инвагинирует позднее и объединяется с зачатками головных долей несколько раньше. У клопа *Rhodnius* дифференциация эмбриональной и экстраэмбриональной фракций происходит в момент целлюляризации ядер, вышедших на периферию яйца. Здесь формирование клеточных стенок начинается прежде всего в области расположения отдельных компонентов зародышевой полоски и лишь позднее распространяется в другие районы яйца. Формирующийся зачаток протокорма оказывается смещенным на вентральную сторону яйца в значительно большей степени, чем у *Gerris*, *Pyrrhocoris* и *Oncopeltus*, и объединяются с зачатками головных долей в самом начале инвагинации.

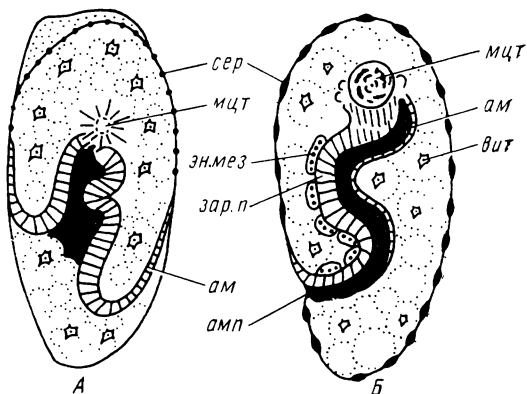
У клопа *Notonecta* зародышевая полоска закладывается на вентральной стороне яйца как монолитное образование и, таким образом, сравнима с зародышевыми полосками представителей других подотделов класса (см. рис. 75, Г). Завершают ряд описываемых преобразований эмбриогенезы некоторых клопов-щитников, зародышевые полоски которых закладываются на вентральной стороне яйца и не погружаются в желток.

Заканчивая описание способов формирования зародышевых полосок у *Paraneoptera*, необходимо указать на своеобразие этих процессов у некоторых сеноедов. Например, у *Liposcelis* клетки бластодермы передней половины яйца крупнее клеток в задней половине, но распо-

79

Погружение мицетома и дифференциация зародышевой полоски у *Rediculus* (по Johannsen a. Butt, 1941):

сер — сероза, ам — амнион, вит — вителлофаги, эн. мез — нижний листок, амл — амниопор, мцт — мицетом, зар. п — зародышевая полоска

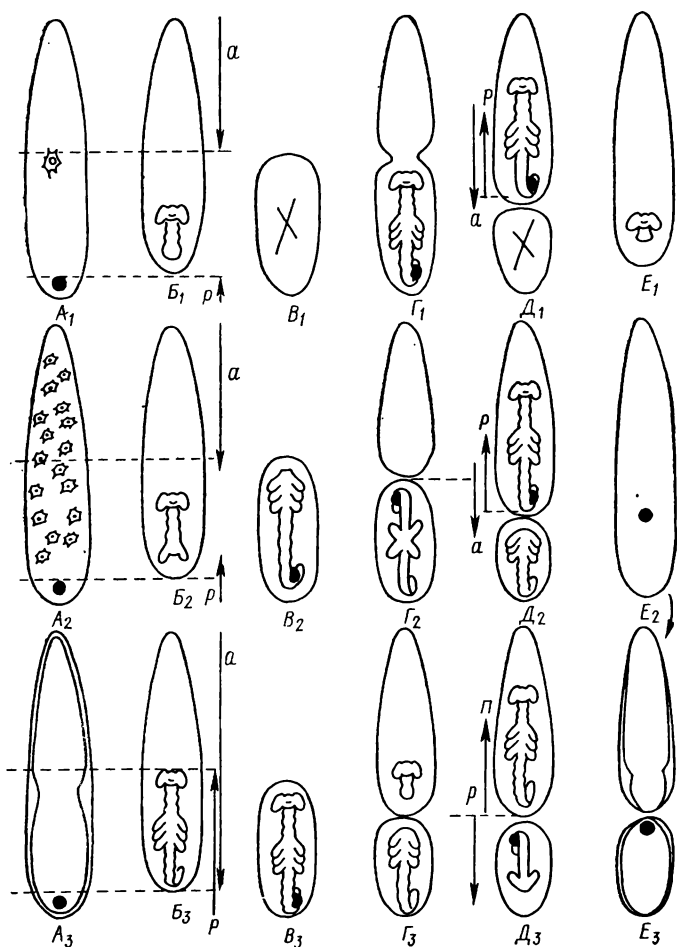


ложены более редко. Более мелкие и густо расположенные клетки задней половины яйца мигрируют к вентральной стороне и, продолжая размножаться, формируют округлое зародышевое пятно вблизи заднего полюса. Из этого пятна развивается зародышевая полоска с оформленными протокоормом и головными долями. У живородящего сеноеда *Archipsocus*, так же как и у *Liposcelis*, зародышевое пятно развивает и головные доли и протокоорм, но располагается вблизи экватора вентральной стороны яйца (см. рис. 76, 3).

Как следует из приведенного описания, в раннем эмбриогенезе *Paraneoptera* многие процессы формообразования начинаются с заднего полюса яйца и прилегающих к нему областей. О том, насколько своеобразен район заднего полюса в сравнении с другими районами яйца, показывают результаты экспериментов, проведенных на яйцах цикадки *Euscelis*. Например, наложение волосяной петли впереди экватора яйца не препятствует образованию несколько уменьшенной зародышевой полоски в заднем изоляте. В то же время передний изолят не способен к образованию зародышевой полоски и приобретает эту способность, если яйцо перетягивается вблизи заднего полюса. Эти данные сравнимы с результатами экспериментов, приведших к открытию центра активации у стрекозы *Platycnemis*.

Перешнуровывая яйцо пополам на разных стадиях развития, начиная с делений созревания и заканчивая оформлением бластодермы и латеральных зачатков головных долей, удалось установить, что способность заднего изолята к развитию зародышевой полоски приобретает не сразу. В яйце, перетянута до начала дробления, зародышевая полоска вообще не образуется (рис. 80, B_1). Однако если яйцо перешнуровывается на поздних стадиях дробления, то в заднем изоляте формируется зародышевая полоска, лишенная головного отдела (рис. 80, B_2). Сходная операция, но проведенная после оформления бластодермы, приводит к образованию полноценной и несколько уменьшенной зародышевой полоски в заднем изоляте (рис. 80, B_3). Результаты этих экспериментов своеобразны и расходятся с данными, полученными для стрекозы *Platycnemis*. Их нельзя объяснить только деятельностью центра активации.

Еще более своеобразны результаты изоляции заднего полюса яйца, отмеченного присутствием симбионтов, на



80 Противоположные полярные влияния в экспериментах с яйцами *Euscelis* (по Krause a. Sander, 1962). $A_1 - E_1$ — до начала дробления; $A_2 - E_2$ — в период дробления; $A_3 - E_3$ — в момент оформления латеральных клеточных скоплений: черный шарик — мицетом, a — фактор переднего полюса, p — фактор заднего полюса

разных стадиях развития. Если эта операция проводится до начала дробления, то в переднем изоляте образуется фрагмент головного отдела зародышевой полосы (рис. 80, B_1).

Операция, проведенная на поздних стадиях дробления, приводит к увеличению состава фрагмента зародышевой полосы в переднем изоляте на 1—2 сегмента (рис. 80, B_2). Наконец, при оформлении бластодермы и зачатков головных долей передний изолят приобретает способность к развитию полноценной зародышевой полосы (рис. 80, B_3).

Сопоставляя способности переднего и заднего изолята к образованию нормальной зародышевой полосы, можно предположить, что нормальное формообразование обеспечивается взаимодействием факторов, исходящих от переднего и заднего полюсов яйца. Это предположение оказалось конструктивным при объяснении последующих экспериментов, в которых изоляции частей яйца предшествовало перенесение мицетома с окружающей его плазмой во впередилежащие районы яйца. Формирование инвертированных зародышевых полосок, зеркально-симметричных дубликаций и фрагментов различного состава вскрыло взаимодействие обоих факторов в более наглядной форме. Оказалось, что до начала дробления «фактор переднего полюса» распространяется на 60% длины яйца и продолжает распространяться в направлении заднего полюса в течение дробления. «Фактор заднего полюса» распространяется медленнее: к началу дробления область проявления его деятельности ограничена десятой частью яйца.

Таким образом, экспериментальные нарушения эмбриогенеза *Euscelis* свидетельствуют о динамичности отношений и о значительных способностях к регуляции. Предполагая, что области распространения обоих факторов до начала развития варьируют у разных видов, можно объяснить огромное количество экспериментов, выполненных на иных объектах. В частности, отношения, проявляющиеся у стрекозы *Platycnemis*, можно объяснить признанием более раннего распространения фактора переднего полюса, который к началу проведения соответствующих экспериментов охватывает уже все яйцо. В таком случае проявление деятельности центра активации можно свести к проявлению только одного «фактора заднего полюса яйца».

Возможно, что различия в соотношениях факторов переднего и заднего полюса определяют состав оформляющейся зародышевой полосы у разных видов *Рагапеортега*. В этом отношении представители данного подотдела обнаруживают широчайшее разнообразие вариантов от типа «короткого зародыша», когда в оформляющейся фракции эмбриональной бластодермы преформированы передние сегменты тела и зона нарастания последующих сегментов, до типа «полудлинного зародыша». В последнем случае наряду с головными и челюстными сегментами в оформляющейся эмбриональной фракции преформированы грудные и часть брюшных сегментов.

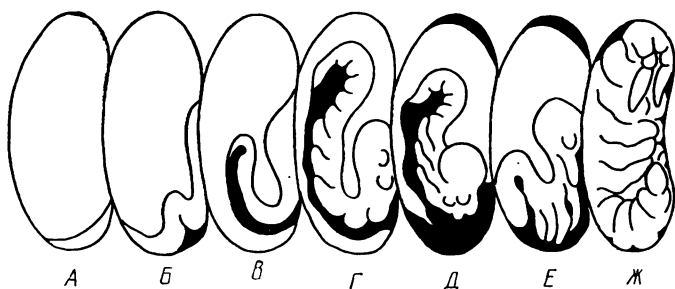
Пополнение сегментарного состава оформляющейся зародышевой полосы является важнейшей тенденцией эволюции эмбриогенезов насекомых. Среди *Рагапеортега* эта тенденция проявляется особенно наглядно у клопов. В пределах этого отряда можно выделить по крайней мере три группы семейств, в которых тип «короткого зародыша» преобразуется в тип «полудлинного зародыша» независимо и параллельно. К первой группе (*Hydrocorisae*) принадлежит *Notonecta*, ко второй (*Pentatomomorpha*) — *Oncopeltus* и *Pyrrhocoris*, к третьей (*Reduviidae*) — *Rhodnius* и *Coreanus*. Примитивные представители этих групп развиваются по типу «короткого зародыша», а совершенные — по типу «полудлинного зародыша». С переходом от первого типа ко второму связаны существенные преобразования эмбриогенеза.

При пополнении состава оформляющейся эмбриональной фракции ее размеры относительно яйца увеличиваются. При этом эмбриональная фракция распространяется на вентральную сторону яйца и приобретает облик зародышевой полосы, если в исходном, короткозародышевом состоянии она имела вид зародышевого пятна, расположенного на заднем полюсе яйца. Изменения облика, положения и состава эмбриональной фракции в свою очередь связаны с преобразованиями бластокинезов. Можно сказать, что между этими явлениями существует обратная зависимость: чем более полон состав формирующейся зародышевой полосы и чем в большей степени она охватывает вентральную сторону яйца, тем менее сложны и громоздки бластокинезы, и наоборот.

Например, в короткозародышевых яйцах *Тохортега* бластокинез чрезвычайно сложен. Утолщенная бласто-

дерма заднего полюса яйца вворачивается вслед за миксотом в желток и преобразуется в трубку, открытую со стороны заднего полюса яйца (см. рис. 76, *И—М*). Впоследствии вентральная стенка этой трубки становится более толстой, и ее клетки образуют зародышевую полосу, тогда как дорзальная стенка становится амнионом. В момент инвагинации все клеточные элементы образующейся трубки одинаковы, и, таким образом, дифференциация зародышевой полосы и амниона происходит в глубине желтка. После того как передний конец трубки достигнет передней половины яйца, она замыкается и отделяется от серозы заднего полюса яйца (см. рис. 76, *М*). Окруженная амнионом зародышевая полоска проникает еще глубже в желток и при этом изгибается и переворачивается. Через некоторое время она подходит к вентральной стороне яйца, соединяется головным концом с серозой и после разрыва оболочек выходит на поверхность желтка.

У трипсов бластокинезы более ограничены и сравнимы с бластокинезами некоторых клопов. Округлое зародышевое пятно, расположенное на заднем полюсе яйца, сгибается посередине и начинает погружаться в желток (рис. 81, *А, Б*). Удлиняясь, оно вскоре преобразуется в зародышевую полосу, головные доли которой остаются на поверхности желтка, а протокорм проникает в его глубину (рис. 81, *В, Г*). После разрыва оболочек зародышевая полоска, продвигаясь головным концом по направлению к переднему полюсу, выходит на поверхность желтка. При этом она укорачивается, подтягивает согнутый на вентральную сторону хвостовой отдел (рис. 81, *Д, Е*)



и приступает к обрастанию желтка. В данном случае бластокинезы сводятся к погружению протоцорма и перемещению зародышевой полоски по вентральной стороне яйца.

У многих клопов в желток проникает лишь хвостовая лопасть зародышевой полоски, а головные доли, челюстной и грудной отделы остаются на вентральной поверхности. Зародышевая полоска *Coganus* — высшего представителя группы *Reduvioidea* вообще не погружается в желток. Таким образом, в ряду от *Toxoptera* до *Coganus* происходит постепенная редукция бластокинезов в соответствии с пополнением состава оформляющейся эмбриональной фракции и ее распространении на вентральную сторону яйца.

О разнообразии бластокинезов у клопов и основных направлениях в их преобразованиях можно судить по схеме, приведенной на рис. 82.

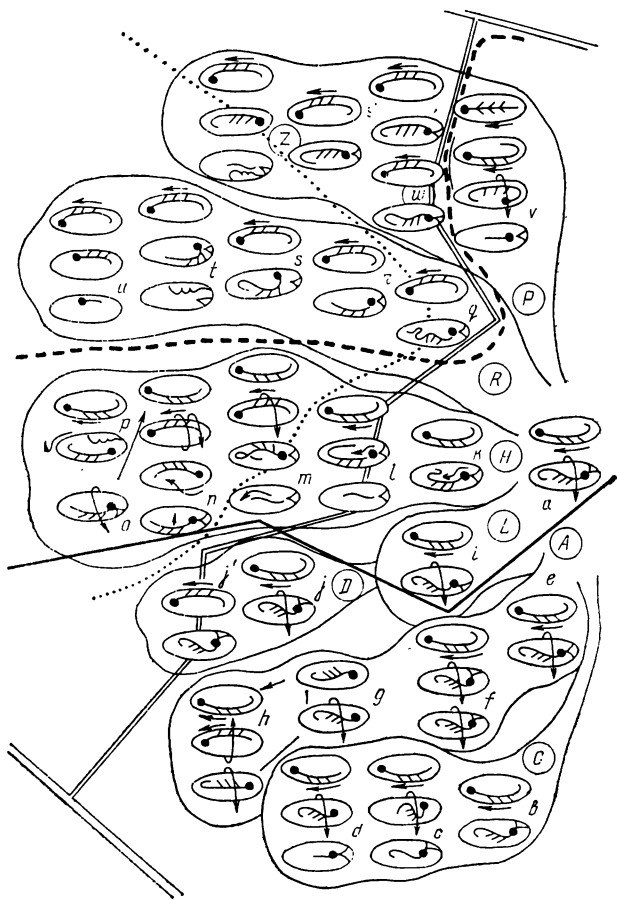
Таким образом, в пределах *Paraneoptera* отмечено широкое разнообразие способов дифференциации эмбриональной фракции бластодермы и ее перемещений. В этом разнообразии можно выделить ряд состояний, которые достигаются в разных группах самостоятельно, что свидетельствует о сходстве эволюционных тенденций в разных группах *Paraneoptera*.

Формированию и перемещениям зародышевой полоски сопутствует обособление экстраэмбриональной фракции бластодермы и ее дифференциация в зародышевые оболочки. В исходном случае, когда эмбриональная бластодерма имеет вид зародышевого пятна, экстраэмбриональная бластодерма представляет собой будущую серозу. Амнион развивается вместе с зародышевой полоской из первоначальной эмбриональной фракции. Об этом свидетельствуют отношения, описанные для *Toxoptera*, трипсов и ряда других представителей группы. Сходные отношения характерны для стрекоз и поденок и некоторых *Thysanura* и *Polyneoptera*.

Очевидно, что формирование зародышевых оболочек обеспечивает более полную изоляцию формирующегося зародыша от непосредственных влияний среды. В том случае, когда между серозой и амнионом присутствует желток, защитная роль оболочек становится еще более явной. Иногда, например у *Siphanta*, помимо серозы и амниона формируются дополнительные оболочки. Они развиваются из индузиума — своеобразного скопле-

ния клеток серозы вблизи переднего полюса яйца (рис. 83). Наружная индузиальная оболочка примыкает к серозе и сохраняется вплоть до вылупления насекомого из яйца, а внутренняя, связанная с амнионом, разрывается при бластокинезе.

Впрочем, назначение зародышевых оболочек не исчерпывается защитной функцией. Например, у клопа-черепашки *Eurygaster* в оболочках накапливаются конечные продукты обмена и соли кальция. Вторичный дорзальный орган, образованный при стягивании разорванной серозы



в ходе бластокинеза, участвует в белковом синтезе и секреции.

Особенно своеобразна роль зародышевых оболочек у живородящих форм, например у сеноеда *Archipsocus* и клопа *Hesperoctenis*. В первом случае головная и хвостовая складки равномерно нарастают на зародышевую полосу и не заполняются желтком. Клетки формирующейся серозы образуют плазматические тяжи, отходящие от обоих полюсов яйца к стенке овариолы. Эти тяжи проводят питательные вещества непосредственно из яичника материнского организма к развивающемуся яйцу. На поздних стадиях развития плазматическая связь яйца со стенкой овариолы разрушается и эмбрион становится автономным. Сходная «трофосероза» образуется из экстраэмбриональной бластодермы у *Hesperoctenis*. Наряду с ней из придатков первого брюшного сегмента формируются плейроподии, обычно исполняющие секреторную функцию, но здесь преобразующиеся в псевдоплаценту. Псевдоплацента так же, как и трофосероза, обеспечивает питание эмбриона за счет материнского организма. Эти своеобразные и сложные отношения были расшифрованы Хагеном (1931) — специалистом по эмбриологии живородящих насекомых.

У водомерки *Gerris* клетки серозы становятся столбчатыми на заднем полюсе яйца, и в их цитоплазме появляются обширные вакуоли (см. рис. 77, Ж₁₋₃). Сопут-

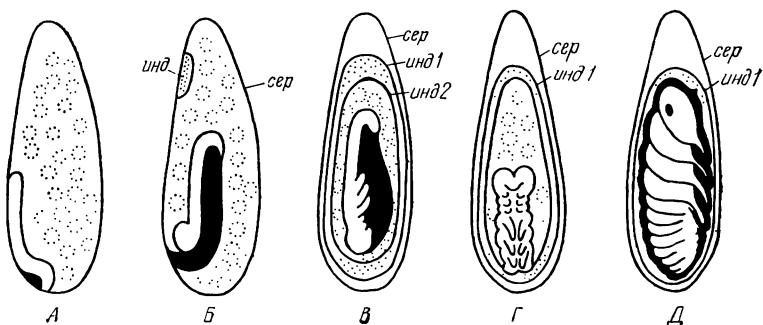
-
- 82 Эволюционные преобразования бластокинезов клопов различных семейств (*a* — прототип; *C* — Cimicoidea: *b* — Nabidae, Miridae, *c* — Anthocoridae, Cimicidae, *d* — Miridae, Tingidae; *A* — Amphibicorisae; *e* — Hebridae, *f* — Mesoveliidae, Microvelia, *g* — Hydrometridae, Gerridae, *h* — Gerridae; *L* — Leptopodoidea: *i* — Saldidae; *D* — Dipsocoridae: *j* — Ceratocombus, *j'* — Pachycoleus; *H* — Hydrocorisae: *k* — Ochteridae, *l* — Corixidae, *m* — Pleidae, *n* — Ilyocoris, Notonecta, *o* — Notonecta maculata, *p* — Nepidae; *R* — Reduviidae, *q* — Emesinae, *r* — Reduviidae, *u* — Coranus; *P* — Pentatomomorpha: *v* — Acanthosomatidae, *w* — Aradidae, Piesmatidae, Lygaeidae, *x*, *y* — Oncopeltus, Pyrrhocoridae, Coreidae, Pentatomidae, *z* — Anoplocnemis) (по Cobben, 1968). Разграничивают группы семейств: двойная линия — зародышевые полосы обособляются на поверхности (верхнее поле от праницы) или в глубине (нижнее поле) желтка; сплошная линия — зародышевые полосы вращаются декситропно (левое поле) или леотропно (правое поле); жирный пунктир — зародышевые полосы вообще не вращаются (правое поле); крупные точки — зародышевые полосы значительно укорачиваются (верхнее поле)

ствующее этим преобразованиям увеличение объема яйца позволяет считать эти клетки аппаратом для всасывания воды — гидропиле.

Наряду с дифференциацией эмбриональной и экстра-эмбриональной бластодермы в развивающемся яйце *Parapeortera* происходит целый ряд изменений.

У клопа *Rhodnius* первичные вителлофаги подходят к периферии желточной массы и, испытав серию делений, образуют попарные комплексы. Впоследствии некоторые из них возвращаются обратно в глубину желтка и дегенерируют. В это же время у хвостовой лопасти зародышевой полосы появляются более мелкие первичные половые клетки. У *Pyrrhocoris*, эмбриогенез которого весьма напоминает эмбриогенез *Rhodnius*, первичные половые клетки появляются раньше, на стадии равномерной бластодермы.

Выделение клеток нижнего листка обычно происходит после того, как зародышевая полоска погружается в желток, однако у некоторых форм этот процесс начинается раньше. Например, зародышевая полоска *Rhodnius*, еще не погруженная в желток, разделяется на медиальную и две латеральные пластинки. На медиальной пластинке появляется продольная борозда, а латеральные начинают нарастать на нее с боков. Вскоре продольная борозда исчезает, и на ее месте начинается выделение клеток нижнего листка. Сходным образом формируется нижний листок у



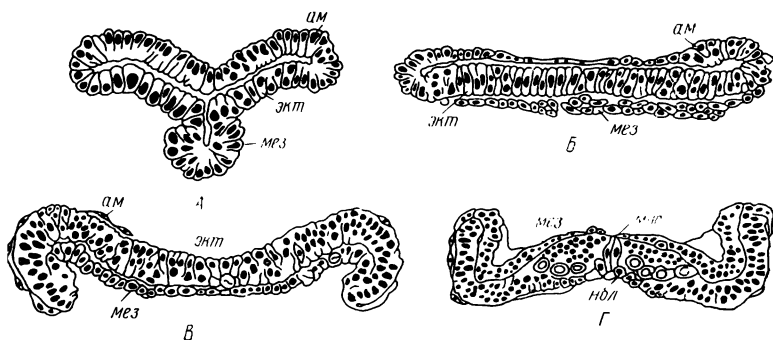
83 Бластокинез и развитие индуциальных оболочек у *Siphanta* (по Johannsen a. Butt, 1941):

инд — индузиум, инд 1, инд 2 — первая и вторая индуциальные оболочки, сер — сероза

клопов *Pyrghosoris* и *Cimex*, а также у представителей некоторых других отрядов *Paraneoptera*.

У водомерки *Gerris* нижний листок формируется без образования продольной борозды — как обращенный к желтку гребень (рис. 84, А), клетки которого распределяются в виде двух продольных полос (рис. 84, Б — Г). У клопа *Oncoreltus* формирование нижнего листка происходит различными способами на разных уровнях зародышевой полоски. В середине клетки нижнего листка выклиниваются под поверхность, ближе к концам инвагинируют, а на самых концах образуют гребень, как у водомерки. Особенно примечательно формирование нижнего листка у сеноеда *Archipsocus* (см. рис. 76, Ж, З). Здесь, у переднего и заднего концов зародышевой полоски, которая сохраняет поверхностное положение до конца эмбриогенеза, выделяются две группы ядер. Они представляют собой передний и задний зачатки энтодермы, образованные еще до того, как мезодерма обособится от эктодермы. Далее у заднего конца зародышевой полоски появляются первичные половые клетки, и лишь после этого происходит выделение медиальной и двух латеральных пластинок. Медиальная пластинка погружается под сходящиеся латеральные пластинки и ее клетки становятся клетками мезодермы (см. рис. 76, Ж).

У яйцеродящих тлей осеннего поколения нижний листок образуется подо всей эктодермой в виде рыхлого слоя



84 Последовательные стадии дифференциации эктодермы и мезодермы у *Gerris* (по Mori, 1969):

ам — амнион, мнс — медиальный тяж, нбл — нейробласты, экт — эктодерма, мез — мезодерма

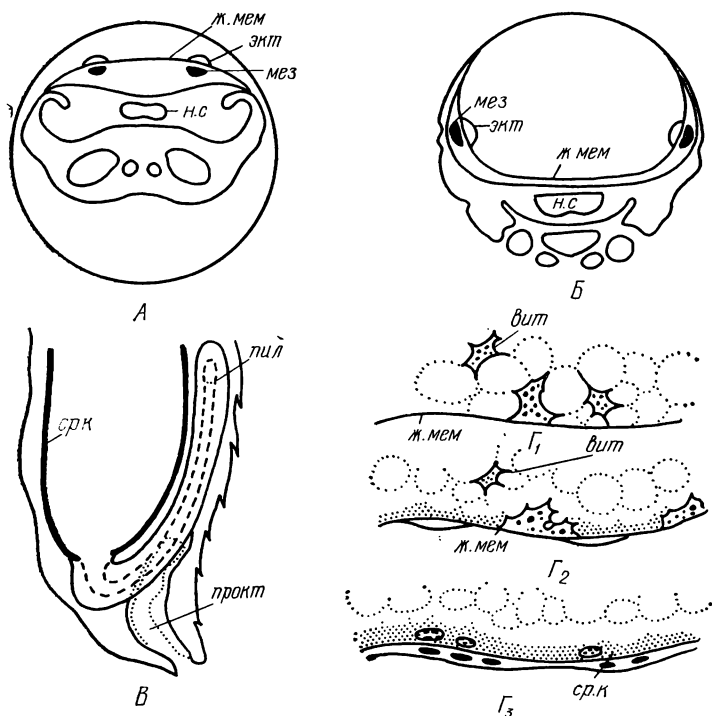
клеток, а у тлей летних партеногенетических поколений нижний листок образуется при погружении медиальной пластинки. Когда клетки медиальной пластинки образуют две продольные ленты, между этими лентами остается скопление клеток медиальной мезодермы. Формирование нижнего листка, как отдельных островков клеток под эктодермой, отмечено у вшей. Эти островки позднее сливаются в единый пласт. Сходное чередование сгущений нижнего листка у *Ryghosoris* отмечает раннюю сегментацию. Здесь отмечено 20 сгущений: 6 — в головном отделе, 3 — в грудном и 11 — в брюшном.

Особого внимания заслуживает способ формирования нижнего листка у пухоеда *Gugorus*, который распределяется не только под зародышевой полоской, но также и под амнионом. Это уникальное явление, не имеющее аналогий среди *Pterygota*, лишь в некоторой степени напоминает формирование нижнего листка у *Collembola* и *Dipluga*. Позднее клетки нижнего листка, лежащие под амнионом, уходят в желток и дегенерируют.

Дифференциация элементов нижнего листка, сопровождающаяся выделением энтодермы и мезодермы, подробно прослежена у водомерки *Gerris*. Большая часть клеточных элементов нижнего листка расходится в стороны, образуя две латеральные полосы. Некоторая часть клеток, как и у партеногенетических поколений тлей, остается в виде медиальной мезодермы и впоследствии дает начало форменным элементам гемолимфы и клеткам нейрилеммы. При формировании стомодеума клетки эктодермы, окружающие его с боков, образуют узкие ленты, растущие по направлению к хвостовой лопасти зародышевой полоски. Эти эктодермальные ленты параллельны двум лентам нижнего листка и лежат над ними (рис. 85, А). Когда зародышевая полоска, выгибаясь на вентральную сторону, выходит на поверхность желтка, эктодермальные ленты оказываются лежащими под лентами нижнего листка (рис. 85, Б). Впоследствии они располагаются на поверхности желтка и, наряду со своеобразной желточной мембраной, образуют провизорный эпителий кишечника.

При вворачивании проктодеума в его состав наряду с эктодермальными клетками зародышевой полоски входят клетки амниона. Полость проктодеума, представляющая собой трубку, замкнутую на внутреннем конце, разделяется на две камеры (рис. 85, В). Первая обра-

зует пилорический отдел задней кишки, а вторая — прямую кишку. Впоследствии пилорический отдел разрастается вперед и соединяется с желточной мембраной. Эта мембрана в момент своего возникновения представлена тончайшим плазматическим слоем, связанным с желточным синцитием (рис. 85, Г). Далее она утолщается и в нее мигрируют ядра вителлофагов, размножающихся амитотически (рис. 85, Г₂). Помимо *Gerris*, подобная мембрана отмечена у клопов *Oncopeltus*, *Rhodnius* и *Pyrrhocoris*, у пухоедов и вшей и у цикадки



85 Формирование кишечника у *Gerris* (по Mori, 1969). А, Б — изменение взаимного положения эктодермальных и мезодермальных лент; В — формирование средней кишки; Г₁₋₃ — преобразование желточной мембраны в среднекишечный эпителий:

ж. мем — желточная мембрана, н.с — брюшная нервная цепочка, экт — эктодерма, мез — мезодерма, вит — вителлофаги, пищ — зачаток пилорического отдела, прокт — задняя кишка, ср.к — средняя кишка

Euscelis, причем в последнем случае она имеет синцитиальное строение.

Облекая всю поверхность желтка, желточная мембрана *Gerris* соединяется с пилорическим отделом и вместе с ним образует эпителий средней кишки (рис. 85, Г₃). Однако впоследствии клетки пилорического отдела, вероятно, замещают ту часть эпителия средней кишки, которая образуется из желточной мембраны и вошедших в нее вителлофагов.

У *Rhodnius* среднекишечный эпителий образуется из переднего и заднего зачатков, представляющих собой скопления клеток нижнего листка, окружающих стомодеум и проктодеум. При последующем размножении клеток обоих зачатков некоторые из них мигрируют в желток и дегенерируют, однако большая часть клеток используется на построение двух лент, простирающихся от стомодеума к проктодеуму. Эти ленты разрастаются в ширину и облекают желток. В то же время у *Rhodnius*, как и у *Gerris*, образуется желточная мембрана, но, вероятно, впоследствии исчезающая.

При формировании кишечника тлей летних партеногенетических поколений передний и задние зачатки сближаются друг с другом и сливаются в единую массу клеток. Эта масса пронзается стомодеумом, полость которого прорывается в полость проктодеума, и таким образом формируется просвет эктодермального кишечника.

Итак, в пределах группы *Paraneoptera* мы отмечаем разнообразные способы формирования кишечника. Некоторые из этих способов напоминают состояние стрекоз и поденок, другие же своеобразны.

Дифференциация мезодермальных компонентов нижнего листка *Paraneoptera* во всех существенных чертах сравнима с соответствующими процессами у *Palaeoptera* и *Polypeoptera*. Отличия касаются лишь порядка выделения сегментов и их числа. Обычно мезодерма сегментируется раньше, чем эктодерма, но у *Liposcelis* и *Nesperostenis* сегментация эктодермы предшествует оформлению сомитов. Как правило, выделяются 5 сегментов в головном отделе, 3 — в грудном и 9 или 10 в брюшном. Только у вши *Pediculus* отмечено формирование 21 сегмента, из которых 6 образуют головной отдел, а 15 — туловищный. Последние четыре сегмента брюшка, так называемые проктодеальные, позднее сливаются друг с другом.

Последующие процессы дифференциации зародышевых листков проходят по единому плану и не обнаруживают существенного своеобразия.

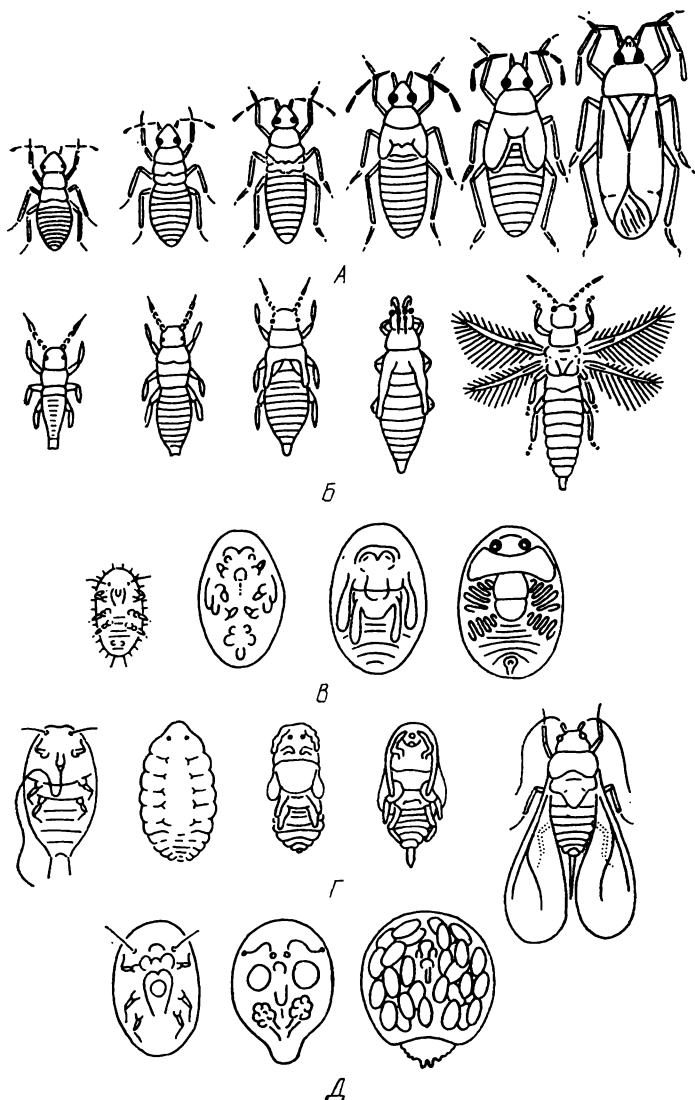
У некоторых представителей группы *Paraneoptera* проникновение симбионтов в органы развивающихся нимф происходит по-разному у самцов и у самок. Например, у пухоеда *Lyrceus* мицетоциты мигрируют через эпителий средней кишки в жировое тело эмбриона — самца, тогда как при развитии самок мицетоциты проникают в половые ампулы и, впоследствии, в овариолы формирующегося яичника.

Вылупление из яйца сформированной нимфы обеспечивается специальными структурами хориона. Например, у многих клопов хорион яйца рассечен кругообразным швом, лопающимся при вылуплении, или снабжен откладывающейся крышечкой. Иногда линия разрыва хориона проходит продольно или в виде нескольких лучей в соответствии со структурой хориона.

Разнообразие эмбриогенезов *Paraneoptera* соответствует разнообразие форм постэмбриональных превращений (рис. 86).

Наиболее типично неполное превращение. У клопов, пухоедов и вшей вылупляющийся из яйца организм во всех существенных чертах сравним с половозрелым насекомым и отличается от него размерами, неразвитостью полового аппарата, количеством члеников в придатках, числом фасеток сложных глаз и т. п. Постэмбриональное развитие этих насекомых осуществляется весьма постепенно и, помимо роста и развития полового аппарата, сводится к пополнению члеников антенн (рис. 86, А). Количество возрастов, как правило, невелико. Их три у пухоедов и вшей, а у клопов и сеноедов достигает шести. Правда, нимфы первого возраста у сеноедов и вшей отличаются от последующих в большей мере, чем это свойственно клопам и пухоедам и поэтому иногда именуются личинками в противоположность нимфам. Однако различия между ними все же не сравнимы с различиями личинки и половозрелого насекомого при типичном полном превращении.

Наряду с типичным неполным превращением в пределах группы *Paraneoptera* встречаются примеры полного превращения, сопровождающегося гистолитическим метаморфозом, при котором происходит разрушение личиночных органов и аппаратов и замена их на имаги-



86 Разнообразие постэмбриональных превращений у Paraneoptera (из Шванвич, 1949 и Weber, 1949). Последовательные стадии развития: А — клопов; Б — трипсов; В — белокрылок; Г и Д — самцов и самок червецов

нальные. По мнению А. А. Захваткина, формирование полного превращения *Paraneoptera* определяется постепенным упрощением типичной и похожей на взрослое насекомое нимфы до личинки, отличающейся от взрослого рядом существенных черт.

Например, у бескрылых тлей летних партеногенетических поколений упрощение нимф определяется тесной связью их с растением. Утрата необходимости в значительных перемещениях связывается с редукцией локомоторных органов, укорочением антенн, сокращением числа фасеток сложных глаз и т. п.

Второй этап на пути преобразования неполного превращения демонстрируют листовоблошки. У них вылупляющийся из яйца организм имеет относительно гомоморфную сегментацию и слабо обособленные тагмы. Голен и лапка остаются слитными, жгут антенн — не сегментированным, а сложные глаза отсутствуют. При линьке на следующий возраст тело нимфы уплощается. Нимфа второго возраста ведет практически прикрепленный образ жизни, а если и перемещается, то чрезвычайно медленно и на ограниченные расстояния. Нимфы двух последующих возрастов сравнимы с нимфой второго возраста. При переходе последней, пятой, нимфы в имаго происходят значительные преобразования не только ее внешнего вида, но и организации в целом: появляются новые группы мышц, резорбируются некоторые чисто нимфальные образования типа восковых желез и появляются крылья. Таким образом, здесь наблюдается некоторая тенденция к возникновению метаморфоза, но проявление этой тенденции не выходит за пределы вариантов неполного превращения. Напомним, что у стрекоз и поденок также происходят некоторые преобразования, например редуцируется «маска» у первых и челюстной аппарат — у вторых.

Третьим членом ряда на пути формирования полного превращения могут быть избраны белокрылки (рис. 86, В). Нимфа первого возраста этих насекомых, так называемая «бродяжка», — единственно подвижная. Разделение ее тела на тагмы еще не намечено, и голен слита с лапкой. В еще большей степени редуцированы последующие возрасты. Они неподвижны, и их органы, связанные с активным образом жизни (глаза, антенны и т. п.), низведены до состояния рудиментов. Нимфа последнего возраста превращается в «пупарий». В фазе

пупария закладываются имагинальные диски, из которых впоследствии развиваются органы взрослого насекомого, отсутствующие у нимф. Часть нимфальных органов (слюнные железы, спинной сосуд, ротовые органы и передняя часть головы) переходит ко взрослому насекомому без существенных изменений. Другие развиваются дальше: происходит пополнение мышечной системы, совершенствуется нервная система, формируются гонады и т. д. Наконец, некоторые органы редуцируются полностью (глаза, восковые железы и др.) и заменяются органами имагинальными.

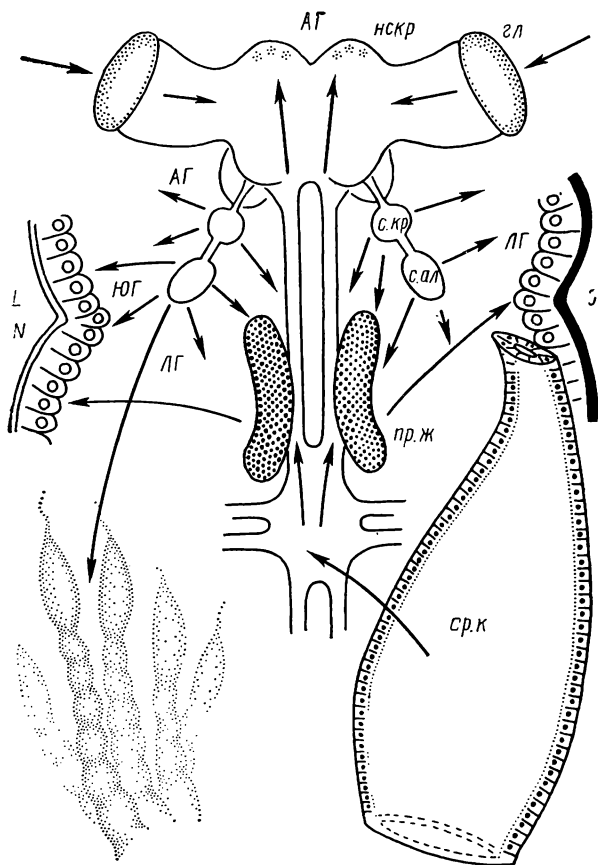
Таким образом, изменения организации, происходящие в фазе пупария, сравнимы с метаморфозом в фазе куколки при полном превращении. Биологический смысл этих преобразований определяется специализацией нимф при относительной сохранности взрослого состояния. Специализация нимф — это не только упрощение и редукция. Наряду с редукцией наблюдается прогрессивное развитие ряда органов. Например, совершенствуется ротовой аппарат, развиваются средства пассивной защиты и т. п.

Наконец, последним членом ряда, несомненно, должны быть признаны червецы и щитовки. У представителей этой группы наблюдается резкий половой диморфизм, и развитие самок (рис. 86, Д) значительно отличается от развития самцов (рис. 86, Г). Взрослые самки по своему облику сравнимы с редуцированными нимфами белокрылок. Глаза, антенны и ноги значительно редуцированы. Зато достигают высокого совершенства гонады, ротовой аппарат, средства пассивной защиты и т. п. Характерно, что в предпоследнем возрасте у самок имагинальные диски не образуются и, таким образом, развитие самок червецов и щитовок сравнимо с развитием белокрылок, обрванном на предпоследнем возрасте.

При развитии самцов нимфы двух первых возрастов сравнимы с нимфами самок, но отличаются от них более развитой центральной нервной системой и присутствием имагинальных дисков. На третьем возрасте происходит гистолиз всей пищеварительной системы и развитие имагинальных органов. По сути дела самцы червецов и щитовок обладают полным превращением.

Таким образом, в пределах отряда равнокрылых отмечаются последовательные этапы развития полного превращения на основе исходного неполного превращения. Вероятной предпосылкой этих преобразований является

весьма сложный и многозвенный жизненный цикл, включающий иногда чередование поколений. Видоизменения неполного превращения, помимо равнокрылых, отмечены у трипсов (рис. 86, Б). В онтогенезах этих организмов отмечены фазы, сравнимые с пупарием белокрылок. Из этого следует, что в пределах группы *Paraneoptera* пре-



87 Гормональные факторы метаморфоза (по Novak, 1959, видоизменено):

гл — глаза, нскр — нейросекреторные клетки мозга, с.кр — кардинальные тела, с.ал — прилежащие тела, пр.ж — проторакальные железы, ср.к — средняя кишка, N — нимфальная и I — имагинальная кутикула

образования исходного неполного превращения осуществляются по крайней мере дважды: у равнокрылых и у трипсов.

Заканчивая описание онтогенезов *Paraneoptera*, рассмотрим гормональные факторы метаморфоза, соотношения которых друг с другом определяют ход постэмбриональных превращений.

Кровососущий клоп *Rhodnius*, избранный для демонстрации этих факторов, имеет пять нимфальных возрастов и после пятой линьки превращается во взрослое насекомое. За несколько дней до каждой линьки нимфа должна принять большую порцию крови. В противном случае она не линяет. При изучении этой зависимости было показано, что наполнение кишечника кровью стимулирует расположенные рядом с ним ганглии брюшной нервной цепочки. Когда возбуждение достигает нейросекреторных клеток головного мозга, эти клетки продуцируют активационный гормон (АГ) с широким спектром действия (рис. 87). Проходя в кардиальные тела и изливаясь из них в гемолимфу, активационный гормон достигает проторакальных желез, которые реагируют выделением линочного гормона — экдизона (ЛГ). Если активационный гормон, находящийся в кардиальных телах, проникает в прилежащие тела, то последние секретируют в гемолимфу ювенильный гормон — неотенин (ЮГ). Таким образом, активационный гормон является центральным членом гормональной системы насекомых, приводящим эту систему в деятельное состояние.

Линочный гормон проторакальных желез, проходя в гемолимфу, определяет наступление очередной линьки. Если наряду с ним в гемолимфе присутствует ювенильный гормон, то нимфа первого возраста линяет на нимфу второго возраста, нимфа второго возраста на нимфу третьего возраста и т. д. Перед наступлением пятой линьки, при которой нимфа пятого возраста преобразуется во взрослое насекомое, ювенильный гормон отсутствует в гемолимфе. Однако если этот гормон впрыснуть в полость тела нимфы пятого возраста, то она линяет не на взрослое насекомое, а на дополнительную нимфу шестого возраста. Эта нимфа продолжает развиваться и при отсутствии экспериментальных воздействий превращается во взрослого клопа, более крупного, чем обычно. В то же время если ювенильный гормон искусственно инактивировать в гемолимфе нимфы, например, третьего возраста,

то вместо линьки на нимфу четвертого возраста она линяет на необычно маленькое взрослое насекомое.

Таким образом, контролируя присутствие в гемолимфе ювенильного гормона, можно видоизменять течение нормального постэмбрионального развития. Эксперименты, приведшие к открытию этих зависимостей, были проведены Вигглесвортом и подтверждены другими исследователями. В серии последующих экспериментов было показано, что каждый гормон помимо участия в постэмбриональных превращениях воздействует на развитие гонад и половое состояние насекомых, процессы обмена и отдельные морфогенезы. Линочный гормон — экдизон посредством влияния на хромосомы, вероятно, определяет последовательность действия генов и поэтому фигурирует в исследованиях по дифференциации клеток.

ОНТОГЕНЕЗ OLIGONEOPTERA

Oligoneoptera, или, иначе, насекомые с полным превращением, — бесспорно, самые высокоорганизованные, самые разнообразные, самые широкораспространенные и многочисленные не только среди насекомых, но и среди первичноротых вообще.

Наиболее ранним свидетельством этой группы в истории органического мира является отпечаток крыла скорпионовой мухи из нижнедевонских отложений. Начиная с юры Oligoneoptera преобладают над всеми прочими подотделами класса, и до сих пор их роль в природе остается первостепенной.

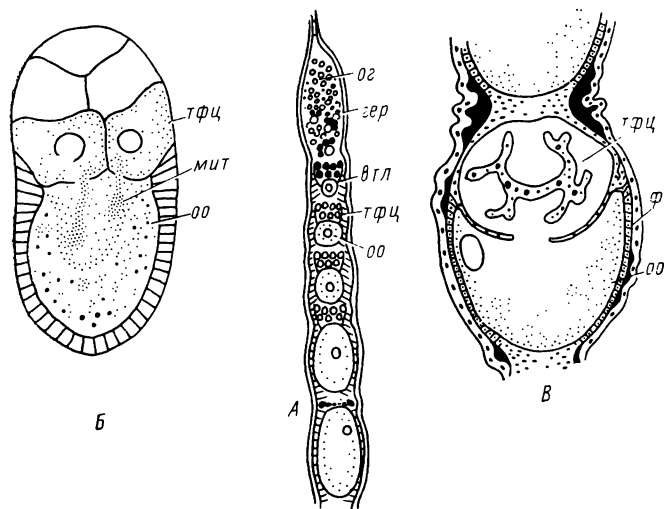
Виды, входящие в данный подотдел распределяются по 11 отрядам, которые в свою очередь образуют три более крупные группы: Coleopteroidea — жуки и веерокрылые; Neuropteroidea — сетчатокрылые, вислокрылки и верблюдки; Mecopteroidea — скорпионовые мухи, ручейники, бабочки, двукрылые, блохи и перепончатокрылые.

У Oligoneoptera встречаются все главные типы половых аппаратов, но наиболее характерны для них полиτροφические овариолы (рис. 88, А).

В германии политрофической овариолы оогонии дифференцируются на трофоциты и ооциты и группируются таким образом, что каждый ооцит связывается с определенным количеством питающих клеток. У жуков *Dytiscus* и *Dinnetes* дифференциация ооцитов предопределяется при первом оогониальном митозе переходом своеобразного «хроматического тельца» лишь в одну из дочерних

клеток. Другая клетка, не получившая этого образования, становится трофоцитом. Оформившиеся в гермарию группы клеток спускаются в вителлярый и окружаются фолликулярным эпителием. Таким образом, в каждой фолликуле наряду с ооцитом присутствует определенное количество трофоцитов, что является отличительным признаком овариол данного типа. Как правило, количество клеток в фолликуле соответствует числу потомков одной родительской клетки при синхронных делениях и варьирует от 2 (*Chironomus*) до 128 (*Carabus violaceus*). Например, у двукрылых обнаруживаются следующие соотношения: у *Chironomus* трофоциты выделяются при первом, у *Anopheles* — при третьем, а у *Musca* — при четвертом делении, в соответствии с чем число трофоцитов, сопутствующих ооциту, равно 1, 7 или же 15 (рис. 89).

В то же время у молочайного бражника это соотношение составляет 1 : 5, что предполагает нарушение синхронности делений.



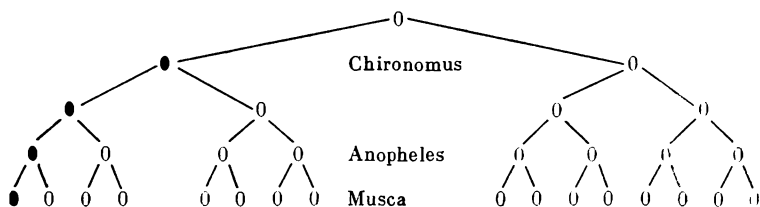
88 Оогенез Oligoneoptera. А — политрофическая овариола; Б — фолликул *Drosophila* (по Hsu, 1952); В — фолликул *Anisoblabis* (по Bonhag, 1965):

гер — гермариум, вгл — вителлярый, ог — оогонии, оо — ооциты, тфц — трофоциты, ф — фолликулярный эпителий, мит — митохондрии

Трофоцитам принадлежит ведущая роль в питании ооцита. Заслуживает внимания тот факт, что трофоциты способны поставлять ооциту не только относительно простые химические соединения, но также нуклеиновые кислоты и отдельные органеллы, например митохондрии и, возможно, рибосомы (см. рис. 88, Б). Участие клеток фолликулярного эпителия в формировании яйца более скромно и по существу сводится к выделению хориона и оосорбции, т. е. потреблению недоразвившихся или по тем или иным причинам погибших ооцитов.

У некоторых паразитических и живородящих представителей данной группы вителлярий овариол редуцирован или вообще отсутствует. Это объясняется тем, что их яйца не содержат желтка, отсутствие которого компенсируется специальными приспособлениями, позволяющими зародышу усваивать ткани и соки поражаемого организма. При живорождении материнский организм обеспечивает развивающегося потомка не посредством желтка яиц, а непосредственно питательными веществами, находящимися в гемолимфе. При так называемом «геоцельном живорождении», заканчивающимся гибелью матери, развивающийся потомок потребляет ее ткани, что весьма напоминает паразитизм. Во всяком случае, при живорождении и паразитизме процессы эмбриогенеза обеспечиваются необходимыми веществами в достаточной мере, в связи с чем отпадает необходимость в образовании желтка и развитии того отдела овариолы, в котором этот процесс осуществляется, т. е. вителлярия.

Ограничение овариолы зоной гермария приводит к тому, что исходно политрофическая овариола становится



похожей на гонаду ногохвосток. Однако это сходство всего лишь внешнее.

При сравнении политрофических овариол *Oligoneoptera* с политрофическими же овариолами некоторых *Polyneoptera* (уховертки) и *Paraneoptera* (пухоедов и вшей) можно найти существенные различия между ними. У *Oligoneoptera* группа трофоцитов в каждом фолликуле отделена от ооцита кольцевой складкой фолликулярного эпителия, и хорион выделяется только вокруг ооцита позади этой складки (см. рис. 88, Б). У *Polyneoptera* и *Paraneoptera* трофоциты не отделены от ооцита и вместе с ним облекаются хорионом (см. рис. 88, В). Таким образом, политрофические овариолы *Oligoneoptera* своеобразны. Столь же своеобразны телотрофические овариолы *Neuropteroidea* и некоторых жуков по сравнению с телотрофическими овариолами *Paraneoptera*. Плазматическая сердцевина гермария и плазматические тяжи, соединяющие ее с ооцитами вителлярия, развиты слабее, чем у *Paraneoptera*, и имеют иное происхождение. Вероятно, телотрофические овариолы *Oligoneoptera* сформировались самостоятельно, и их сходство с овариолами *Paraneoptera* конвергентно.

Количество овариол в каждом яичнике разнообразно, но в некоторых случаях отличается постоянством. Например, у жуков семейства *Scirpinae* яичник образован только одной овариолой. Биологический смысл этого состояния определяется тем, что каждое сформированное яйцо погружается в специально приготовленную «навозную грушу» и заботливо охраняется. В то же время яичник пчелиной матки содержит 160—180 овариол. Часто количество овариол сокращается до одной пары, например у мухи це-це и других живородящих представителей группы. Примитивные бабочки имеют только 20 овариол, а высшие бабочки — всегда 4. Отмечена индивидуальная изменчивость числа овариол, коррелирующая с изменчивостью размеров тела. Наиболее примечателен в этом отношении колорадский жук — отдельные особи которого могут увеличивать или сокращать число овариол в течение жизни.

Формирование яиц — важнейшее событие в жизни насекомого, оказывающее влияние на поведение, питание и другие аспекты биологии. Например, у комаров происходит закономерное чередование питания и откладки яиц — гонотрофическая гармония. После кровососания

кишечник самки заполняется кровью, и по мере ее усвоения развиваются яичники. Когда брюшко самки заполняется сформированными яйцами, кишечник уже не содержит пищи. После откладки партии яиц начинается поиск добычи и гонотрофический цикл замыкается.

За лето одна самка испытывает до пяти таких циклов и соответственно откладывает пять партий яиц и пять раз насыщается крови. При этом лишь очень небольшое количество пищи расходуется на поддержание жизни самого насекомого, и практически вся потребленная кровь используется для формирования яиц. В том случае, если по тем или иным причинам самке не удастся насосать полной порции крови, развития яиц не происходит. Однако некоторые виды комаров способны отложить партию яиц, не принимая пищи после окрыления, и, таким образом, формирование яиц происходит в ущерб потребностям самого насекомого. Это состояние напоминает состояние поденок, приступающих к откладке яиц сразу же после окрыления и не питающихся.

Сходные отношения отмечены и у бабочек. Например, у не питающихся шелкопрядов оогенез завершается до их окрыления. У бражников часть яиц формируется до, а другая часть — после окрыления, за счет поступления новых питательных веществ при питании. Наконец, у большинства дневных бабочек формирование яиц происходит исключительно после метаморфоза.

Если наступление половой зрелости происходит до окрыления, а фаза окрыленного насекомого эфемерна и не способна к питанию, возникает основа для педогенеза, т. е. для размножения на стадии личинки. Это явление, впервые установленное Н. П. Вагнером у двукрылых, встречается также у жуков, у веерокрылых и некоторых других. Например, у жука *Micromalthus* размножаются личинки, а взрослые насекомые, не участвуя в этом процессе, способствуют расселению вида. У веерокрылых зрелая самка обитает в теле хозяина и имеет личиночный облик. В семействе *Cecidomyiidae* отряда двукрылых виды трех родов — *Miastor*, *Oligarcus* и *Tanytarsus* размножаются педогенетически, но наряду с этой формой размножения способны размножаться и во взрослом состоянии.

Разнообразие полового состояния и способов оогенеза *Oligoneoptera* предполагает широкое разнообразие способов откладки яиц и их строения. Яйца могут от-

кладываться целыми партиями или поодиночке, правильными рядами или без видимого порядка, на растения и на животных, в специально приготовленные субстраты и т. д. Подчас вокруг отложенного в ткани растения или животного яйца образуются опухолевидные разрастания и соединительнотканые цисты, что свидетельствует о глубине взаимоотношений, сформировавшихся между паразитом и организмом хозяина. Примечательно, что при отсутствии подходящего для откладки яиц субстрата сформированные яйца иногда резорбируются в овариолах и, наоборот, если подходящий субстрат обнаружен, происходит ускорение процессов оогенеза.

Форма яиц *Oligoneoptera* разнообразна, но все же не достигает разнообразия, отличающего яйца *Paraneoptera*. Преобладают эллиптические и округлые яйца, часто в той или иной мере билатерально-симметричные. При сравнении билатерально-симметричных яиц *Oligoneoptera* и *Polyneoptera* вскрываются весьма многозначительные различия: билатеральная симметрия яиц *Oligoneoptera* обычно проявляется в выпуклости вентральной стороны и расширении переднего полюса яйца, тогда как у *Polyneoptera* эти отношения противоположны. Вероятно, в обеих группах билатерально-симметричные яйца сформировались независимо и на разной основе.

Размеры откладываемых яиц варьируют в широких пределах. Яйцо пчелы *Xylосora* имеет в длину 15 мм и, вероятно, является самым длинным яйцом насекомого. У паразитических форм диаметр яйца измеряется десятками микронов (вееpokрытое *Stylops* — 0,043 мм, перепончатокрытое *Prestwichia* — 0,055 мм). Снаружи яйцо обложено хорионом, который иногда несет кутикулярные выросты и тому подобные образования. У многих перепончатокрылых хорион яйца эластичен и легко деформируется, что облегчает скольжение откладываемого яйца по узким створкам яйцеклада.

Обычно яйца *Oligoneoptera* богаты цитоплазмой и содержат относительно небольшое количество желтка. В этом отношении они противопоставляются *Polyneoptera*, яйца которых, как правило, богаты желтком. Впрочем, возможны и исключения. Например, у жуков *Hydrophilus*, *Timarcha* и *Phylontus* количество желтка в яйцах весьма велико, а плазматические компоненты представлены тончайшей сеточкой желточного синцития,

вливающегося на периферии в относительно тонкую периплазму. У паразитических и живородящих форм яйца иногда не содержат желтка, но способны абсорбировать питательные вещества из материнского организма или организма хозяина. При этом они значительно увеличиваются в объеме. Из свободноживущих и яйцекладущих представителей группы весьма немного желтка в яйцах муравьев, ручейников, некоторых бабочек и мух.

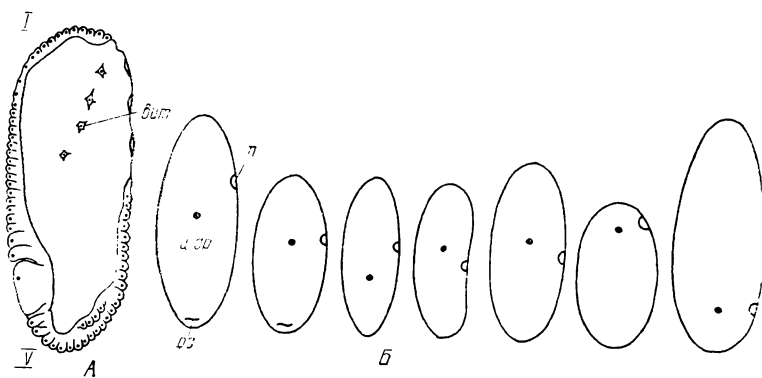
Сильное развитие плазматических компонентов и их сложное распределение в яйце отражаются на последующей дифференциации клеток бластодермы. Наиболее очевидным проявлением этих отношений является присутствие «оосомы» вблизи заднего полюса яйца у многих представителей группы. Эти образования, связанные с ретикулярными формациями и богатые РНК, определяют развитие первичных половых клеток. Однако у некоторых Neuropteroidea и представителей семейства Platygasteridae из отряда перепончатокрылых оосома не обнаружена. Неоднородность распределения плазматических компонентов яйца проявляется в виде полярных утолщений периплазмы, связанных осевым тяжем свободной от желтка ооплазмы, скоплении ооплазмы вблизи места выделения полярных телец. Эти отношения характерны для многих Oligoneoptera, но проявляются особенно резко у высших двукрылых и перепончатокрылых. Например, у муравья *Camponotus* периплазма наиболее толста на вентральной стороне яйца и к тому же не вполне равномерна, что соответствует различиям бластодермы, проявляющимся позднее (рис. 90, А).

Представляет интерес изменчивость структуры, своего рода «полиморфизм» яиц некоторых общественных насекомых. Например, яйца пчел, из которых развиваются трутни, несколько длиннее и менее богаты плазмой, чем яйца, развивающиеся в рабочих особей. У муравья *Formica polyctena* зимние яйца, развивающиеся, как правило, в самок, более крупны и имеют более крупную и более богатую РНК оосому. В летних, более мелких и развивающихся в рабочих особей яйцах оосома в 8 раз мельче и располагается ближе к периферии. Эти различия проявляются в ранних процессах оогенеза и затрагивают не только структуру самого ооцита, но также и клетки фолликулярного эпителия и трофобласты.

Ядро яйца Oligoneoptera обычно располагается в его передней половине, несколько ближе к дорзальной сто-

роне, где впоследствии происходит выделение полярных телец. Однако у некоторых форм ядро занимает центральное положение (*Eurytoma*, *Platygaster*, *Sciara*, *Chrysopa* и др.) либо, находясь вблизи переднего полюса яйца, равно удалено от его сторон (*Apis*, *Litomastix*, *Diacrisia*, некоторые жуки и др.). О разнообразии этих отношений можно судить на примере жуков-листоедов (рис. 90, Б). У представителей этого семейства ядро располагается на разных уровнях яйца, чему сопутствует разнообразие положения полярных телец. В то же время у *Agelastica alni* полярные тельца выделяются либо вблизи переднего полюса, либо вблизи экватора яйца, или же в любом другом месте между этими крайними точками, но всегда на дорзальной стороне.

У некоторых партеногенетических форм выделяется только одно полярное тельце (*Brachymerchypus* и др.), что способствует сохранению диплоидности. В то же время самцы некоторых перепончатокрылых, развивающиеся из неоплодотворенных яиц, сохраняют гаплоидный набор хромосом. Это — редчайшее явление в животном мире.



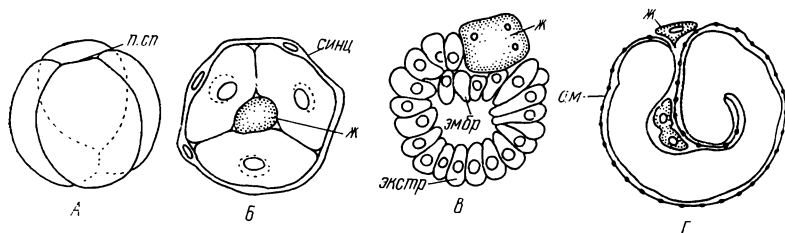
- 90** Дифференциация бластодермы, отражающая исходную дифференциацию периплазмы яйца *Camponotus* (А) (по Strindberg, 1913); I—IV — зоны бластодермы и Б — изменчивость положения полярных телец и синкариона в яйце жуков-листоедов и чернотелки. Слева направо: *Melasoma populi*, *M. aenea*, *M. salicet*, *Chrysomela fastuosa*, *Ch. polita*, *Agelastica alni*, *Tenebrio molitor* (по Seidler, 1940):

вит — вителлофаги, ос — оосома, п — полярные тельца, я. др — синкарион

Для Oligoneoptera обычна моноспермия, а полиспермия отмечена лишь у веерокрылых и некоторых других форм.

Разнообразие яиц по структуре и форме предполагает, что развитие процессов дробления и последующих явлений формообразования происходит в весьма сложной морфогенетической среде, в среде яйца, обладающего полярностью и местными различиями свойств. Влияние этой среды на течение эмбриогенеза весьма существенно. Описывая дробление яиц Oligoneoptera в общей форме, мы можем характеризовать его как типично поверхностное. Однако при отсутствии в яйцах желтка дробление существенно видоизменяется и становится тотальным (рис. 91, А).

У большинства Neuropteroidea, у жуков, бабочек, ручейников и низших представителей отрядов двукрылых и перепончатокрылых дробление сохраняет формы, типичные для насекомых вообще и описанные в предыдущих главах. Первые деления обычно синхронны и сопровождаются расхождением образующихся ядер к периферии. Ориентация митотических веретен не обнаруживает правильности и может быть нарушена в эксперименте без заметных последствий. Расходящиеся ядра дробления окружены плазматическими островками, имеющими форму хвоста кометы. Подобная картина ранее истолковывалась как проявление активности ядер,



91 Дробление яйца и дифференциация зародышевой полоски у *Stylops* (из Johannsen a. Butt, 1941); А — стадия четырех бластомеров; Б — бластула; В — обособление эмбриональной и экстраэмбриональной бластодермы; Г — оформление зародышевой полоски:

п. сп — полярная спайка бластомеров, ж — желток, ам — амнион, синц — синцитиальная оболочка, эмбр — эмбриональная и экстр — экстраэмбриональная бластодерма

увлекающих за собой пассивное плазматическое окружение. Однако эксперименты по «псевдодроблению», впервые проведенные на яйцах бабочек, предполагают иное толкование (см. гл. VII).

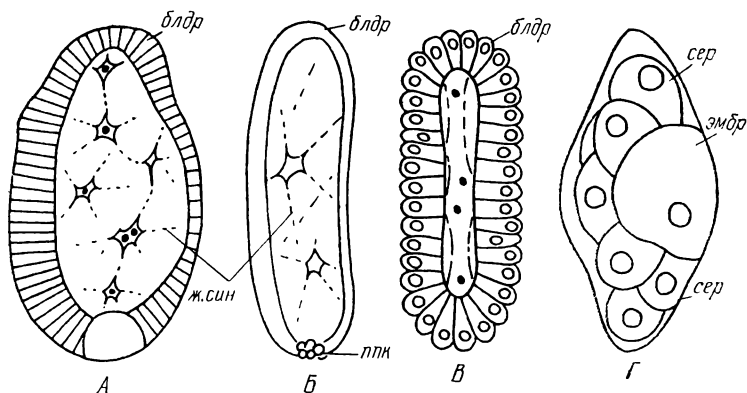
Особенно примечательны изменения объемов делящихся ядер в период дробления яиц. Например, у колорадского жука ядра дробления уменьшаются более чем в 10 раз, а у *Phyllodecta* примерно в 2 раза. В то же время у *Lema* и *Agelastica* они увеличиваются в 1,5 раза. Увеличение и уменьшение объемов ядер происходит не постепенно от одного деления к следующему, а иногда чрезвычайно резко (в 8—10 раз непосредственно перед выходом на периферию у колорадского жука). При резком уменьшении объема ядер, вероятно, большое количество синтезированных и накопленных в них веществ изливается непосредственно в ооплазму.

Одной из самых важных функций дробления является достижение определенного количественного соотношения между ядрами и ооплазмой, но достижение этого соотношения осуществляется различными путями. Разнообразие этих путей проявляется в разнообразии изменений объемов ядер дробления, в более раннем или более позднем нарушении синхронности делений и т. п. Иными словами, несмотря на изменчивость процессов, результат остается более или менее постоянным. Этот вывод перекликается с экспериментами Ф. Зейделя (1936), при которых разрушение большого количества ядер дробления не нарушало последующих процессов формообразования, так как оставшиеся ядра, продолжая делиться, вскоре восстанавливали исходные соотношения. Эти данные свидетельствуют о своеобразии дробления яиц насекомых.

Особенно разительны видоизменения дробления у паразитических перепончатокрылых (рис. 92), детально изученные О. М. Ивановой-Казас. Например, у *Eurytoma*, яйца которой развиваются в галлах пилильщиков и содержат очень немного желтка, сохраняются все существенные черты поверхностного дробления. Испытывают поверхностное дробление и яйца *Angitia*, откладываемые в тело личинок пилильщика и практически лишенные желтка. Своеобразие дробления этих форм проявляется в том, что желточный синцитий, вследствие редукции желтка, представляет собой ажурную сеточку, натянутую внутри яйца (рис. 92, А—В). Между строма-

ми синцития образуются обширные вакуоли, и ядра дробления проходят между ними, как бы нанизанные на плазматические тяжи. Развивающиеся под гиподермой тлей яйца *Aphidius* начинают дробиться по поверхностному типу, но уже после третьего деления распадаются на отдельные бластомеры. Один из образовавшихся бластомеров, продолжая интенсивно делиться, образует плотное скопление клеток, из которого развивается личинка паразита. Остальные бластомеры испытывают не более двух-трех делений и в конце концов формируют тонкую клеточную оболочку (серозу) вокруг развивающегося эмбриона.

В лишенных желтка яйцах *Litomastix* и *Platygaster* дробление тотально с самого начала и, так же как и в предыдущем случае, большая часть яйца тратится на формирование оболочки (рис. 93, А—Г). Однако здесь она образуется не из бластомеров, как у *Aphidius*, а из своеобразного «парануклеарного тела», представляющего собой разросшиеся полярные тельца с окружающей их ооплазмой. При первом делении яйцо *Litomastix* расщепляется с нижнего полюса глубокой бороздой, которая, однако, не дойдя до экватора, пересекается бороздой второго деления. Верхняя нераздробившаяся половина

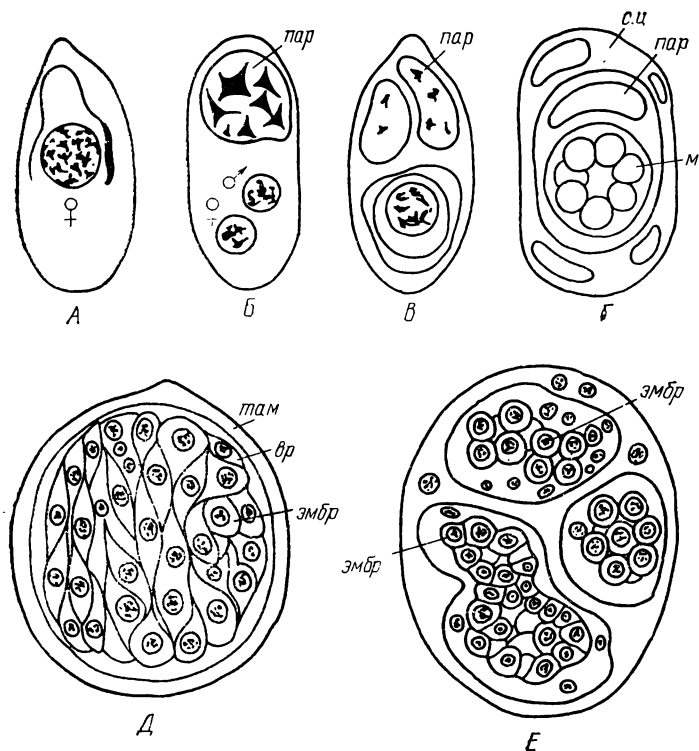


92 Редукция желтка в яйцах и видоизменения эмбриогенеза у паразитических перепончатокрылых. А — *Eurytoma*; Б — *Angitia*; В — *Prestwichia*; Г — *Aphidius* (по О. М. Ивановой-Казас, 1961):

блдр — бластодерма, ж. син — желточный синцитий, п. п. к. — первичные половые клетки, эмбр — эмбриональная клетка, сер — сероза

яйца вместе с полярными тельцами постепенно разрастается и окружает нижнюю половину яйца, в которой продолжают деления бластомеров.

В ходе этих делений оосома сначала располагается в одном из двух образовавшихся бластомеров, далее — в одном из четырех и лишь при третьем делении разделяется на две части и попадает в два из восьми новообразованных бластомеров. При четвертом делении делятся все бластомеры, за исключением содержащих оосому.



93 Дробление, образование оболочек в яйце *Platygaster* (А — Г) и полиэмбриония *Litomastix* (Д, Е) (по Johanssen a. Butt, 1941). А — осеменение яйца; Б — созревание яйца; В — формирование синкариона; Г — дробление:

♂ и ♀ — мужской и женский пронуклеус, пар — парануклеарные тела (полярные тельца) и парануклеарная оболочка, м — морула, с. ц — соединительная капсула, там — трофанцион, вр — веретеновидные клетки, эмбр — скопления эмбриональных клеток полигерма

Таким образом формируется 14 бластомеров. При пятом делении снова делятся все бластомеры, и материал оосомы распределяется по четырем из 28 бластомеров. Далее дробление утрачивает синхронность, и морулоподобный зародыш целиком окружается парануклеарным телом. Когда число эмбриональных клеток *Litomastix* достигнет 200—250, некоторые из них становятся веретеновидными и разделяют зародыш на отдельные фрагменты (рис. 93, Д—Е). Каждый фрагмент содержит по 15—20 клеток и впоследствии обособляется от других таких же фрагментов выростами парануклеарного тела.

Парануклеарное тело представляет собой не только оболочку, но также специальный орган, проводящий к развивающемуся зародышу необходимые питательные вещества из гемолимфы хозяина. Поэтому его часто именуют трофической оболочкой или трофамнионом. Изолированные группы клеток продолжают увеличивать число своих элементов и вскоре вновь разделяются на вторичные группы клеток, которые после некоторого периода роста разделяются в свою очередь на третичные группы.

Таким образом, из первоначального морулоподобного зародыша формируется огромное число отдельных клеточных групп, каждая из которых развивается в отдельную личинку паразита. Это своеобразное бесполое размножение в процессе эмбриогенеза, или полиэмбриония, обеспечивается неограниченным обилием питательных веществ, извлекаемых трофамнионом из организма хозяина. В результате полиэмбрионии исходная продуктивность увеличивается во много, иногда в тысячи раз. Полиэмбриония отмечена по меньшей мере у 30 видов паразитических перепончатокрылых.

Для суждения о формах дробления *Oligoneoptera* особенно показательны отношения, свойственные двукрылым, так как именно у них обнаруживается высокое совершенство процессов дробления, не затемненных и не извращенных различными приспособлениями и следствиями паразитического образа жизни. У представителей этого отряда интервалы между последовательными делениями на ранних стадиях дробления относительно постоянны и коротки. Например, у дрозофилы эти интервалы не превышают 10 мин, что может служить примером быстротечности митотических циклов вообще у животных. У *Dacus* соответствующие интервалы равны 10—15 мин и лишь на более поздних стадиях увеличи-

ваются до 30 мин. У комаров, низших представителей отряда, интервалы первых делений дробления равны 20 мин.

Другая своеобразная черта дробления яиц двукрылых — длительность периода синхронных делений. У дрозофилы отмечено 12 синхронных делений, в ходе которых формируется около 3200 ядер. Они достигают периферии уже после восьмого деления и испытывают еще четыре синхронных деления на периферии яйца. 13 синхронных делений *Dacus* приводят к формированию 5800 ядер, которые уже после шестого деления находятся в периплазме. У комара *Culex molestus* отмечено также 13 синхронных делений, из которых два осуществляются на периферии, а у другого вида этого же рода — *C. pipiens* — 11 делений и 7 из них заканчиваются до выхода ядер в периплазму. Приведенным различиям трудно найти объяснение, так как яйца всех этих форм сравнимы между собой и по размерам, и по относительному количеству желтка. Столь длительная синхронность делений за пределами отряда двукрылых встречается редко. Для *Oligoneoptera* обычны 6—7 синхронных делений и их асинхронность при оформлении бластодермы. Гораздо чаще встречаются примеры раннего нарушения синхронности делений. Например, у жуков *Phyllodecta* и *Lema* синхронность утрачивается после третьего деления, а у *Agelastica*, *Chalcoides* и *Galerucella* даже после второго.

Выделяющиеся вителлофаги иногда обнаруживают собственный ритм митозов, что свидетельствует о начале дифференциации ядер дробления. Эта дифференциация, первоначально проявляющаяся в обособлении вителлофагов от ядер, мигрирующих к периферии, а затем в расхождении ритмов делений, становится более глубокой, отражаясь в увеличении объемов ядер вителлофагов. Формирование первичных вителлофагов является правилом для *Oligoneoptera*, достоверно они отсутствуют у ручейников, блох, некоторых двукрылых (*Miastor*, *Sciara*, *Musca*, *Phormia*, *Melophagus*) и немногих других представителей группы.

Количество и момент обособления первичных вителлофагов варьируют у разных видов. Например, у *Dacus* превращаются в вителлофаги 38 из 128 образовавшихся после седьмого деления ядер. Испытав три, реже четыре, деления, они дают начало 300 вителлофагам, которые далее не делятся. У дрозофилы после восьмого деления

образуется около 50 вителлофагов, которые испытывают лишь одно деление. У комара *Culex molestus* присутствует около 500 первичных вителлофагов, а у *C. pipiens* их только 32.

Популяция первичных вителлофагов обычно пополняется вторичными вителлофагами, образовавшимися при возвращении ядер, достигших периферии яйца, обратно в желток. Вторичные вителлофаги отсутствуют в яйцах с небольшим количеством желтка или вообще лишенных его. У некоторых форм наряду с первичными и вторичными образуются и третичные вителлофаги. Например, у пчелы они образуются в момент формирования нижнего зародышевого листка.

Распространенное мнение о роли вителлофагов¹ как своеобразных пособников в усвоении зародышем желтка не представляется достаточно обоснованным. Казалось бы, что клетки бластодермы высших двукрылых, включающие запасы желточных гранул, способны существовать и развиваться в течение некоторого времени в отрыве от основной массы желтка. Тем не менее последняя всегда заселяется вителлофагами, и при экспериментальном разрушении зон, из которых развиваются вторичные вителлофаги, они формируются за счет клеток эмбриональной бластодермы (рис. 94, А—В). В ряде случаев выделение вителлофагов может быть истолковано как способ сокращения чрезмерного количества ядер дробления, о чем свидетельствует дегенерация всех первичных вителлофагов яйца *Calliphora*.

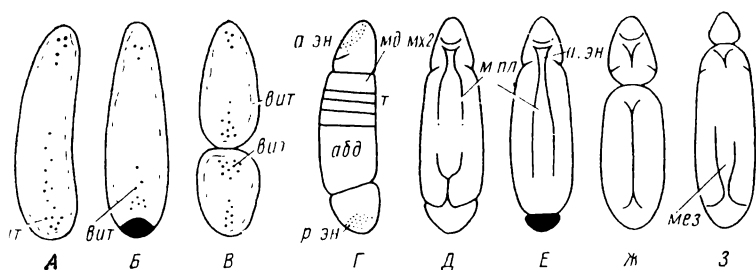
Разделение ядер дробления на первичные вителлофаги и ядра, продолжающие мигрировать к периферии, — самое раннее свидетельство их дифференциации. О конкретных механизмах этой дифференциации мы еще не можем сказать ничего определенного, но о возможности их анализа свидетельствуют следующие данные.

У мухи *Wachtliella* после третьего деления одно из образовавшихся ядер проникает в ооплазму заднего полюса и в дальнейшем обнаруживает собственный ритм митозов, расходящийся с ритмом деления ядер в других районах яйца. Уже при следующем, четвертом, делении 7 ядер, оставшихся за пределами района заднего полюса, испытывают элиминацию хроматина и впоследствии образуют бластодерму. Когда эти ядра достигают пери-

¹ Vitellus — желток, phagos — пожирать (лат.).

ферии, они вновь испытывают элиминацию хроматина, но только в тех яйцах, которые впоследствии разовьются в самцов. В то же время ядро в ооплазме заднего полюса подобной элиминации не испытывает, так же как и его потомки. В результате разнообразных повреждений, наносимых ультрафиолетовым светом и прижиганием, а также в результате нарушения нормального расположения компонентов яйца центрифугированием было показано присутствие некоего «фактора элиминации», противоположного свойствам ооплазмы заднего полюса яйца.

Наряду с этим фактором было вскрыто присутствие еще одного фактора, ответственного за формирование клеток полового зачатка. Эти клетки отличаются от обычных клеток бластодермы более крупными размерами. При центрифугировании смещение ооплазмы заднего полюса позволяет экспериментально заселить формирующиеся половые клетки соматическими ядрами, испытывающими элиминацию хроматина. Тем не менее эти клетки остаются более крупными, что, вероятно, определяется фактором, связанным с ретикулярными формациями заднего полюса яйца. При более сильном центрифугировании порядок в расположении ретикулярных образова-



- 94** Проявления регулятивных способностей в эмбриогенезе *Calliphora* (по Nitschman, 1961). А — образование вителлофагов в нормальном яйце; В и В — образование вителлофагов из клеток бластодермы в яйцах с обожженным задним полюсом (В) и разделенным лигатурой (В); Г — план расположения зачатков в яйце на стадии бластодермы; Д — Е — инвагинация энтодермы и мезодермы (Ж, З) в оперированных яйцах:

а. эн и р. эн — передний и задний зачатки средней кишки, мд — мх 2 — зона челюстных сегментов, т — зона грудных сегментов, абд — зона брюшных сегментов, м. пл — срединная пластинка (мезодерма), вит — вителлофаги

ний нарушается, и задний полюс яйца покрывается обычными клетками бластодермы.

Приведенные данные свидетельствуют о значительной сложности ооплазмы, о ее разнородности в различных районах яйца и о влияниях, испытываемых ядрами, в зависимости от их положения в яйце. Особенно сложен периферический район ооплазмы — периплазма, имеющая особое морфогенетическое значение в эмбриогенезах. Однако прежде чем судить об этом значении, уместно разобрать способы формирования бластодермы и зародышевой полоски у *Oligoneoptera*.

Мигрирующие к периферии ядра достигают ее либо одновременно во всех районах яйца, либо сначала в одном из них, например в области переднего полюса. Вошедшие в периплазму ядра либо распределяются в ней вполне равномерно, либо образуют местные скопления.

Взяв один из возможных вариантов, а именно одновременное формирование равномерной бластодермы, мы обнаружим, что данный результат достигается по крайней мере тремя различными путями. Например, у *Neuropteroidea*, многих жуков и примитивных представителей группы *Mecopteroidea* расходящиеся ядра образуют правильные концентры и одновременно достигают периферии. Исходное центральное положение синкариона и сходство в скорости миграции отдельных ядер — вполне достаточное условие одновременного заселения периплазмы лишь шаровидных яиц. В более обычных для *Oligoneoptera* эллипсоидных яйцах одновременность заселения периплазмы при центральном положении синкариона предполагает различие скоростей движения ядер в направлении полюсов и сторон яйца. Эти различия должны быть еще более значительными при эксцентричном положении синкариона — состоянии, характерном для *Oligoneoptera*. Согласованность миграции отдельных ядер и их выхода на периферию предполагает существование некоторых регулирующих влияний, исходящих, вероятно, с периферии.

Рассмотренные способы формирования бластодермы весьма характерны для *Oligoneoptera*, но не исчерпывают реального разнообразия вариантов этого процесса. Например, у муравья *Pseudomyrma* ядра дробления мигрируют по преимуществу в периплазму вентральной стороны яйца, где впоследствии сосредоточиваются основ

ные формообразовательные процессы, а дорзальная сторона яйца покрывается редко разбросанными ядрами. Данное состояние легко выводится из более примитивного, при котором исходно равномерная бластодерма концентрируется на вентральной стороне яйца за счет направленного перемещения клеток или же за счет ускорения делений клеток в этой области. Очевидно, что у муравья *Pseudomygma* происходит сокращение процессов развития во времени и в пространстве по сравнению с более примитивным состоянием.

Учитывая, что в семействе муравьев наряду с формированием исходно неравномерной бластодермы встречается формирование исходно равномерной бластодермы и состояния, связывающие эти крайние варианты друг с другом, можно предположить, что видоизменение процесса формирования бластодермы происходит внутри семейства параллельно другим группировкам *Oligoneoptera*. Сходные тенденции отмечены у жуков и некоторых других форм. Очевидно, что формирование исходно неравномерной бластодермы предполагает более раннюю дифференциацию эмбриональной и экстраэмбриональной фракций еще до того, как ядра, вышедшие на периферию, приобретают клеточные стенки. Сравнительно ранняя дифференциация наблюдается и в том случае, когда ядра дробления первоначально заселяют районы будущих экстраэмбриональных образований, что отмечено у некоторых жуков и многих бабочек.

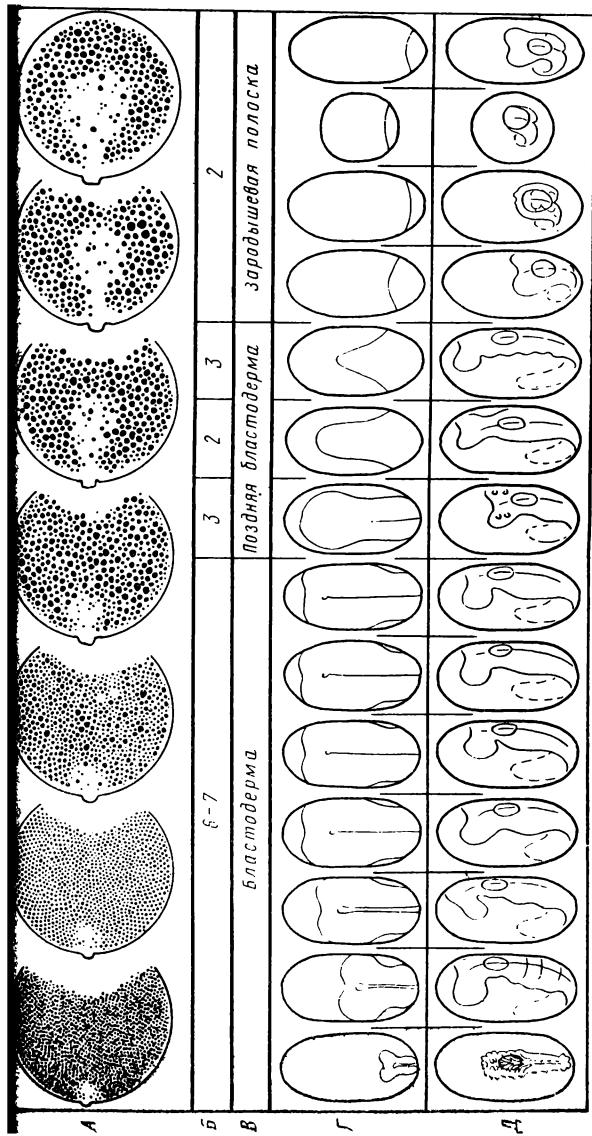
Целлюляризация ядер, вышедших в периплазму, обычно начинается с оформления боковых клеточных стенок. При оформлении клеток в них заходят подчас значительные количества желтка, но лишь у мух желточные гранулы сохраняются в клетках относительно долго. Отдельные гранулы желтка сохраняются в мезодермальных клетках, а в клетках переднего и заднего зачатка энтодермы эти гранулы многочисленны. Своеобразие двукрылых проявляется также в оформлении «вторичной периплазмы» — слоя свободной от желтка ооплазмы, расположенного под бластодермой. При формировании бластодермы у колорадского жука было отмечено, что периплазма сохраняет неподвижность начиная с самых ранних стадий дробления. Таким образом ядра дробления выходят из глубин желтка и дифференцируются в соответствии с таким распределением периплазмы, какое устанавливается в ходе оогенеза. Однако у пчелы *Apis*

периплазма испытывает сложные, хотя и ограниченные, перемещения в ходе дробления.

Последующее размножение клеток бластодермы происходит либо синхронно во всех районах яйца, либо асинхронно, или же в определенной последовательности в соответствии с «волнами митозов». Например, у *Apis* и *Eurytoma* митозы начинаются вблизи центра дифференциации и заканчиваются на дорзальной стороне яйца. У *Mestocharis* волны митозов зарождаются вблизи переднего полюса и распространяются к заднему. У *Caliphraga* при восьмом и девятом делениях волны митозов также начинаются с переднего полюса, а при девятом и одиннадцатом делениях, наоборот, с заднего полюса яйца.

Заканчивая описание способов формирования бластодермы у *Oligoneoptera*, необходимо рассмотреть примеры раннего обособления полового зачатка, при котором ядра дробления разделяются на половые и соматические. Раннее обособление половых клеток еще до того, как эмбриональная бластодерма приобретет облик зародышевой полоски, отмечено у двукрылых, перепончатокрылых, жуков-листоедов и долгоносиков и некоторых других представителей группы. Как было описано выше, у *Wachtliella* уже после третьего деления одно из образовавшихся ядер мигрирует в ооплазму заднего полюса и становится ядром первичной половой клетки. Столь же рано обособляется половой зачаток у *Miastor*, а у *Phytophaga* он становится явственным после четвертого деления. У комара *Culex pipiens* при седьмом делении обособляются 6 первичных половых клеток, у *Sciara* обособляются две клетки при шестом делении, у *Dacus* — четыре клетки при двенадцатом делении, а у *Drosophila* — три клетки при одиннадцатом делении.

Обособившиеся первичные половые клетки испытывают одно-два, редко больше, деления и приступают к делениям вновь лишь в момент дифференциации зародышевых листков и органогенезов. Обычно первичные половые клетки крупнее клеток бластодермы. Располагаясь на заднем полюсе яйца, они сначала выступают над поверхностью, но впоследствии уходят под формирующуюся бластодерму. Когда оформляется зародышевая полоска, половые клетки, как правило, располагаются вблизи ее хвостовой лопасти и вместе с ней перемещаются в ходе бластокинезов.



Изменчивость процессов развития у жуков-листоедов в зависимости от относительного количества желтка. А — относительное количество желтка в яйцах (слева — направо: *Timarcha*, *Leptinotarsa*, *Phyllodecta*, *Lema*, *Agelastica*, *Galerucella*, *Chalcoides*); Б — число синхронных делений дробления; В — стадия обособления первичных половых клеток; Г — форма и относительные размеры дифференцирующейся зародышевой полоски (слева — направо: *Timarcha*, *Leptinotarsa*, *Calligrapha*, *Chrysomela menthasirri*, *Melasma*, *Gastrophysa*, *Clytra*, *Phyllodecta*, *Donacia*, *Lema*, *Chrysomela varians*, *Agelastica*, *Galerucella*, *Chalcoides*); Д — облик зародышевой полоски в момент смыкания амниопора (по Ю. А. Захваткину, 1968)

Раннее обособление полового зачатка свидетельствует о детерминированности развития и обычно наблюдается в яйцах, обедненных желтком. Однако у жуков-листоедов обеднение яиц желтком в направлении приведенного морфологического ряда (рис. 95) приводит к более позднему обособлению половых клеток. Например, у колорадского жука, яйца которого относительно богаты желтком, половые клетки оформляются на стадии бластодермы, а у *Agelastica*, *Galerucella* и *Chalcoides*, яйца которых беднее желтком, половые клетки становятся явственными лишь на стадии зародышевой полоски. Вероятно, более позднее формирование полового зачатка в данном случае связано с общей перестройкой эмбриогенеза. Более подробное рассмотрение этого вопроса будет приведено ниже. Здесь же опишем результаты некоторых экспериментов, демонстрирующих морфогенетические свойства яиц некоторых представителей группы.

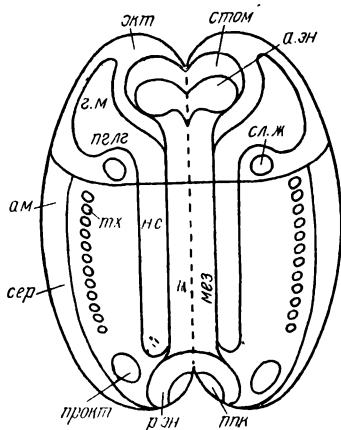
В эмбриологии насекомых укрепился взгляд о мозаичности яиц двукрылых и жуков, о детерминированности их развития и неспособности к значительным регуляциям. Разрушение различных участков периплазмы у этих форм обычно приводит к соответствующим дефектам (рис. 96). Например, повреждение переднего полюса яйца приводит к формированию личинок с нарушенными структурами головы, повреждение заднего полюса яйца приводит к формированию личинок, лишенных брюшка. и т. п.

Однако, несмотря на широкое распространение приведенного взгляда, вряд ли уместно считать периплазму яиц двукрылых и жуков своего рода картой преформированных зачатков, статичной по своему существу и не допускающей проявления регуляционных свойств эмбриогенеза. О значительных регуляционных способностях «мозаичных» яиц двукрылых свидетельствуют опыты с центрифугированием. При центростремительной ориентации переднего полюса яйца *Chironomus* желточные гранулы смещаются в центробежном направлении, и из яйца формируется урод с непропорционально большой головой, тогда как остальные отделы тела соответственно уменьшены (рис. 97). При изменении ориентации яйца в поле действия силы тяжести можно получить личинку с двумя брюшными отделами, но лишенную головы, или различные промежуточные состояния. Однако если длинная ось яйца располагается поперек направле-

96

Распределение зачатков в периплазме яиц *Drosophila* (по Poulson, 1950):

ам — амнион, а. эн — передний зачаток средней кишки, г. м — головной мозг, экт — эктодерма, пглг — подглоточный ганглий, мез — мезодерма, р. эн — задний зачаток средней кишки, прокт — проктодеум, сер — сероза, сл. ж — слюнные железы, стом — стомодеум, тх — трахеи, н. с — брюшная нервная цепочка, п. п. к — первичные половые клетки



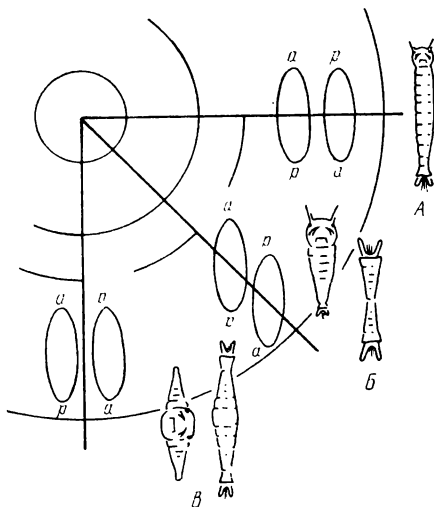
ния силы тяжести, то из него развивается нормальная личинка. Таким образом, способность яиц *Chironomus* к весьма значительным регуляциям проявляется достаточно отчетливо.

К сходному выводу, но в отношении высших представителей отряда двукрылых, можно прийти, анализируя эксперименты с яйцами *Calliphora*. При нормальном развитии этой мухи ядра дробления, достигшие внутрен-

97

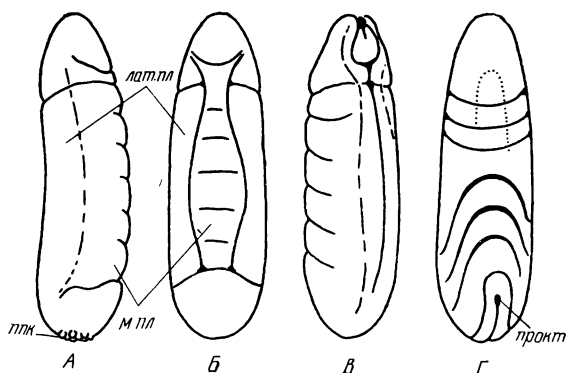
Эксперименты по центрифугированию яиц *Chironomus* (по Jajima, 1968). А — нормальная личинка, формирующаяся в яйцах, продольная ось которых ориентирована поперек направления силы тяжести; Б и В — нарушения развития, полученные при центрифугировании яиц, продольная ось которых ориентирована параллельно направлению силы тяжести (В) или же косо (Б):

а, р — передний и задний полюсы яйца



ней поверхности периплазмы обоих полюсов яйца, обычно возвращаются в желток, как вторичные вителлофаги (см. рис. 94, *А — В*). При повреждении полюсов или их изоляции ядра близлежащих районов, обычно формирующие бластодерму, принимают на себя функции вителлофагов, мигрируя в глубь желтка.

Способность к регуляции проявляется и на более поздних стадиях развития, когда клетки зародышевой полоски дифференцируются на эктодерму, передний и задний зачатки энтодермы и лежащую между этими зачатками срединную (мезодермальную) пластинку (см. рис. 94, *Д — З* и рис. 98). При изоляции одного из энтодермальных зачатков формирование средней кишки происходит из другого зачатка, расположенного в большем изоляте. При этом недостающий зачаток не восстанавливается, как, например, у пчел, и вся средняя кишка *Calliphora* образуется только из одного зачатка. Изоляция переднего или заднего конца срединной пластинки не препятствует ее погружению под поверхность, хотя в норме этот процесс начинается именно у ее концов и распространяется к середине. При этом в переднем изоляте погружение начинается у переднего края срединной пластинки и последовательно распространяется назад, тогда как в заднем изоляте формируется новый центр



- 98** Бластокинез зародышевой полоски *Calliphora* (из Johannsen a. Butt, 1941). *А* — вид сбоку; *Б* — с ventральной стороны; *В* — в повороте на три четверти; *Г* — вид с дорзальной стороны:

м. пл — медиальная пластинка, лат. пл — латеральные пластинки, прокт — проктодеум

инвагинации вблизи переднего края изолята, и таким образом располагающийся здесь участок срединной пластинки начинает погружаться с обоих концов.

Приведенные данные свидетельствуют о способности к регуляции и условности применения термина «мозаичность развития» к эмбриогенезам двукрылых. Однако отсутствие некоторых сегментов в переднем и заднем изолятах у *Calliphora* и невозможность получения гармонично развитых двойников свидетельствуют о пределах способности к регуляции. Характер возникающих нарушений эмбриогенеза свидетельствует о «противоположных полярных влияниях», которые обсуждались в предыдущей главе на примере *Euscelis*.

Переходя к описанию способов дифференциации эмбриональной бластодермы и ее оформления в зародышевую полосу, отметим широкое разнообразие этих процессов, в которых можно выделить некоторую общую тенденцию.

У относительно примитивных скорпионовых мух, ручейников и сетчатокрылых оформлению зародышевой полосы предшествует концентрация эмбриональной бластодермы на заднем полюсе яйца. Образующийся зародышевый диск составлен большим количеством мелких клеток и имеет округлую форму, но затем удлиняется. У сетчатокрылого *Chrysopa* обособление диска от экстраэмбриональной бластодермы происходит до начала целлюляризации и в этом отношении напоминает состояние поденок. У ручейника *Neophylax* формирующийся зародышевый диск окаймлен утолщенным валиком — кольцевым зачатком зародышевых оболочек, который, разрастаясь у заднего края диска, покрывает его в виде задней складки зародышевых оболочек.

У большинства представителей группы *Oligoneoptera* первым признаком дифференциации эмбриональной бластодермы является оформление зародышевой полосы на вентральной стороне яйца. В яйцах крупных и богатых желтком, например в яйцах жуков *Dytiscus*, *Hydrophilus*, *Timarcha*, оформляющаяся зародышевая полоска занимает нижнюю половину вентральной поверхности яйца и задний полюс. При обогащении яиц активной плазмой оформляющаяся зародышевая полоска охватывает значительно большую часть вентральной поверхности яйца и частично заходит на его латеральные стороны (см. рис. 95). В крайнем случае, например у высших

двукрылых, зародышевая полоска охватывает вентральную поверхность яйца целиком и заходит головными долями на дорзальную сторону яйца.

Таким образом, в пределах группы *Oligoneoptera* выделяются два типа формирования зародышевой фракции: первый, относительно примитивный, когда зародышевая полоска развивается из зародышевого диска на заднем полюсе яйца, и второй — когда зародышевая полоска формируется сразу же на вентральной поверхности яйца. Переход от одного типа к другому сопровождается увеличением размеров эмбриональной фракции бластодермы в отношении экстраэмбриональной фракции, обогащением яиц активной плазмой, пополнением состава оформляющейся зародышевой полоски, включающей в себя материал большего числа сегментов (переход от типа «короткого зародыша» к типу «длинного зародыша»), и приобретением более дифференцированного облика зародышевой полоской, в которой выделяются головные доли и протокорм. Эта общая тенденция в совершенствовании эмбриогенезов приводит к редукции бластокинезов и уменьшению меробластичности развития.

Однако проявление этой же тенденции не всегда просто и очевидно. Например, преобразования эмбриогенезов жуков-листоедов, казалось бы, противоречат описанной последовательности событий. В приведенном морфологическом ряду *Leptinotarsa* — *Chalcoides* (см. рис. 95) наблюдается постепенное преобразование дифференцированной зародышевой полоски в недифференцированное зародышевое пятно по мере обеднения яиц желтком. Преобразование зародышевого пятна в зародышевую полоску начинается с его удлинения и незначительного смещения на вентральную сторону. При этом зародышевое пятно покрывается оболочками и погружается в желток, так как желточные гранулы проходят между серозой и амнионом, заполняя зародышевые оболочки. У *Chalcoides* в полость складки зародышевых оболочек входит большое количество желтка, и таким образом происходит изменение ориентации зародышевого пятна по отношению к массе желтка. Целесообразность преобразований эмбриогенеза жуков-листоедов, вероятно, определяется более ранним образованием зародышевых оболочек и погружением формирующейся зародышевой полости в желток, что само по себе может иметь приспособительное значение.

О том, что формирование зародышевого пятна в сравнении с формированием изначально дифференцированной зародышевой полосы представляет собой вторичное явление, свидетельствует целый ряд фактов. В частности, в сравнении с исходными эмбриогенезами жуков-листоедов обнаруживается ряд видоизменений в более поздних процессах формообразования и в процессах обособления полового зачатка у других форм. Возможно, что смещение основных формообразовательных процессов на задний полюс яйца препятствует раннему обособлению половых клеток, как это было описано выше. Обычно оформляющийся половой зачаток при формировании зародышевой полосы присоединяется к ее хвостовой лопасти и вместе с ней погружается в желток и выносятся к дорзальной стороне яйца. Так обстоит дело и у *Leptinotarsa*, *Melasoma*, *Phyllodecta* (см. рис. 95), которые отличаются не только ранним обособлением половых клеток на заднем полюсе яйца, но и вентральным положением зародышевой полосы.

В то же время у некоторых долгоносиков и половых клетки, и зародышевое пятно сосуществуют на заднем полюсе яйца. Правда, в этом случае, когда зародышевое пятно становится зародышевой полосой, половые клетки располагаются напротив ее грудного отдела и лишь впоследствии присоединяются к хвостовой лопасти. Очевидно здесь проявляются те же тенденции, начало которых мы рассмотрели на примере листоедов.

Таким образом, в пределах группы *Oligoneoptera* можно выделить исходный тип образования зародышевой фракции бластодермы в виде зародышевого пятна на заднем полюсе яйца (примитивные представители группы), далее — обособление эмбриональной фракции в виде дифференцированной зародышевой полосы на вентральной стороне яйца и последовательное увеличение ее размеров по отношению к размерам яйца. Наконец, можно выделить аберрантный тип обособления эмбриональной бластодермы в виде зародышевого пятна, выводящийся из состояния, при котором эмбриональная бластодерма имеет облик зародышевой полосы. О производном характере этого типа развития свидетельствует относительная бедность яиц желтком, раннее погружение зародышевого пятна, нарушение способа обособления первичных половых клеток и некоторых последующих формообразовательных процессов.

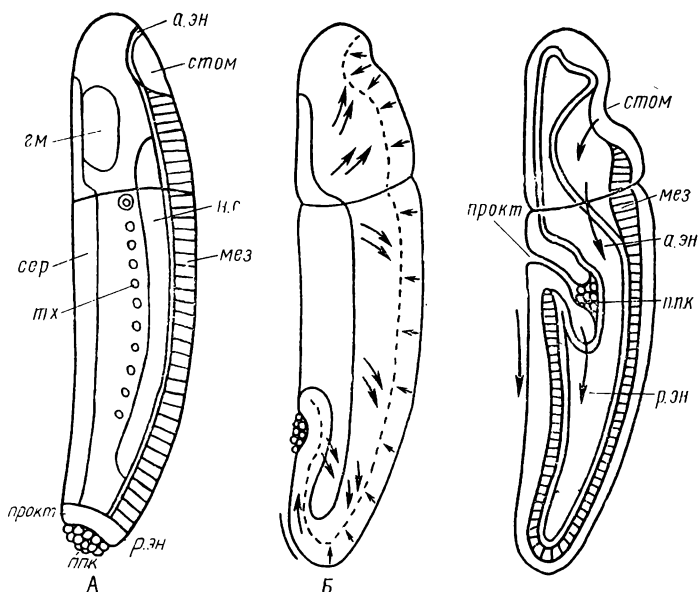
Заканчивая описание способов обособления эмбриональной фракции бластодермы, отметим своеобразие этого процесса у низших перепончатокрылых. Например, у пилильщиков оформлению зародышевой полосы на вентральной стороне яйца предшествует концентрация бластодермы в две округлые зоны по бокам яйца. Эти зоны, сближаясь друг с другом, объединяются в единую зародышевую полосу, что весьма напоминает состояние стрекозы *Platycnemis* и некоторых представителей групп *Polypeoptera* и *Paraneoptera*.

Прежде чем перейти к описанию последующих преобразований зародышевой полосы, рассмотрим ее перемещения в яйце — бластокинезы. В сравнении с бластокинезами *Polypeoptera* и *Paraneoptera* бластокинезы *Oligoneoptera* весьма ограничены. Они сводятся к погружению хвостовой лопасти в желток, благодаря быстрому нарастанию задней складки зародышевых оболочек, заполненной желтком, последующему выходу хвостовой лопасти на поверхность дорзальной стороны яйца и общему удлинению зародышевой полосы. Когда зародышевая полоска достигает максимальной длины, она охватывает всю вентральную сторону яйца и заходит своими головными долями и хвостовой лопастью на дорзальную сторону. В яйцах, бедных желтком, хвостовая лопасть зародышевой полосы, заходя за экватор дорзальной стороны яйца, сближается с головными долями и охватывает яйцо почти полным кольцом (рис. 98 и рис. 99). Далее зародышевая полоска начинает укорачиваться, и ее хвостовая лопасть, возвращаясь к заднему полюсу яйца, проходит над ним и перегибается на вентральную сторону.

Преобладание задней складки зародышевых оболочек характерно для *Oligoneoptera*, и лишь у двукрылых, перепончатокрылых и некоторых бабочек передняя складка развивается сильнее задней. Впрочем, у высших представителей названных отрядов, у мух и муравьев и некоторых паразитических форм зародышевые оболочки не развиваются вообще, что сообщает некоторое своеобразие их бластокинезам (рис. 99).

Особенно замечательны процессы обособления и дифференциации зародышевой полосы у мух, практически не перемещающейся по отношению к желтку. Например, у *Calliphora* на вентральной стороне яйца бластодерма становится более толстой и рассекается двумя попереч-

ными бороздами на три неравные зоны: переднюю, заднюю и лежащую между ними центральную зоны. Центральная зона в свою очередь разделяется на шесть равных отделов пятью бороздами. В это же время передняя зона рассекается наклонной бороздой, а в пределах центральной зоны появляются две продольные борозды, ограничивающие с боков вентральную срединную пластинку, уже разделенную на шесть сегментов (см. рис. 98). Начиная с этого момента, в яйце угадываются очертания зародышевой полоски, которая охватывает его вентральную и частично латеральные стороны и заходит головным и хвостовым концами на дорзальную сторону. Таким образом, зародышевая полоска высших двукрылых с самого начала располагается так, как располагаются зародышевые полоски низших представителей группы *Oligoneoptera* и других подотделов класса после завершения бластокинезов. В соответствии с этим бластокинезы



99 Перемещения зачатков в яйце *Dacus* (по Anderson, 1969):

стом — стомодеум, прокт — проктодсум, мез — мезодерма, п. п. к — первичные половые клетки, а. эн — передний и п. эн — задний зачаток средней кишки

ограничиваются скольжением тонкой хвостовой лопасти по дорзальной стороне яйца и ее возвращением к заднему полюсу.

Выделение нижнего листка происходит более или менее однообразно у всех представителей группы, за исключением двукрылых и паразитических перепончатокрылых, у которых этот процесс достигает высокой степени совершенства и специализации. Обычно при удлинении зародышевой полоски по ее средней линии обозначается первичная бороздка или более широкая срединная пластинка, которая погружается внутрь. Этот процесс сходен с инвагинацией, так как срединная пластинка представляет собой нижний листок, а первичная бороздка сравнима с бластопором.

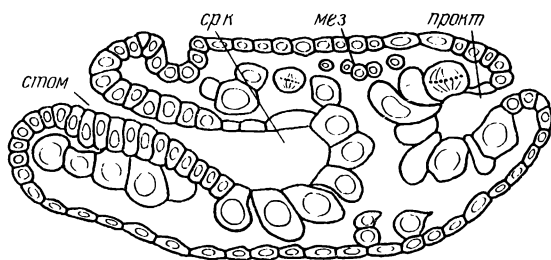
Наряду с инвагинацией в пределах *Oligoneoptera* встречаются иные способы формирования нижнего листка. Например, у вислоккрылки *Sialis* инвагинация сочетается с иммиграцией отдельных клеток, причем первичная бороздка не образуется. У обоих концов погружающейся срединной пластинки дифференцируются передний и задний зачатки энтодермы, которые иногда соединяются друг с другом узким срединным тяжом. Этот тяж становится заметным на более поздних стадиях развития, когда мезодерма, составляющая основную массу нижнего листка, раделается на две ленты.

Впоследствии из зачатков энтодермы образуется эпителий средней кишки. Однако у бабочки *Diacrisia* их судьба иная: они погружаются в желток и резорбируются, а эпителий средней кишки формируется из эктодермальных клеток стомодеума и проктодеума. Замена энтодермального зачатка на эктодермальный встречается весьма часто у представителей группы *Oligoneoptera*. Эта замена особенно демонстративна у паразитического перепончатокрылого *Prestwichia*, стомодеум которого углубляется настолько далеко, что почти достигает заднего конца зародышевой полоски. Впоследствии он прорывается в заднюю кишку и таким образом большая часть кишечного тракта образуется из эктодермы стомодеума (рис. 100).

Своеобразие обособления зародышевых листков у высших двукрылых определяется тем, что они уже явственны до начала погружения. Расположение зародышевых листков на поверхности желтка показано на схеме (см. рис. 96 и рис. 99, А). Впоследствии срединная пла-

стинка, представляющая собой почти исключительно мезодерму, погружается под сходящиеся латеральные пластинки, края которых утолщаются в виде нервных валиков. Когда погружение мезодермы заканчивается, начинается погружение переднего энтодермального зачатка и несколько позднее — заднего энтодермального зачатка. В отличие от многих других представителей группы у двукрылых срединный тяж клеток, соединяющий энтодермальные зачатки, отсутствует. Перемещения зародышевых листков и отдельных зачатков органов показаны на схеме (см. 99, Б, В).

У муравьев процессу обособления зародышевых листков предшествует своеобразная дифференциация эмбриональной бластодермы. Например, у *Camponotus* выделяются четыре зоны (см. рис. 90). В первой зоне клетки бластодермы очень велики и содержат желток. Позднее они частично дегенерируют, а частично участвуют в построении редуцированной зародышевой оболочки. Клетки второй зоны представляют собой собственно зародышевое пятно. Клетки третьей зоны сливаются в синцитий. Их последующая судьба остается неизвестной. Наконец, клетки четвертой зоны вмещают симбионтов. Эти четыре зоны расположены на вентральной стороне яйца, и все вместе образуют комплекс, сравнимый с зародышевой полоской низших представителей отряда перепончатокрылых. Заключение, что все эти зоны представляют собой исходную эмбриональную фракцию бластодермы, оправдывается сравнением с другими муравьями. Например, у *Lasius* зародышевая полоска охватыва-



100 Образование кишечника у *Prestwichia* (по О. М. Ивановой-Казас, 1961):

стом — стомодеум, ср. к — средняя кишка, прот — проктодеум, мез — мезодерма

ет пространство, занятое у *Camponotus* всеми четырьмя зонами, и ее клетки обнаруживают дифференциацию, несколько напоминающую разделение на зоны. После того как зона зародышевого пятна *Camponotus* достигнет размеров зародышевой полосы, охватывающей яйцо полукольцом, происходит выделение нижнего листка, вероятно, посредством инвагинации.

Одновременно с обособлением зародышевых листков и удлинением зародышевой полосы начинается процесс сегментации. Своеобразие этого процесса у *Oligoneoptera* определяется полнотой сегментарного состава оформляющейся зародышевой полосы. Обычно в оформляющейся зародышевой полоске представлен материал будущих головных, грудных и первых брюшных сегментов. Остальные сегменты брюшка образуются позже, из зоны нарастания. Однако у высших двукрылых в оформляющейся зародышевой полоске представлен материал для всех сегментов, и в соответствии с этим зона нарастания не образуется. Количество формирующихся сегментов у *Oligoneoptera* не столь велико, как у *Polypeoptera*. В головном отделе помимо челюстных выделяется премандибулярный сегмент и лишь у жука-листоеда *Phyllodecta* и некоторых блох отмечены преантеннальные сомиты. Брюшной отдел, как правило, составлен 10—11 сегментами, хотя у колорадского жука отмечен рудиментарный 12-й сегмент. Впоследствии он вворачивается в проктодеум. Последовательность выделения сегментов у *Oligoneoptera* варьирует в широких пределах. Ниже приведены в качестве примера данные по семейству жуков-листоедов:

<i>Leptinotarsa</i>	$Th_1 + Th_2 + Th_3 - mx_2 - mx_1 + ab_1 - md - ab_2 - \dots$
<i>Melasoma</i>	$Th_3 + ab_1 - md + Th_1 - mx_1 - mx_2 - Th_2 - ab_2 - \dots$
<i>Phyllodecta</i>	$mx_2 - Th_1 + Th_2 + Th_3 + mx_1 - md - ab_1 - ab_2 - \dots$
<i>Donacia</i>	$mx_2 - Th_3 - mx_1 + md - Th_1 + Th_2 - ab_1 - ab_2 - \dots$
<i>Lema</i>	$mx_2 - mx_1 - Th_1 + Th_2 + Th_3 - md - ab_1 - ab_2 - \dots$
<i>Agelastica</i>	$mx_2 - mx_1 + md - Th_1 + Th_2 + Th_3 - ab_1 - ab_2 - \dots$
<i>Galerucella</i>	$mx_2 - mx_1 - md + Th_1 + Th_2 - Th_3 - ab_1 - ab_2 - \dots$
<i>lineola</i>	
<i>G. tenella</i>	$mx_2 - mx_1 - md + Th_1 + Th_2 - Th_3 - ab_1 - ab_2 - \dots$
<i>Chalcoides</i>	$mx_2 - mx_1 - md + Th_1 + Th_2 + Th_3 + ab_1 - ab_2 - \dots$

сегменты, выделяющиеся одновременно, соединены знаком «+»; Th_1 , Th_2 , Th_3 — первый, второй и третий грудные сегменты; md — сегмент мандибул; mx_1 , mx_2 — сегменты первых и вторых максилл; ab_1 , ab_2 и т. д. — соответствующие сегменты брюшка.

Своеобразие процесса сегментации у *Oligoneoptera* проявляется также и в том, что перед выделением

сегментов зародышевая полоска некоторых форм образует макросомиты. Макросомиты представляют собой комплексные образования, и в каждом из них выделяется несколько сегментов. Иногда выделению сегментов предшествует провизорная сегментация, причем провизорные сегменты, вероятно, не всегда соответствуют сегментам дефинитивным.

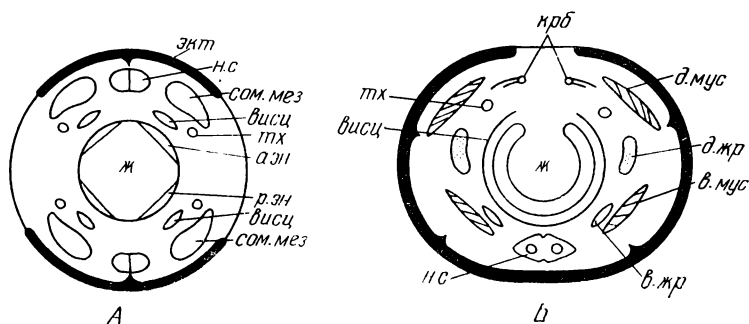
Последующие процессы дифференциации зародышевых листков и органогенезы у большинства *Oligoneoptera* сравнимы с соответствующими явлениями *Paraneoptera* и *Polyneoptera*. Однако органогенезы высших двукрылых весьма своеобразны.

При формировании стомодеума передний зачаток среднекишечного эпителия *Drosophila* погружается внутрь яйца и впоследствии образует две энтодермальные ленты. Эти ленты охватывают желток с обеих сторон и разрастаются к заднему концу эмбриона. При их формировании в желток мигрируют немногочисленные третичные вителлофаги.

Формирующийся проктодеум, упираясь в задний зачаток среднекишечного эпителия и группу первичных половых клеток, приводит к погружению этих зачатков. При этом первичные половые клетки разделяются на две группы. Одна из этих групп, составленная 16 клетками, сохраняет значение полового зачатка и, разделяясь, в свою очередь образует пару восьмиклеточных зачатков гонад.

Другая группа клеток, размножаясь, участвует в формировании вентральной стенки проктодеума. В то же время задний зачаток среднекишечного эпителия так же, как и передний зачаток, образует пару лент, растущих навстречу соответствующим лентам переднего зачатка. После того как эти ленты встречаются друг с другом, они начинают расти в ширину и, окружая поверхность желтка, образуют эпителий средней кишки (рис. 101, А, Б). Однако, у некоторых двукрылых (*Dacus*, *Melophagus*) и некоторых представителей других отрядов (*Neophylax*, *Chrysopa*, *Phylloocta* и др.) желток облекается провизорной оболочкой, которая замещается дефинитивным эпителием лишь к концу эмбриогенеза. Вероятно, провизорная оболочка образуется из вителлофагов. В формировании дефинитивного эпителия средней кишки некоторых двукрылых принимают участие первичные половые клетки.

При рассмотрении процессов дифференциации мезодермы у двукрылых вскрываются весьма существенные черты своеобразия. Например, у *Drosophila* и *Dacus* мезодерма вообще не сегментируется и не образует целомов. Лишь при оформлении мускулатуры отдельные группы мышц распределяются по-сегментно. У комаров, низших представителей отряда двукрылых сегментация проявляется вполне отчетливо, но только в соматической мезодерме, тогда как висцеральная мезодерма остается не сегментированной. Таким образом, в пределах отряда двукрылых можно наблюдать постепенную редукцию целомов и сомитов вообще, которые еще вполне развиты у низших *Oligoneoptera*. Их редукции сопутствует последовательная редукция метамерии нижнего листка, которая у большинства представителей группы проявляется сравнительно поздно, уже после разделения мезодермы и энтодермы. У двукрылых метамерия нижнего листка проявляется еще позже — после разделения висцеральной и соматической мезодермы, и проявляется лишь в соматической мезодерме. Наконец, у высших представителей этого отряда нижний листок утрачивает метамерию полностью. Таким образом, процесс редукции целомов и связанный с ним процесс редукции мезодермальной метамерии, начавшийся у низших *Atelocerata*, завершается у высших двукрылых.

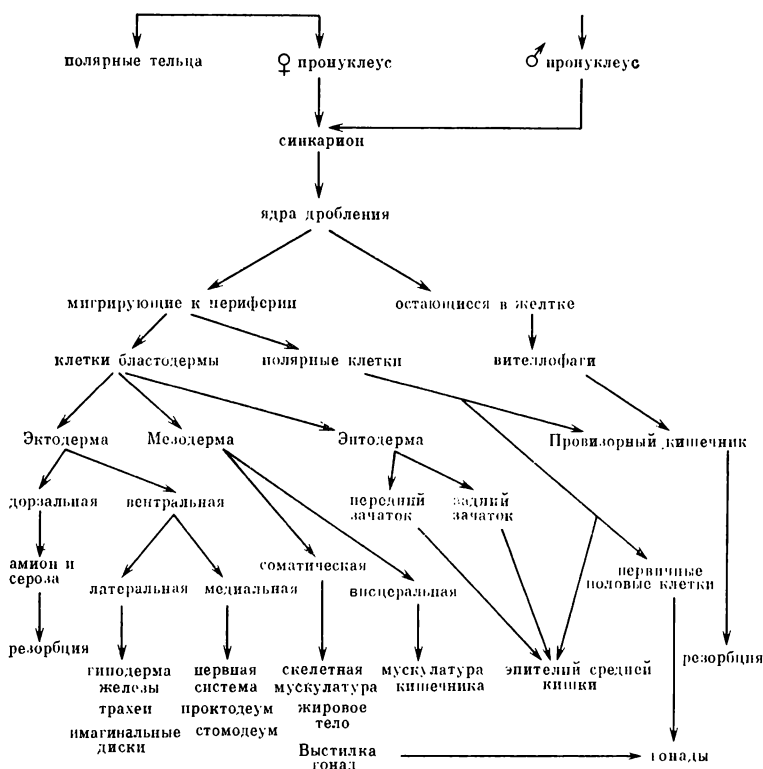


101 Дифференциация мезодермы у *Drosophila* (по Poulson, 1950). А и Б — последовательные стадии:

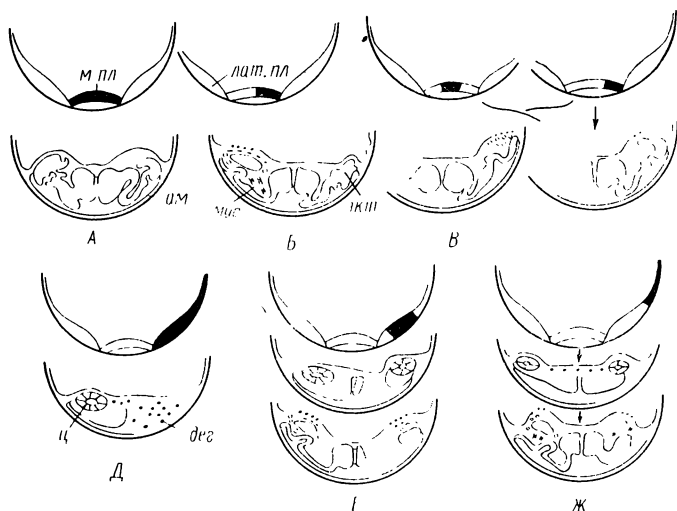
экт — эктодерма, н. с — брюшная нервная цепочка, тх — трахен, висц — висцеральная мезодерма, сом. мез — соматическая мезодерма, а. эн и р. эн — передний и задний зачатки средней кишки, крб — кардиобласты, д. мус и в. мус — дорзальная и вентральная мускулатура, д. жр и в. жр — дорзальное и вентральное жировое тело, ж — желток

Заканчивая описание процессов дифференциации зародышевых листков, уместно привести схему генеалогии клеток и отдельных зачатков в эмбриогенезе *Drosophila* (рис. 102).

Как мы указали выше, органогенезы большинства Oligoneoptera вполне сравнимы, за исключением некоторых деталей, с уже рассмотренными нами органогенезами Paupneoptera и Polyneoptera. Своеобразие органогенезов определяется конкретными взаимоотношениями зародышевых листков друг с другом, взаимоотношениями, которые проявляются особенно отчетливо в эксперименте (рис. 103). Например, при разрушении срединной пластинки, представляющей собой почти целиком



мезодерму, формирующийся эмбрион сетчатокрылого *Chrysopa* оказывается лишенным мезодермальных органов, хотя его эктодерма вполне дифференцирована (рис. 103, А). В эктодерме развиваются нейробласты, оформляются придатки и развиваются другие производные этого зародышевого листка. Они отличаются от нормальных более или менее обширной деформацией, морщинистостью и другими дефектами, обусловленными отсутствием мезодермальной основы. Из этого следует, что мезодерма выполняет 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



- 103** Взаимодействия эктодермы и мезодермы в органогенезах *Chrysopa* (из Weber, 1949). Поврежденные участки зачернены, стрелки указывают на результаты соответствующих повреждений; верхний ряд — повреждения медиальной пластинки (мезодермы), нижний ряд — повреждения латеральных пластинок (эктодермы):

жс — желток, м.пл — медиальная пластинка (мезодерма), лат.пл — латеральные пластинки (эктодерма), ам — амнион, ц — целом, двг — дегенирующие клетки, мус — мускулатура

каркаса. Придатки не расчленяются в отсутствие мезодермы, эктодерма не обрастает желток, а смыкается под ним.

Более ограниченные разрушения срединной пластинки (рис. 103, *Б — Г*), например одной половины (103, *Б*), приводят к соответствующему частичному нарушению в формировании мезодермы, что свидетельствует об ограниченности регуляторных способностей в пределах мезодермального листка. Правда, мезодермальные клетки, оставшиеся неповрежденными, распространяются в латеральном направлении под эктодермой и дифференцируются как латеральные производные мезодермы даже в том случае, если они происходят из срединной области срединной пластинки. Этот факт свидетельствует о том, что способность к распространению под эктодермой сохраняется в мезодерме, но характер дифференциации мезодермы определяется ее положением под эктодермой. Например, если срединные клетки мезодермы оказываются вблизи латерального края эктодермы, то они дифференцируются не в срединный мезодермальный тяж, как при нормальном развитии, а в кардиобласты.

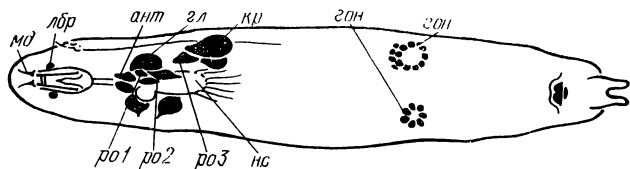
Влияния эктодермы на дифференциацию мезодермы проявляются также при разрушении латеральных пластинок зародышевой полоски, которые представляют собой эктодерму. При разрушении одной из латеральных пластинок (рис. 103, *Д*), клетки мезодермы сохраняют способность перемещаться в латеральном направлении, но не дифференцируются и вскоре дегенерируют. При более ограниченном повреждении латеральной пластинки мезодерма оформляется в уменьшенный целомический мешок, несмотря на то, что количество ее клеток остается прежним. При разрушении латерального края латеральной пластинки (рис. 103, *Ж*) латеральные производные мезодермы — кардиобласты не развиваются, а при разрушении медиального края латеральной пластинки (рис. 103, *Е*) не развиваются медиальные производные мезодермы.

Из этого следует, что эктодерма насекомых определяет формообразование в мезодерме, но не наоборот, как у амфибий и других позвоночных животных. Различия взаимоотношений зародышевых листков у насекомых и у позвоночных, вероятно, связано с тем, что план строения этих организмов и их развитие радикально различны. Например, формирующиеся зародыши позвоноч-

ных обращены к желтку вентральной стороной тела, а зародыши насекомых — дорзальной.

Постэмбриональное развитие *Oligoneoptera* имеет характер полного превращения. При полном превращении вылупляющаяся из яйца личинка мало похожа на взрослое насекомое и преобразуется в него не постепенно от возраста к возрасту, а в результате гистолитического метаморфоза на стадии куколки. При этом личиночные органы подвергаются распаду и заменяются органами взрослого насекомого, развившимися из скоплений недифференцированных клеток — имагинальных дисков (рис. 104). Например, у двукрылых, перепончатокрылых, бабочек и жуков в ходе гистолитического метаморфоза разрушаются кишечник, гиподерма, жировое тело и мускулатура личинки. Только нервная и кровеносная системы остаются относительно неизменными, все остальное заменяется соответствующими органами взрослого насекомого.

Гистолитический метаморфоз складывается из гистолиза, или разрушения тканей и органов, и гистогенеза, или образования из имагинальных дисков новых органов и тканей. Процессы гистолиза включают фагоцитоз, лиоцитоз и автолиз. При фагоцитозе кровяные клетки — гемоциты проникают в подлежащие распаду ткани и, захватывая псевдоподиями их фрагменты, переваривают их в своей цитоплазме. Наряду с фагоцитозом гемоциты выделяют ферменты и способствуют внеклеточному перевариванию тканей личинки или лиоцитозу. В то же время происходит автолиз или самопереваривание тканей. Образовавшиеся при лиоцитозе и автолизе продукты распада так же, как и отдельные фрагменты тканей, усваиваются ге-



104 Имагинальные диски у *Drosophila* (по Bodenstein, 1950):

мд — мандибулы, н. с. — нервная система, лбр, ант, ро 1—3, гл, кр, гон — имагинальные диски лабрума, антенн, первых, вторых и третьих ног, глаз, крыльев, полового аппарата

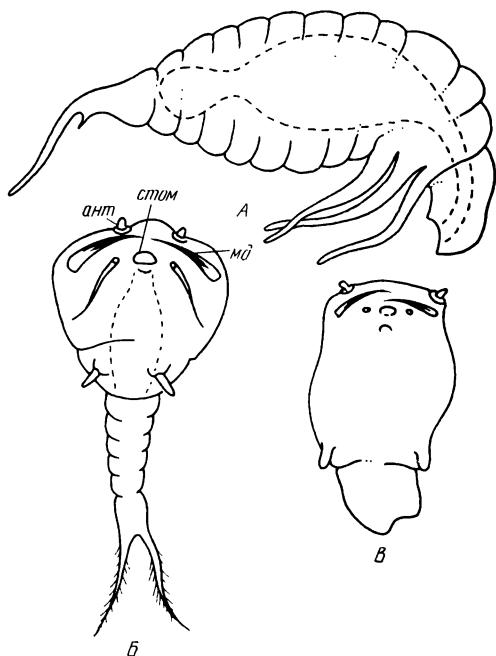
моцитами и при их помощи разносятся по всему телу. Полагают, что у высших двукрылых в процессах гистологиза преобладает фагоцитоз, а у бабочек, комаров и жуков — автолиз.

Источником пластических веществ для гистогенеза служат продукты распада тканей личинки, усвоенные гемоцитами. Из гемоцитов эти продукты переходят к клеткам имагинальных дисков, которые начинают интенсивно размножаться и дают начало органам взрослого насекомого. Имагинальные диски обособляются в течение жизни личинок, а у высших двукрылых — на ранних стадиях эмбриогенеза. До наступления стадии куколки имагинальные диски сохраняются относительно неизменными, но с наступлением метаморфоза начинают усиленно расти и выворачиваются под кутикулу куколки.

У вислокрылок, верблюдок и сетчатокрылых — относительно примитивных представителей *Oligoneoptera*, преобразования в течение метаморфоза более ограничены, чем у жуков, бабочек, перепончатокрылых и мух. По своему объему метаморфоз ручейников и скорпионовых мух занимает промежуточное положение. Таким образом, в пределах группы *Oligoneoptera* отмечается тенденция к углублению преобразований, которой соответствует углубление различий между личинками и взрослыми формами. В связи с этим возникает вопрос об исходном типе постэмбриональных превращений *Oligoneoptera*, о природе личинок этих форм и стадии куколки.

Рассматривая формирование полного превращения у *Paraneoptera*, мы отметили, что оно возникает на основе неполного превращения в результате специализации и морфологического упрощения нимф. Однако насколько применимо это заключение к *Oligoneoptera*, насколько личинки этих форм являются «оличиненными нимфами»? В качестве возможных причин упрощения нимф до личинок сторонники нимфального происхождения личинок *Oligoneoptera* выдвигают различные экологические факторы, например влияние охлаждения в период пермского оледенения или влияние обитания в тесных пространствах и т. п.

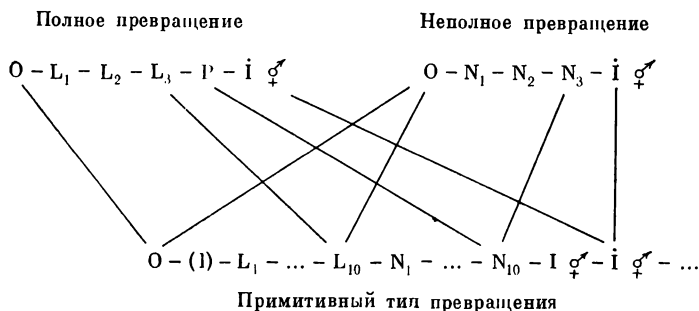
Иная точка зрения на происхождение личинок *Oligoneoptera* была выдвинута А. Берлезе и И. И. Ежиковым при сопоставлении личинок не с нимфами насекомых, развивающихся по типу неполного превращения, а с их



105

Дезэмбрионизованные личинки паразитических перепончатокрылых (по разным авторам). *A* — *Cotonaspis*; *Б* — *Synopeas*; *В* — *Platygaster*:

ант — антенны, *стом* — ротовое отверстие, *мд* — мандибулы



эмбрионами. Согласно этому мнению, личинка насекомых с полным превращением представляет собой «преждевременно вылупившегося из яйца эмбриона». Примеры преждевременного вылупления, или дезэмбрионизации, особенно разительны у паразитических перепончатокрылых, личинки которых обитают в теле хозяина или в его яйцах (рис. 105). Например, у наездника *Synopeas* из яйца вылупляется «циклопоидная личинка», имеющая еще не полный набор сегментов тела. В еще большей степени упрощены личинки *Platygaster*, представляющие собой преждевременно вылупившихся эмбрионов, которые в связи с необходимостью самостоятельного питания развивают кишечник, глотку и мандибулы. Остальные органы личинок такого типа остаются неразвитыми длительное время. Однако вряд ли возможно применить гипотезу происхождения личинки в результате дезэмбрионизации к свободноживущим представителям группы *Oligoneoptera*. Реальнее признать, что и полное, и неполное превращение сформировались из примитивных типов постэмбриогенеза, отличающих поденок и щетинохвосток. Эта точка зрения, развитая А. А. Захваткиным, наиболее полно соответствует фактам и предполагает гомологии, схема которых приведена на рис. 106.

Как следует из этой схемы, личинки насекомых с полным превращением соответствуют личиночным стадиям постэмбриогенеза примитивного типа. У насекомых с неполным превращением стадии развития, соответствующие личиночным, проходятся в эмбриогенезе, а нимфы остаются гомологичными нимфальным стадиям прототипа. Фаза куколки соответствует нимфальным стадиям примитивного превращения, конденсированным до одной стадии. Таким образом, и полное и неполное превращение насекомых выводится из более примитивного состояния, отдельные черты которого обнаруживаются в постэмбриогенезах щетинохвосток и поденок.

ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗОВ НАСЕКОМЫХ

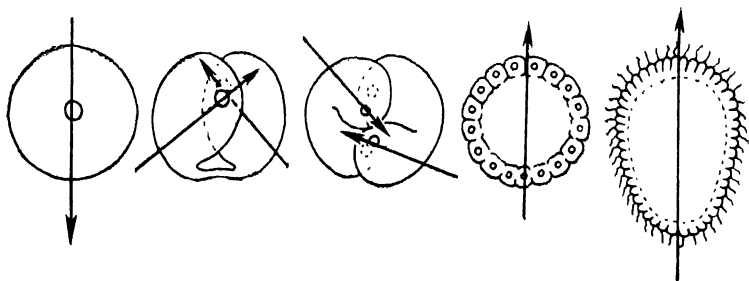
Разделяя мнение о колониальном происхождении многоклеточных, следует признать, что онтогенез Metazoa гомологичен не онтогенезу Protozoa (т. е. развитию отдельной одноклеточной особи), а жизненному циклу, образованному чередованием последовательных поколений одноклеточных индивидов. Из этого следует, что процессы дифференциации клеток в онтогенезе Metazoa и особой в жизненном цикле Protozoa существенно различны. У простейших дифференцируются особи последовательных поколений, и отдельные акты дифференциации чередуются во времени на протяжении жизненного цикла. У многоклеточных после ряда последовательных делений дробления яйца образуется большое число дифференцирующихся клеток, принадлежащих одному поколению. Здесь нет чередования отдельных актов дифференциации и, противопоставляя состояние Metazoa состоянию Protozoa, уместно говорить о дифференциации однородной и многочисленной популяции клеток или же о дифференциации отдельных особей последовательных поколений.

Выведение онтогенеза Metazoa из жизненного цикла Protozoa допускается признанием соответствия между оогенезом и гипертрофической дистомией и между палинтомией и дроблением яйца. Исходная одноклеточная особь или же яйцо многоклеточного испытывает гипертрофический рост, не прерываемый делениями, и увеличивается в сотни и тысячи раз. Этот период гипертрофической дистомии или оогенеза сменяется серией после-

довательных делений, в ходе которых образующиеся потомки прогрессивно мельчают и, не успевая дифференцироваться, приступают к делениям в свою очередь, пока не достигнут размеров исходной не гипертрофированной клетки (палинтомия или дробление яйца).

В исходных и еще не вполне установившихся онтогеназах низших Metazoa проявляются черты их протозойной палинтомической природы (рис. 107). Наличие градиентов полярности у отдельных бластомеров и их эквипотентность — не что иное, как сохранившиеся черты индивидуальности одноклеточных организмов, еще не преодоленные интеграционными свойствами «сверхиндивидуальности» многоклеточного. О слабости интеграции низших Metazoa свидетельствуют также обширные перемещения бластомеров и компонентов яйца при цитотомии, отсутствие единых плоскостей делений, рассекающих яйцо в трех измерениях пространства, разнообразие форм дробления и соотношений осей полярности ооцита с полярностью бластулообразной личинки.

Говоря об интеграционных свойствах онтогенеза многоклеточных, следует обратиться к явлению полярности яйца многоклеточного, как к выражению этих свойств. Обеспечивая согласованность процессов развития в различных частях зародыша при участии большого числа однородных клеток, полярность яйца многоклеточного является тем новым фактором дифференциации, который отличает онтогенез Metazoa от жизненного цикла простейших. Существенно, что именно у низших Metazoa на фоне еще не установившихся отношений полярности ооцита и бластулы проявляются отдельные черты па-



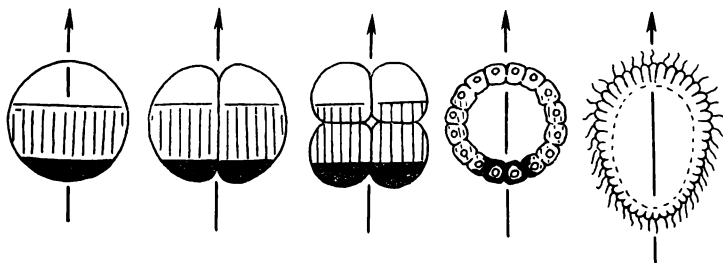
107 Эмбриогенез низших Metazoa, допускающий проявления черт индивидуальности бластомеров (градиенты полярности отмечены стрелками), которые подавляются на более поздних стадиях

линтомической природы дробления. Очевидно, что полярность яйца — этот новый фактор дифференциации, еще недостаточно развит в эмбриогенезах низших Metazoa и его недостаточное развитие допускает проявление черт протозойной индивидуальности бластомеров.

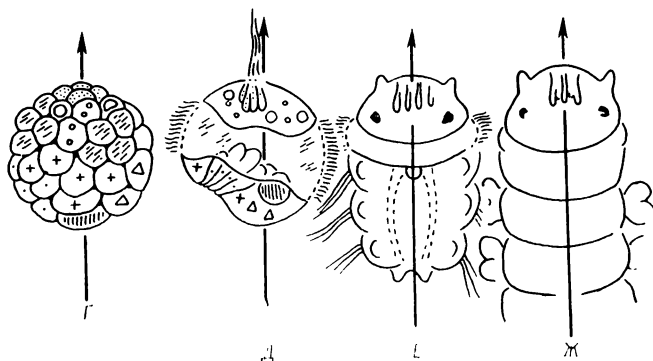
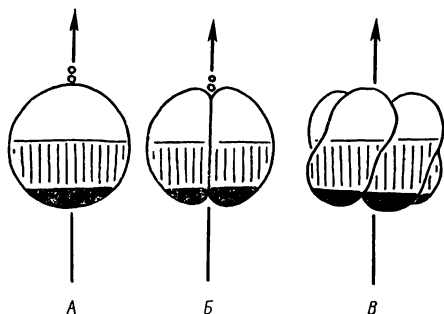
Последующие преобразования и совершенствование эмбриогенезов приводят к стабилизации отношений полярности, к подавлению черт протозойной индивидуальности бластомеров и палинтомической природы дробления (рис. 108). Проявляется это в ограничении подвижности компонентов яйца при цитотомии и в более компактном расположении бластомеров, в ограничении разнообразия форм дробления и в оформлении единых плоскостей делений, рассекающих яйцо в трех измерениях пространства. Установление протаксонных осевых отношений и анимально-вегетативного градиента в распределении компонентов яйца обеспечивает дроблению участие в сегрегации ооплазмы; «разнокачественность» экваториального деления, рассекающего градиент на анимальную и вегетативную половины, приводит к ранней дифференциации бластомеров и соответствующему ограничению их потенций. Все это свидетельствует об усилении интеграции онтогенеза многоклеточных и прослеживается во всех группах животных. В избранном нами морфологическом ряду первичноротых данные преобразования завершаются оформлением детерминированного дробления спирального типа (рис. 109).

Резкая детерминированность, постоянство и морфологическая правильность спирального дробления связана с тем, что оно участвует в сегрегации и распределении компонентов яйца. Оформляющиеся бластомеры представляют собой зачатки определенных органов личинки трохофоры, и расположение этих зачатков, достигнутое в ходе дробления, соответствует расположению формирующихся из них органов.

Мы обращаемся к онтогенезу Polychaeta как к общему прототипу онтогенезов членистоногих животных, будь то онтогенезы ракообразных, хелицеровых, морских пауков или многоножек и насекомых. Каждой крупной группе членистоногих свойственны в исходном состоянии черты спирального дробления, свободные или эмбрионизованные стадии, сравнимые с трохофорой или метатрохофорой, анаморфный характер постэмбриональных превращений и многое другое. Эти черты сближают



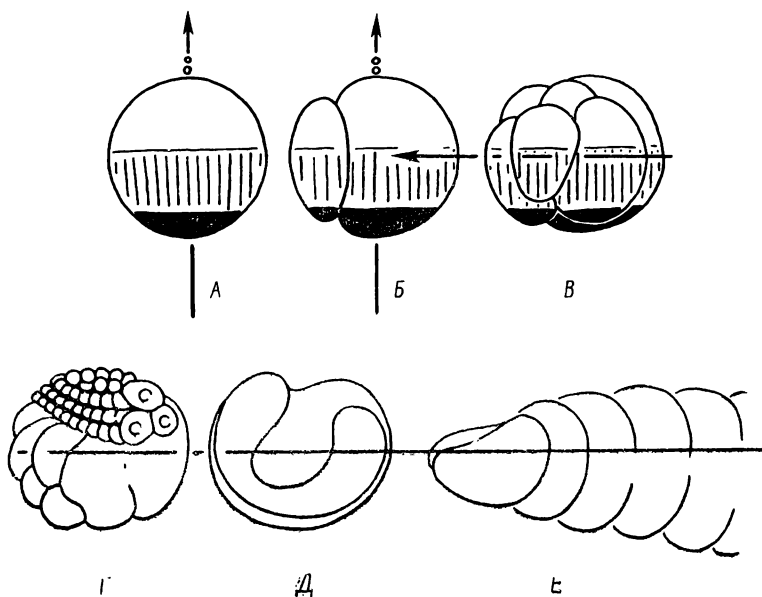
- 108** Протаксонный эмбриогенез низших Metazoa, сопровождающийся «равнокачественностью» меридиональных и «разнокачественностью» экваториальных делений



- 109** Протаксонный эмбриогенез низших кольчатых червей (А — Г), завершающийся построением трохофоры (Д), которая впоследствии преобразуется в метатрохофору (Е) и далее — во взрослого червя (Ж); А — яйцо; Б — «равнокачественное» и В — «разнокачественное» деления гомоквадрантного дробления; Г — бластула с оформившимися в ходе дробления зачатками отдельных органов

членистоногих разных групп с кольчатыми червями, что позволяет говорить о единстве развития всех членистых животных (Articulata). Однако сходство все же не является полным, и мы не можем проследить преобразования онтогенезов Polychaeta в онтогенезы Arthropoda с надлежащей полнотой. Онтогенезы даже самых примитивных современных членистоногих все же более видоизменены по сравнению с прототипом, чем онтогенезы высших кольчатых червей. Поэтому прежде чем обсудить своеобразие онтогенезов членистоногих, выделим некоторые тенденции в эволюционных преобразованиях онтогенезов кольчатых червей (рис. 110):

1. Эмбрионизация трохофоры и последовательная редукция ее органов, за исключением тех, которые участвуют в построении тела червя (т. е. микромеров I квартета и производных соматобластов 2*d* и 4*d*).



- 110** Плагиаксонный эмбриогенез высших кольчатых червей. А — яйцо; Б — «разнокачественное» меридиональное деление, плоскость которого проходит в стороне от исходной оси полярности яйца; В — бластула; Г — телобластический органогенез; ленты клеток, отпочковывающихся от телобластов, впоследствии смещаются к вегетативному полюсу (Д); Е — сформированный червь

2. Гипертрофия соматобластов и соответствующее возрастание гетероквадрантности дробления за счет увеличения *D*-квадранта.

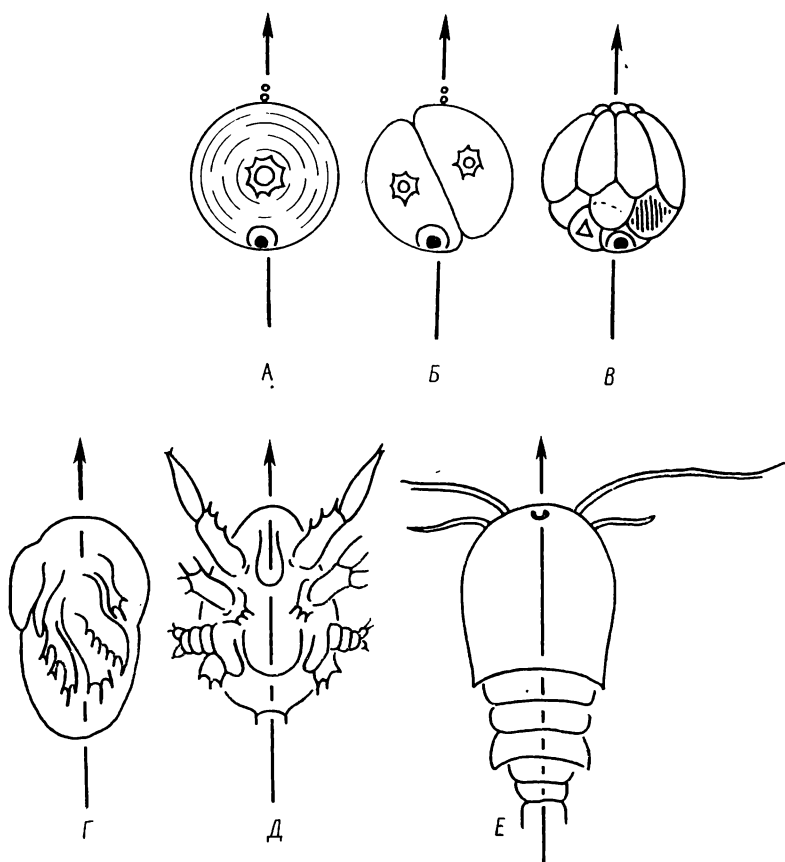
3. Замещение протаксонии на плагиаксонию, связанное с возрастанием гетероквадрантности и обогащением яиц желтком.

В преобразованиях онтогенезов современных членистоногих отмечаются уже иные тенденции. Все же некоторые данные позволяют предполагать, что и членистоногие испытали те же самые преобразования, которые регистрируются у современных кольчатых червей. Например, сохранение протаксонии у некоторых низших Crustacea (рис. 111) наряду с более обычным плагиаксонным соотношением осей (рис. 112) свидетельствует о сходстве преобразований онтогенезов ракообразных и кольцецов. В других группах членистоногих протаксония вообще не отмечена, но вряд ли это свидетельствует о том, что их плагиаксония унаследована от высших кольчатых червей. Реальнее признать, что унаследована тенденция к формированию плагиаксонии, а не сама плагиаксония. Напомним, что формирование плагиаксонии у кольчатых червей связывается и с эмбрионизацией, и с возрастанием гетероквадрантности. Однако примеры гетероквадрантности дробления, отмеченные у некоторых ракообразных, не вполне соответствуют гетероквадрантности дробления у Polychaeta. Гетероквадрантность дробления у ракообразных связывается с обогащением *D*-квадранта желтком, а не активной плазмой, как у кольчатых червей.

О сходстве эволюционных преобразований онтогенезов членистоногих и Annelida свидетельствует положение полярных телец в стороне от формирующихся борозд делений (см. рис. 110, *Б* и рис. 111, *Б*). Данное положение полярных телец определяется расхождением плоскостей делений с исходной осью полярности яйца и помимо членистоногих отмечается при резко выраженной гетероквадрантности дробления высших кольчатых червей. Правда, тотальное дробление членистоногих, как правило, равномерно, но положение полярных телец указывает на утраченную гетероквадрантность.

Таким образом, в преобразованиях эмбриогенезов членистоногих, вероятно, осуществлялись следующие состояния: исходное недетерминированное дробление — детерминированное гомоквадрантное дробление спираль-

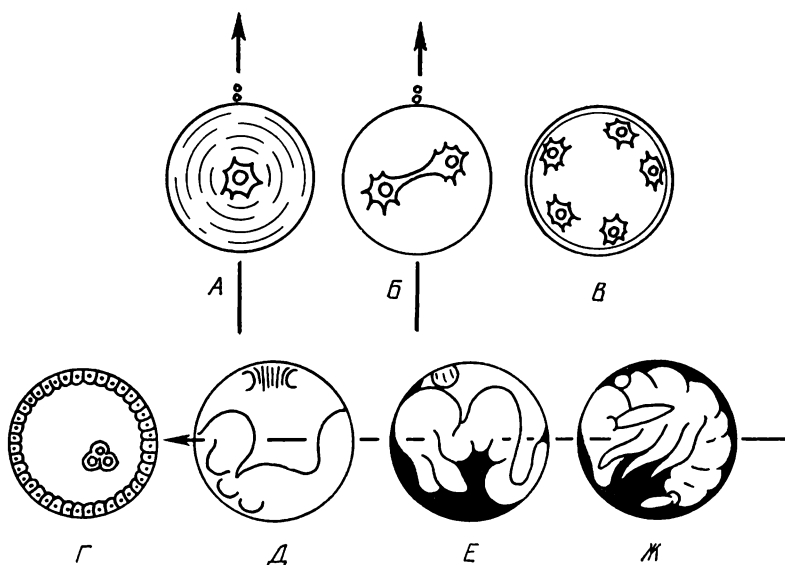
ного типа — детерминированное гетероквадрантное
дробление — вторично равномерное недетерминирован-
ное дробление



- 111** Протаксонный эмбриогенез низших членистоногих. А — центролецитальное яйцо, на вегетативном полюсе которого расположена оосома; Б — первое меридиональное деление, плоскость которого расходится с исходной осью полярности яйца; В — бластула, образованная клетками эктодермы и первичными мезодермальной (помечено треугольником), энтодермальной (заштрихована) и половой (с оосомой) клетками; Г — формирующийся и Д — сформированный науплиус, впоследствии преобразующийся во взрослую форму (Е)

Равномерное дробление яиц характерно для членистоногих, но не исчерпывает реального разнообразия вариантов. Наряду с равномерным встречается и поверхностное, и дискоидальное, и в той или иной мере неравномерное дробление. В некоторых случаях отмечается индивидуальная изменчивость форм дробления. Сопоставляя разнообразие дробления у членистоногих с постоянством и морфологической точностью дробления спирального типа, можно прийти к выводу об изменении роли дробления в онтогенезе. Если у кольцесцов с дроблением связана функция сегрегации ооплазмы и необходимость точного исполнения этой функции определяет точность и постоянство форм цитотомии, то у членистоногих дробление теряет связь с сегрегацией.

Данный вывод подтверждается экспериментально: нарушение форм цитотомии не препятствует формированию нормальных личинок у членистоногих, но приводит



112 Плагиаксонный эмбриогенез низших Atelocerata. А — центролецитальное яйцо; Б, В — стадии поверхностного дробления; Г — бластула (перибластула); Д — формирующаяся зародышевая полоска; Е — вентральное изгибание; Ж — завершение эмбриогенеза

к соответствующим нарушениям у кольчатых. Вероятно, сегрегация ооплазмы у членистоногих завершается до начала дробления, в ходе оогенеза, и дробление, освободившись от исполнения этой функции, обретает изменчивость, не ограниченную требованиями сегрегации. Лучшим доводом в пользу этого мнения является реальное разнообразие форм дробления и возможность индивидуальной изменчивости этого процесса.

Таким образом, нарушение связи между цитотомией и сегрегацией ооплазмы является первым этапом на пути преобразования спирального дробления кольчатых в дробление, свойственное членистоногим. Вероятно, следующим этапом в преобразованиях дробления яиц членистоногих является утрата связи между цитотомией и делениями ядер. Выпадение отдельных актов цитотомии при продолжающихся делениях ядер приводит к формированию поверхностного дробления. Данная тенденция прослеживается во всех группах членистоногих, в том числе и у *Atelocerata*, где мы можем выделить последовательные этапы ее развития. Развитие поверхностного дробления в разных группах членистоногих животных, не связанных друг с другом непосредственными родственными отношениями, — пример параллельного преобразования онтогенезов и свидетельство общности эволюционных тенденций. Вероятно, и насекомые испытали сходные преобразования форм дробления, и этому предположению соответствует сходство онтогенезов низших насекомых — *Collembola* с онтогенезами многоножек и членистоногих других групп.

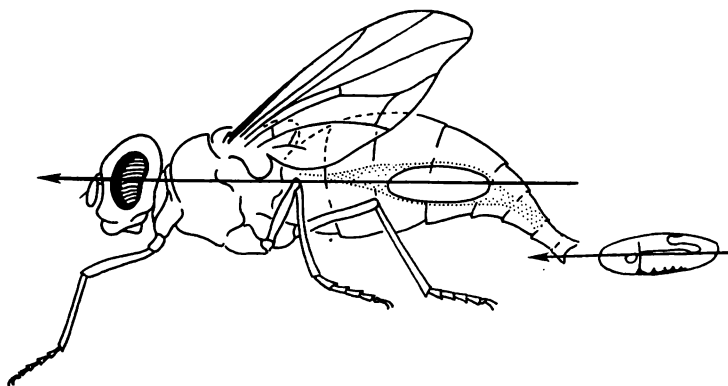
Онтогенезы многоножек, форм, наиболее близких к насекомым, обнаруживают много общих черт с онтогенезами ракообразных, хелицеровых и морских пауков. Наиболее существенные из этих черт — центролецитальность яиц, положение полярных телец, разнообразие форм дробления (в исходном состоянии полного со следами спиральности, а в состоянии производном — поверхностного), плагиаксонное соотношение осей, оформление эмбриональной фракции в виде зародышевой полоски, анаморфное постэмбриональное развитие и его частичная эмбрионизация. Некоторые из этих черт, например следы спиральности в дроблении и анаморфоз, унаследованы от кольчатых червей, другие же приобретены самостоятельно и являются параллелизмами. Примерами параллелизмов могут считаться плагиаксония,

центролецитальность яиц, равномерность дробления, постепенно преобразующегося в дробление поверхностное, оформление зародышевой полоски и др. Однако все эти черты сходства не заслоняют своеобразия каждой группы членистоногих животных.

Наряду с чертами, общими для всех членистоногих, низшие *Atelocerata* — многоножки сближаются друг с другом и противопоставляются членистоногим других групп большей меробластичностью развития, преобразованием зародышевой полоски в недифференцированное зародышевое пятно, вентральным изгибанием оформляющего зародыша посредством развития специальной борозды, некоторой редукцией целомов и целомадуктов, усилением развития эктодермальных частей кишечного и полового тракта, неличиночным типом развития и более глубокой эмбрионизацией анаморфоза. Вероятно, что некоторые из этих признаков объясняются общностью происхождения многоножек разных классов, другие же — примеры параллелизма.

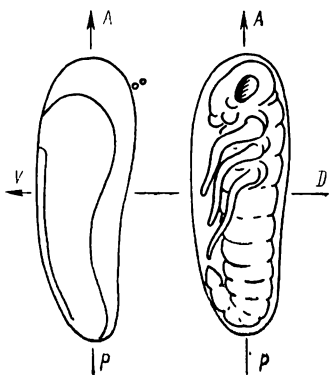
Теперь обратимся к онтогенезам насекомых и, учитывая изложенное, попытаемся найти для них сравнительно-морфологическое объяснение. Напомним, что среди всех относимых к насекомым организмов только *Collembola* сохранили полное дробление яиц и многие другие признаки, сближающие их онтогенезы с онтогенезами низших *Atelocerata* — многоножек. В этом отношении *Collembola* настолько близки многоножкам, что некоторые исследователи считают их неотеническими многоножками и выводят за пределы класса насекомых.

Обсуждение онтогенеза насекомых уместно начать с вопроса о проморфологии их яиц и ее соответствии проморфологии яиц нижестоящих форм. По этому поводу высказано несколько мнений. Согласно первому, известному как «правило Алле», продольная ось эллиптического яйца насекомых соответствует главной оси тела формирующегося в нем существа и совпадает по направлению с главной осью тела материнского организма. Основываясь на этом правиле (рис. 113), эмбриогенезы насекомых можно было бы признать протаксонными. Впрочем, во времена Алле (в конце прошлого века) иного соотношения осей, кроме протаксонного, известно не было, и в эмбриологии укрепилась традиция именовать стороны и полюсы яйца насекомых по положению в нем сформированной личинки.



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

Вторая точка зрения принадлежит О. М. Ивановой-Казас, и ее суть сводится к признанию дорзальной стороны яйца — анимальным полюсом, а вентральной стороны — полюсом вегетативным (рис. 114). Таким образом, эмбриогенезы насекомых плагиаксонны, и это мнение обосновывается положением полярных телец на дорзальной стороне яйца и сосредоточением процессов формообразования на вентральной стороне. Такие отношения типичны для насекомых, но вряд ли могут быть признаны исходными.



114

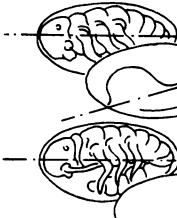
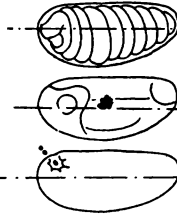
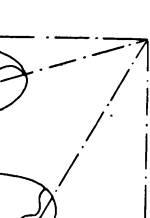
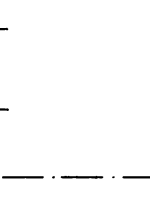
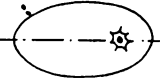
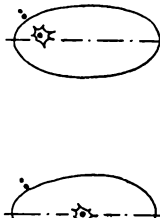
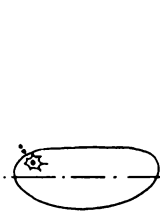
Стороны и полюсы яйца, определяемые по положению в нем сформированной личинки. $A - P$ — передне-задняя ось; $D - V$ — дорзо-вентральная ось, соответствующая, по О. М. Ивановой-Казас, анимально-вегетативной оси

Признавая исходную плагиаксонность эмбриогенезов насекомых, мы полагаем, что продольная ось эллиптического яйца насекомых соответствует пересечению плоскостей двух первых меридиональных делений тотально дробящихся яиц членистоногих. Напомним, что у низших *Atelocerata* и членистоногих других групп линия, образованная пересечением плоскостей меридиональных делений, не соответствует исходной оси полярности, отмеченной положением полярных телец, и это состояние свидетельствует об утраченной гетероквадрантности. Положение полярных телец на дорзальной стороне и вблизи переднего полюса эллиптического яйца насекомых соответствует этому допущению, а исходная плагиаксонность проявляется в положении дифференцирующейся зародышевой полосы на заднем полюсе (рис. 115).

Действительно, в эмбриогенезах примитивных представителей каждой крупной группы насекомых отмечаются именно эти отношения. Формирование зародышевой полосы на заднем полюсе яйца отмечено у *Thysanura* (*Machilis*, *Petrobius*, *Thermobia*), всех исследованных *Ephemeroptera* из группы *Palaeoptera*, *Plecoptera*, *Isoptera* и некоторых *Orthoptera* из группы *Polyneoptera*, *Thysanoptera* и некоторых *Hemiptera* из группы *Paraneoptera* и, наконец, у *Mecoptera* и *Trichoptera* из группы *Oligoneoptera*. Таковы исходные отношения.

Последующие преобразования эмбриогенезов насекомых разветвляются параллельно у *Thysanura*, *Palaeoptera*, *Polyneoptera*, *Paraneoptera* и *Oligoneoptera* и приводят к формированию именно тех отношений, на которых основывается точка зрения О. М. Ивановой-Казас. Формирующаяся зародышевая полоска располагается на вентральной стороне яйца, и ее продольная ось образует острый угол с продольной осью яйца.

Наконец, как завершение этой тенденции, формируются отношения, характерные для самых совершенных насекомых — высших *Diptera* и высших *Hymenoptera*: продольная ось формирующейся зародышевой полосы совпадает с продольной осью яйца. Такое соотношение осей могло бы быть названо протаксонным, но коль скоро термин протаксония означает «первичноосность», то для характеристики вторичного состояния высших насекомых уместен термин «ортаксония» (прямоосность). Таким образом эволюцию осевых отношений

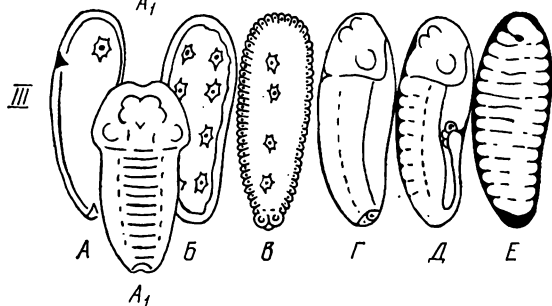
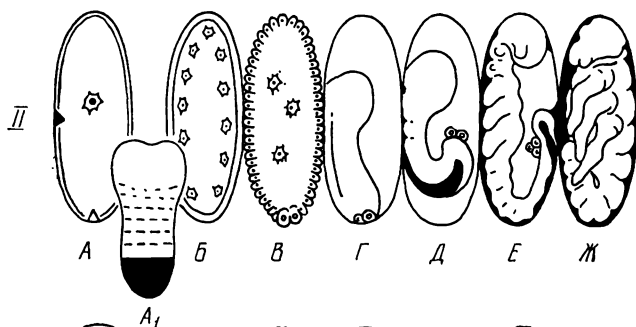
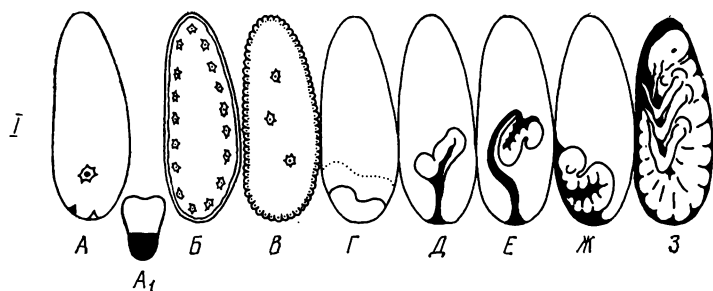
ядро яйца - полярные тельца - морфологические оси	Ортоксаксония	Типичные отношения	Ортоксаксония
Плагиаксаксония			
Протаксаксония			
Протаксаксония			

В эмбриогенезах насекомых можно представить как постепенную регуляцию исходного плагиаксонного положения зародышевой полоски и формирование ортаксонии.

Онтогенетический смысл данных преобразований определяется тем, что окончательное положение зародыша не зависит от первоначального положения образующейся зародышевой полоски. В том случае, если зародышевая полоска возникает на заднем полюсе яйца, она смещается на его вентральную сторону и уже из этого положения приступает к обрастанию желтка. При исходно вентральном положении зародышевой полоски ее смещения более ограничены, а при ортаксонии вообще отпадает надобность в подобных смещениях. Поэтому ортоксонные эмбриогенезы более совершенны, чем эмбриогенезы большинства насекомых, а тем более примитивных представителей класса. Вероятно, что выход зародышевой полоски на вентральную сторону яйца вне зависимости от ее первоначального положения — своего рода приспособление к обрастанию эллиптической массы желтка по кратчайшему пути.

В соответствии с последовательностью состояний в развитии осевых отношений можно выделить четыре типа эмбриогенезов насекомых, а именно: плагиаксонные (перекрестноосные: *Collembola* и *Diplura*), ортоплагиаксонные (прямоперекрестноосные: примитивные представители подотделов класса), типичные (большинство насекомых) и ортаксонные (высшие *Diptera* и высшие *Hymenoptera*).

Следующей общей тенденцией в преобразованиях эмбриогенезов насекомых является пополнение морфогенетических потенциалов периплазмы. Периплазма, или свободный от желточных включений периферический слой плазмы, — весьма характерный компонент яйца насекомых. У примитивных представителей класса периплазма не развита (рис. 116, I, A), но в ходе деления ядер, постепенно расходящихся к периферии, она постепенно утолщается и становится вполне отчетливой (рис. 116, B) (*Collembola*, *Diplura*, *Ephemeroptera* и многие *Polyneoptera*). У подавляющего большинства насекомых периплазма вполне развита до начала дробления (рис. 116, II, A), а у высших представителей класса она достигает значительной толщины уже в ходе оогенеза (рис. 116, III, A).



116 Морфогенетические «типы яйца». *I* — тип «короткого зародыша»; *II* — тип «полудлинного зародыша»; *III* — тип «длинного зародыша»; *A* — яйцо (зачерненный треугольник — «центр дифференциации», светлый треугольник — «центр активации»); *A*₁ — состав преформированной зародышевой полоски (зона нарастания зачернена, зоны отдельных сегментов тела разделены пунктиром); *B* — поверхностное дробление, оформление или утолщение периплазмы; *B* — формирование бластодермы; *Г* — формирование зародышевой полоски в соответствии с состоянием преформации; *Д* — *З* — бластокинезы

С периплазмой связывается представление о детерминированности эмбриогенезов насекомых, так как во взаимодействии с ней дифференцируются вышедшие на периферию яйца недифференцированные ядра дробления (рис. 116, *I, A*; *II, A*). На основе разного рода экспериментов, проведенных Ф. Зейделем, Г. Краузе и их учениками, было сформулировано понятие типа яйца насекомых и его морфогенетических потенций, реализующихся при формировании зародышевой полосы. Различают тип «короткого зародыша» и тип «длинного зародыша». Повреждая различными средствами периплазму или дифференцирующиеся во взаимодействии с ней клетки бластодермы, удается установить полноту состава формирующейся позднее зародышевой полосы. Этот состав определяется взаимодействием центра активации и центра дифференциации или же «антогонистическими полярными влияниями» (см. гл. V и гл. VII).

При типе «короткого зародыша» оформляющаяся зародышевая полоска образована головными долями и зоной нарастания сегментов тела, тогда как сами сегменты развиваются из этой зоны постепенно в ходе эмбриогенеза (рис. 116, *I, A*). В периплазме яйца преформированы только эти отделы зародышевой полосы, и поэтому невозможно повредить какой-либо определенный сегмент. При типе «длинного зародыша», повреждая периплазму, можно вызвать нарушение развития совершенно определенного и любого сегмента, так как здесь наряду с головными долями преформированы отдельные сегменты тела (рис. 116, *III, A₁*). Оформляющаяся зародышевая полоска имеет полный состав сегментов и не содержит зоны образования сегментов, так как последние уже предобразованы. Между обоими типами существует плавный переход и, например, можно выделить тип «полудлинного зародыша», при котором в оформляющейся зародышевой полоске наряду с головными долями присутствует материал челюстных сегментов и сегментов грудного отдела (рис. 116, *II, A₁*). В этом случае потенции зоны нарастания сокращаются, и лишь брюшные сегменты зародышевой полосы формируются за счет ее деятельности.

Переход от типа «короткого зародыша» к типу «длинного зародыша» или, что то же самое, пополнение морфогенетических потенций периплазмы, — одна из ведущих тенденций в преобразованиях онтогенеза насеко-

мых. Характерно, что ортоплагиаксонному соотношению морфологических осей соответствует тип «короткого зародыша», ортаксонии — тип «длинного зародыша», а типичное соотношение осей сопутствует переходным состояниям между крайними типами яиц.

Совпадение выделенных на основе проморфологических соображений типов эмбриогенеза с морфогенетическими типами яйца вряд ли случайно и, вероятно, определяется взаимодействием соответствующих тенденций, именно — тенденции к формированию ортаксонии и тенденции к пополнению состава зародышевой полосы. Реальным проявлением этих взаимодействий являются преобразования бластокинезов, т. е. всех тех перемещений, которые испытывает зародышевая полоска внутри яйца (рис. 117).

Бластокинезы начинаются с момента концентрации бластодермы в зародышевую полоску и заканчиваются выходом зародышевой полосы на вентральную сторону яйца.

При плагиаксонии бластокинезы ограничиваются формированием вентрального изгиба и соответствующим сворачиванием зародышевой полосы на вентральную сторону. Впоследствии положение зародышевой полосы остается неизменным, но она несколько удлиняется и нарастает своими краями на округлую массу желтка.

При ортоплагиаксонии наряду с вентральным изгибом, борозда которого проходит в области передних сегментов брюшка, отмечаются очень сложные и громоздкие перемещения зародышевой полосы, сопровождающиеся ее переворотами, вращениями и погружением в глубь желтка. Однако, несмотря на эти перемещения, зародышевая полоска выходит на вентральную сторону яйца и приступает к обрастанию эллиптической массы желтка по ее короткой оси. Таким образом, исходная плагиаксония дополняется еще одним поворотом развивающегося зародыша, и возникает ортоплагиаксония. В соответствии с «короткозародышевым» типом яйца зародышевая полоска значительно удлиняется в ходе бластокинезов.

При типичном соотношении морфологических осей борозда вентрального изгиба проходит вблизи заднего конца зародышевой полосы. Расположенная на вентральной стороне яйца зародышевая полоска испытыва-

Типы оогенеза	Осевые отношения		Бластокинезы	Морфогенетические типы
				тип длинного зародыша
				
				тип полудлинного зародыша
				
				тип короткого зародыша
				

ет ограниченные перемещения, которые выражены тем слабее, чем более полон ее сегментарный состав, т. е. чем ближе она к типу «длинного зародыша».

Наконец, при ортаксонии оформляющаяся зародышевая полоска не меняет своего положения относительно массы желтка и лишь слегка удлиняется. Борозда вентрального изгиба смещается еще далее назад и, выходя за пределы зародышевой полоски, ограничивает ее от задней складки зародышевых оболочек.

Преобразования бластокинезов вполне соответствуют последовательности типов эмбриогенеза и типов яйца и определяются взаимодействием ряда тенденций. Для того чтобы представить эти взаимодействия наглядно, следует выделить два главных типа бластокинезов, а именно: ориентационные и конституционные бластокинезы.

Ориентационные бластокинезы обуславливаются необходимостью регуляции исходного положения зародышевой полоски и выражены тем сильнее, чем большее расстояние приходится преодолевать ей до выхода на вентральную сторону яйца. Однако если бы перемещения зародышевой полоски ограничивались только ориентационными бластокинезами, то она скользила бы по вентральной поверхности, не погружаясь в желток и не переворачиваясь вниз головой.

Конституционные бластокинезы сводятся к удлинению зародышевой полоски, обычно обусловленному деятельностью зоны нарастания. Они выражены в наибольшей степени при типе «короткого зародыша» и редуцируются по мере приближения к типу «длинного зародыша». Конституционные бластокинезы в сочетании с ориентационными определяют конкретные перемещения зародышевой полоски, но все же не объясняют ее переворотов и погружения в желток.

Наряду с ориентационными и конституционными бластокинезами в конкретных перемещениях зародышевой полоски существенную роль приобретает унаследованное от низших *Atelocerata* вентральное изгибание. Учитывая, что по мере совершенствования эмбриогенезов борозда вентрального изгиба смещается в каудальном направлении, можно представить себе разнообразие способов погружения зародышевой полоски в желток (рис. 118) и ее переворачивание головными долями вниз. Преобразование вентрального изгибания низших *Atelocerata* в способ погружения зародышевой полоски насе-

комых в желток сопровождается обширными субституциями и формированием зародышевых оболочек.

Есть все основания полагать, что исходная эмбриональная фракция бластодермы, представленная зародышевой полоской низших *Atelocerata*, соответствует не только самой зародышевой полоске насекомых, но и окружающей ее зоне будущего амниона. Дифференциация «проамниона» у щетинохвосток и некоторых других форм и непосредственное участие амниона в некоторых формообразовательных процессах подтверждают данное положение. Наглядным свидетельством не менее значительных субституций такого рода является преобразование зародышевой полоски у муравьев. У этих насекомых отмечен постепенный переход от состояния зародышевой полоски, полукольцом охватывающей яйцо, до выделения в ее пределах четырех зон, из которых лишь одна сохраняет значение зачатка зародыша. Эта зона по отношению к исходной зародышевой полоске занимает не более четверти ее длины.

Учитывая, что положение оформляющийся зародышевой полоски насекомых в пределах исходной эмбриональной фракции низших *Atelocerata* изменчиво, не трудно представить себе влияние этой изменчивости положения на конкретные формы бластокинезов. Смеще-

Плагиаксония		Ортоплагиаксония		Типичные отношения			Ортаксония
Anamnia		Amniota					
Chilopoda	Collem-bola	Thysanura	Epheme- roptera	Odonata	Poly-u Pa- raneoptera	Oligoneoptera	Diptera
							

- 118** Морфологический ряд. Преобразование вентрального изгиба низших *Atelocerata* в средство образования зародышевых оболочек и погружения зародыша насекомых в желток; борозда вентрального изгиба постепенно смещается назад и выходит за пределы зародышевой полоски. (Пояснения в тексте)

ние зародышевой полоски назад проявляется в гипертрофии передней складки зародышевых оболочек, а ее смещение вперед приводит к усилению задней складки.

Итак, преобразования бластокинезов насекомых определяются преобразованиями ориентационных и конституционных бластокинезов, изменением роли вентрального изгибания и субституциями. Все эти явления, взаимодействуя друг с другом, определяют конкретные формы бластокинезов у насекомых разных групп и практически все возможные состояния объясняются их соотношениями. Лишь в некоторых аберрантных бластокинезах наряду с перечисленными, участвуют и иного рода явления.

Перейдем к рассмотрению преобразований в таких процессах эмбриогенеза, как гастрюляция, сегментация и органогенезы. Несмотря на обилие высказанных по этому поводу мнений, преобразования в этих процессах все еще не вполне ясны.

У современных *Polychaeta*, сохранивших примитивное гомоквадратное дробление яиц (см. рис. 109, Г), эктодерма представлена микромерами I и II квартета, дифференцирующимися на «розетку», «крест», интеркалярные клетки, трохобласты и эктодерму гипосферы, в которой выделяется первый соматобласт — *2d*. Мезодерма представлена вторым соматобластом — *4d*, а энтодерма — основным квартетом макромеров с прилегающими к нему бластомерами (*4a* — *4c*, *4A* — *4D* и *5A* — *5D*). Микромеры III квартета (*3a* — *3d*) участвуют в образовании эктомезодермы — радиально-симметричного зачатка мускулатуры личинки — трохофоры. В противоположность основному источнику мезодермы, соматобласту *4d*, элементы эктомезодермы образуются во всех квадрантах яйца. Сходные радиально-симметричные зачатки мезодермы отмечены у турбеллярий и гребневи́ков, и вероятно, что радиально-симметричный зачаток личиночной мускулатуры *Polychaeta* представляет собой исходный источник мезодермы. Он сохраняется в качестве основного источника мезодермы у более примитивных форм, а у *Polychaeta* замещается производным *D*-квадранта яйца соматобластом *4d*.

При обогащении яиц *Polychaeta* желтком способы обособления зародышевых листков и зачатков отдельных органов существенно видоизменяются (рис. 110, В, Г). Например, у *Platynereis* после выделения I квар-

тета микромеров они перестают делиться и сохраняются в виде четырех энцефалобластов. Впоследствии они вновь приступают к делениям, и их многочисленные потомки обрастают верхнее полушарие яйца. Вскоре здесь дифференцируется головной зачаток, соответствующий эписфере эмбрионизованной трохофоры, но отличающийся равномерностью клеток, которые к тому же не группируются в «розетку», «крест» и т. п. образования. Микромеры II квартета, включая соматобласт $2d$, сохраняют значение основного источника эктодермы. Вместе с потомками энцефалобластов микромеры II квартета покрывают загруженную желтком энтодерму (бластомеры основного квартета). У *Platynereis* основным источником мезодермы является бластомер $3d$, а не $4d$, как у исходных форм, что связывается с уменьшением числа выделяющихся квартетов. При этом наряду с исполнением функции второго соматобласта бластомер $3d$ участвует в образовании эпителия средней кишки, принимая на себя функции энтодермального зачатка. Бластомеры основного квартета — исходный зачаток энтодермы, в связи с загруженностью желтком теряют способность к делениям и поэтому не участвуют в формировании среднекишечного эпителия.

Таким образом, уже в предслах группы кольчатых червей отмечается изменение исходного способа обособления зародышевых листков и субституции, ведущие к смене энтодермального зачатка на энтомезодермальный. При этом наблюдается относительное увеличение массы эктодермального материала, обрастающего макромеры основного квартета, утратившие морфогенетические свойства.

У низших членистоногих наблюдается широчайшее разнообразие в способах обособления зародышевых листков. Это разнообразие соответствует разнообразию форм дробления яйца. При вторично равномерном недетерминированном дроблении (рис. 111, В) отмечается равномерность эктодермальных бластомеров I и II квартета, выделение первичной мезодермальной ($2d$) и первичной энтодермальной ($2D$) клеток, а у некоторых представителей группы и первичной половой клетки. Наряду с перечисленными иногда отмечается радиально-симметричный зачаток личиночной мезодермы, образовавшийся в отличие от колец элементов II квартета. Эти относительно примитивные для членистоногих отно-

шения подвергаются существенным и весьма разнообразным изменениям у высших представителей группы.

При обогащении яиц желтком и соответствующем повышении меробластичности развития основные формообразовательные процессы сосредотачиваются на вентральной половине яйца (рис. 112, Д). В оформляющейся здесь зародышевой полоске происходит разделение эктодермы и нижнего листка — комплексного зачатка энтодермы и мезодермы. Дорзальная половина яйца покрывается клетками экстраэмбриональной бластодермы, вероятно, гомологичной эктодерме эмбрионизованных кольцецов. Наряду с эмбриональной эктодермой зародышевой полосы экстраэмбриональная бластодерма покрывает большую часть поверхности яйца. Здесь так же, как и у эмбрионизованных кольцецов, эктодерма преобладает над мезодермой и энтодермой, и некоторая ее часть используется в провизорных экстраэмбриональных образованиях. Вероятно, что относительное увеличение массы эктодермального материала, сопутствующее повышению меробластичности развития, и разделение этого материала на эмбриональную и экстраэмбриональную фракции — одна из общих тенденций преобразования эмбриогенезов.

Элементы нижнего листка, как правило, подстилают эктодерму зародышевой полосы и не выходят за ее пределы. Однако у ногохвосток нижний листок формируется под всей поверхностью яйца, покрытого эктодермальными клетками. Далее, когда эктодерма дифференцируется на эмбриональную и экстраэмбриональную фракции, часть клеток нижнего листка сползает под зародышевую полосу, другая же часть дегенерирует. Здесь можно выделить эмбриональную (сползающую и подстилающую зародышевую полосу) и экстраэмбриональную (дегенерирующую) фракции нижнего листка, но данное состояние — редкое исключение. Обычно разделение на фракции отличает эктодерму, и нижнему листку не свойственно.

Нижний листок многих насекомых представляет собой исключительно мезодерму, а энтодерма образуется из оставшихся при поверхностном дроблении в желтке клеток — вителлофагов. На этой основе Геймонс сформулировал мнение о желточных клетках как гомологах энтодермы низших членистоногих, еще не утративших полного дробления яиц. Образование средней кишки из

желточных клеток встречается у многих насекомых, однако нередко источниками образования средней кишки являются эктодермальные клетки слепых концов стомодеума и проктодеума. В последнем случае мы регистрируем замену одного зачатка другим, эктодермальным по своей природе.

Наряду с желточными клетками и эктодермой стомо- и проктодеума в образовании средней кишки у насекомых могут участвовать и своеобразная «желточная мембрана» и даже первичные половые клетки. А. О. Ковалевским было отмечено образование средней кишки у двукрылых из своеобразных клеточных скоплений, расположенных на переднем и заднем крае нижнего листка. Эти данные были подтверждены последующими исследованиями, и сходный способ образования средней кишки был отмечен у некоторых других насекомых. Очевидно, что вопрос о природе энтодермы насекомых все еще не решен полностью и мы можем признать лишь разнообразие способов и источников образования средней кишки и широкое распространение субституций разного рода.

Ограничившись этим схематичным и далеко не полным очерком процессов обособления зародышевых листков и их преобразований, отметим, что исходной формой гастрюляции для всех *Articulata* является полярное вращение (см. рис. 109, Д). У примитивных *Polychaeta* элементы энтодермы и мезодермы погружаются в полость бластоцеля. При обогащении яиц желтком инвагинация сменяется эпиболией (см. рис. 110, Г, Д), особенно отчетливо выраженной у эмбрионизованных кольчецов и некоторых ракообразных. Здесь эктодермальные бластомеры, продолжая интенсивно делиться, нарастают на бластомеры основного квартета и прилегающие к ним элементы. У членистоногих в соответствии с разнообразием форм дробления и обособления зародышевых листков регистрируются почти все возможные способы гастрюляции, включая инвагинацию, иммиграцию, делминацию, эпиболию и те своеобразные отношения, которые сопутствуют поверхностному дроблению. В последнем случае процессы гастрюляции, вероятно, распадаются на ряд фаз, что нашло отражение в концепции «мультифазной гастрюляции насекомых», сформулированной М. Рунвалом (см. гл. VI).

В самой общей форме можно заключить, что преобразования способов обособления зародышевых листков

и гастрюляции проявляются в относительном увеличении эктодермального клеточного материала, разделяющегося на экстраэмбриональную и эмбриональную фракции. Эта тенденция сопутствует обогащению яиц желтком, эмбрионизации развития и повышению меробластичности. Замена инвагинации на эпиболию и выделение экстраэмбриональной фракции бластодермы при поверхностном дроблении — наиболее очевидные проявления данной тенденции.

Другой тенденцией, сопутствующей первой, вероятно, является уменьшение морфогенетической роли энтодермы, замещающейся у кольцецов мезодермальным источником, а у насекомых — эктодермой. Следует указать, что эктодерма наряду с исполнением исходной функции образования эктодермальных компонентов тела принимает участие в образовании провизорных, экстраэмбриональных органов. Такого рода участие не характерно для других зародышевых листков, хотя мы можем признать вителлофаги экстраэмбриональной энтодермой, а резорбирующиеся клетки медианного тяжа мезодермы — экстраэмбриональной мезодермой. В то же время следует учесть, что роль эктодермальных компонентов кишечного и полового тракта в ряду форм от *Polychaeta* до насекомых неуклонно возрастает. Эти сложные и все еще не ясные отношения требуют специальных исследований.

В преобразованиях способов обособления зародышевых листков первостепенное значение, бесспорно, принадлежит субституциям, проявляющимся в смене зачатков. Возможной предпосылкой для субституции исходных, свойственных кольцецам зачатков является изменение роли дробления в онтогенезе и нарушение связи между цитотомией и сегрегацией ооплазмы и далее между цитотомией и делениями ядер. В первом случае, при утрате цитотомией функции сегрегации ооплазмы, предполагается изменение в распределении морфогенетически активных компонентов яйца по blastomeres. Субституции представляются неизбежными, если учесть, что распределение формирующихся в этом случае blastomeres и их размеры отличаются от исходного, свойственного кольцецам образца. Во втором случае, при формировании поверхностного дробления, распределение образующихся клеток бластодермы и распределение ответственных за их дифференциацию компонентов ооплазмы

разделены более или менее значительным промежутком времени. Неизбежность субституций в этих условиях становится еще более определенной и очевидной.

Итак, по мере преобразований морфогенетических свойств и проморфологии яйца, по мере преобразований дробления и бластокинезов, меняется значение отдельных бластомеров и зачатков органов, т. е. всего того клеточного материала, который участвует в эмбриогенезах и в их преобразованиях. На первый взгляд, эти изменения случайны, и в субституциях трудно усмотреть проявление общих закономерностей. Тем не менее некоторые закономерности в субституциях удастся выявить, и последующие исследования, бесспорно, приведут к открытию новых.

Теперь обратимся к анализу преобразований в процессах сегментации. Приведенные выше соображения о преобразованиях типа яйца насекомых намечают подход к решению этой проблемы, так как переход от типа «короткого зародыша» к типу «длинного зародыша» предполагает сокращение деятельности зоны нарастания сегментов и пополнение сегментарного состава оформляющейся зародышевой полосы (см. рис. 116). Казалось бы, ход этих преобразований противоречит концепции первичной гетерономности метамерии членистых животных, сформулированной П. П. Ивановым (см. гл. 1). Действительно, сегментарный набор преформированной в ооплазме части зародышевой полосы неуклонно пополняется, и соответственно сокращается набор сегментов, формирующихся из зоны нарастания. Используя критерий различения сегментов по происхождению, можно было бы, по аналогии с *Polychaeta*, признать сегменты первого рода (преформированные) ларвальными, а второго рода (образующиеся из зоны нарастания) — постларвальными.

Однако этот критерий вряд ли приложим к насекомым. Вряд ли приложимы и многие другие критерии первичной гетерономности метамерии, сформулированные, главным образом, на основе изучения метамерии у кольчатых червей. Ведь различия онтогенезов насекомых и кольцецов весьма значительны и проявляются не только в процессах сегментации, но и в дроблении, и в обособлении зародышевых листков, и в проморфологии яйца, и в органогенезах. Именно ввиду значительности этих различий, свидетельствующих о глубине преобразо-

ваний, испытанных онтогенезами насекомых, любые, даже самые мелкие указания на исходную гетерономность метамерии, на отличия ларвальных сегментов от постларвальных заслуживают самого пристального внимания. Например, нередкий для насекомых порядок выделения сегментов, начиная с нижнегубного, — одно из указаний такого рода. Именно нижнегубной сегмент является, по мнению П. П. Иванова, границей ларвальных и постларвальных сегментов у насекомых. Далее, положение «центра дифференциации» на уровне нижнегубного сегмента почти у всех изученных в этом отношении насекомых — еще один пример, используемый для аргументации. Следует указать, что у низших *Atelocerata*, в частности у исследованной П. П. Ивановым сколопендры *Rhysida*, различия ларвальных и постларвальных сегментов вполне очевидны.

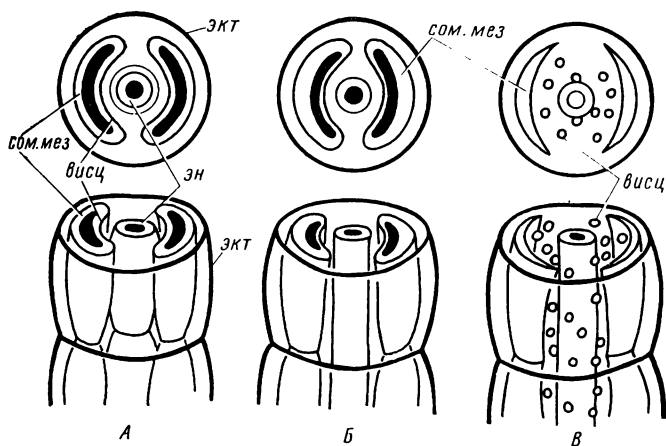
Разумеется, приведенные примеры недостаточны для решения всех вопросов, связанных с распространением теории П. П. Иванова на насекомых и для доказательства ее применимости к процессам их сегментации. Оценивая своеобразие процесса сегментации у насекомых, необходимо учесть еще одно обстоятельство, отчасти связанное с субституциями энтодермального зачатка, а отчасти — с редукцией целомов (рис. 119).

У кольчатых червей сегментация и в ларвальном, и в постларвальном отделах тела распространяется на все три зародышевых листка (рис. 119, А). Правда, о метамерии энтодермы можно говорить лишь условно, так как здесь она выражена менее резко, чем метамерия эктодермы и мезодермы, и к тому же не сохраняется в ходе развития.

У насекомых сходные отношения регистрируются только в том случае, если нижний зародышевый листок совмещает в себе потенции мезодермы и энтодермы. Сегментация зародышевой полоски проявляется и в эктодерме, и в подстилающем ее слое нижнего энтомезодермального листка. Здесь также все три зародышевых листка вовлекаются в процессе сегментации, и это состояние в известной мере напоминает состояние кольчецов. Однако если нижний листок представляет собой только мезодерму, а эпителий средней кишки образуется из иного источника (например, из желточных клеток), то положение существенно изменяется. В процесс сегментации вовлекаются лишь два зародышевых листка — эктодерма

и мезодерма, а энтодерма остается несегментированной (рис. 119, *Б*). Происходит некоторое вырождение метамерии и дальнейшее развитие этой тенденции связывается с редукцией целомов.

Можно построить постепенный морфологический ряд от низших насекомых до высших и проследить в этом ряду форм постепенное преобладание соматической мезодермы над висцеральной. Совершенствование локомоции и, что особенно важно, приобретение способности к полету требуют усиленного развития мышц, в особенности крыловых. В соответствии с этим соматическая стенка целомов преобразуется в относительно толстую «мышечную пластинку» — основной зачаток локомоторной мускулатуры, тогда как висцеральная стенка целомов соответственно истончается (рис. 119, *В*). Это состояние прослеживается уже у примитивных *Insecta* и является характерным для подавляющего большинства



- 119** Последовательные этапы редукции метамерии. *А* — исходное состояние (сегментированы производные всех трех зародышевых листков); *Б* — ограничение метамерии двумя зародышевыми листками (эктодермой и мезодермой); *В* — состояние высших насекомых (висцеральная мезодерма, не успевая образовывать висцеральную стенку целома, распадается на отдельные клетки). Таким образом, сегментация ограничивается производными эктодермы и соматической мезодермы; висцеральная мезодерма и энтодерма остаются не сегментированными:

экт — эктодерма, эн — энтодерма, сом. мез — соматическая мезодерма, висц — висцеральная мезодерма

насекомых. У низших членистоногих, в том числе и у низших *Atelocerata*, толщина соматической стенки целомов сравнима с толщиной висцеральной стенки.

В исходном состоянии сегментация мезодермы предшествует формированию целомов и соответствующему разделению соматического и висцерального слоев мезодермы. Поэтому и соматическая, и висцеральная мезодерма вовлекается в процесс сегментации еще до разделения друг от друга. Однако у высших *Diptera* целомы вообще не образуются. Висцеральная мезодерма распадается на отдельные клетки, мигрирующие к кишечнику и оседающие на его стенке, еще до образования отдельных сомитов (рис. 119, В) и поэтому остается несегментированной. Наступающая впоследствии сегментация зародышевой полоски охватывает лишь ее эктодерму и соматическую мезодерму, представленную «мышечной пластинкой». Разумеется, эта тенденция последовательного вырождения метамерии определяет своеобразие сегментации насекомых и должна быть учтена при распространении теории П. П. Иванова на представителей данного класса.

Теперь попытаемся оценить своеобразие органогенезов насекомых и наметить некоторые принципы в их преобразованиях.

В исходном состоянии при формировании трохофоры *Polychaeta* должный порядок в распределении зачатков отдельных ее органов достигается в ходе дробления. Последующая инвагинация обеспечивает погружение энтодермы и мезодермы под эктодерму, и таким образом оформляется организм личинки (см. рис. 109, Г, Д).

При эмбрионизации развития и превращении свободноплавающей трохофоры в стадию эмбриогенеза происходит редукция ее органов, связанных с активным существованием. В то же время происходит усиление развития зачатков тела червя, представленных энцефалобластами и их потомками и производными I и II соматобластов. При эпиболлии эктодерма обрастают загруженные желтком макромеры основного квартета, но мезодермальные телобласты — потомки II соматобласта (4 *d* или у *Platynereis* — 3 *d*) остаются у заднего края бластопора. Впереди мезодермальных телобластов оформляются эктодермальные телобласты и за счет размножения тех и других формируются узкие ленты эктодермальных и мезодермальных клеток. Эти ленты тянут-

ся от заднего края бластопора к противоположной стороне яйца и таким образом оказываются более или менее перпендикулярными к анимально-вегетативной оси (плагиаксония!) (рис. 110, Г, Д).

Последующее разрастание эктодермальных и мезодермальных лент в ширину, их смещения и изменение взаимного расположения приводят к формированию молодого кольчатого червя, продолжающего расти и пополнять число сегментов тела уже после вылупления из яйца. Такого рода органогенезы могут быть названы телобластическими органогенезами и помимо кольчатых червей характерны для некоторых низших членистоногих.

У высших членистоногих, у насекомых общий ход органогенезов определяется участием в них оформленных эпителиальных пластов клеток и взаимодействием этих пластов друг с другом. Ведущая роль в осуществлении органогенезов насекомых переходит к процессу обрастания желтка, на который, как на каркас, натягиваются разрастающиеся пласты клеток. Эти эпителиальные органогенезы отличаются от телобластических органогенезов рядом существенных черт.

Во-первых, способ обособления эмбриональной фракции бластодермы и ее оформления в зародышевую полосу предопределяется заранее принадлежностью к определенному «морфогенетическому типу яйца» и приобретает характер концентрации уже имеющегося набора клеточных элементов. Во-вторых, в способе дифференциации зародышевых листков ведущая роль переходит к погружениям и изгибаниям эпителиальных пластов, тогда как при телобластических органогенезах дифференциация зародышевых листков происходит в период дробления яйца. Наконец, при обрастании желтка зародышевые листки насекомых разрастаются в дорзальном направлении и вариации в скорости разрастания определяют их взаимное положение. У кольцецов и некоторых низших членистоногих взаимное расположение зародышевых листков достигается в процессе гастрюляции.

К изложенному следует добавить, что сам процесс обрастания желтка у насекомых испытывает определенные преобразования в зависимости от положения борозды вентрального изгиба (см. рис. 112 и рис. 116). В исходном состоянии у низших *Atelocerata* борозда вентрального изгиба рассекает зародышевую полосу примерно пополам. При этом в обрастании желтка принимает

участие либо только передняя половина зародышевой полоски, либо сразу же обе половины, хотя и в этом случае масса желтка, обрастаемого передней половиной, остается большей.

У низших насекомых вентральный изгиб проходит в области передних сегментов брюшка, и сегменты, расположенные позади изгиба, не участвуют в обрастании желтка. Часть зародышевой полоски, расположенная впереди изгиба, остается распластанной на желтке, в то время как задние сегменты тела сворачиваются в полные кольца. Лишь постепенно нарастая своими краями на желток, распластанная часть зародышевой полоски формирует тергиты и смыкается сегментарными кольцами вокруг желтка. По мере смещения борозды вентрального изгиба назад часть зародышевой полоски, распластанная на желтке, увеличивается. У высших представителей класса борозда вентрального изгиба выходит за пределы зародышевой полоски, и в соответствии с этим уже все сегменты зародышевой полоски участвуют в обрастании желтка.

Указанный ход преобразований органогенезов и соображения, изложенные выше, намечают подходы к решению проблемы органогенезов насекомых. Многие из этих соображений остаются гипотетическими, но по мере накопления фактического материала и его систематизации они могут оказаться конструктивными.

Мы ограничились анализом преобразований морфогенетических свойств и проморфологии яйца, дробления, процессов обособления зародышевых листков и гастрюляции, бластокинезов и органогенезов.

Остается оценить своеобразие постэмбрионального развития насекомых. Исходным способом постэмбрионального развития всех членистых животных является анаморфоз. Эпиморфный период постэмбриогенеза, не сопровождающийся образованием новых сегментов тела, вероятно, оформляется независимо у членистоногих разных групп. Характерно, что периодичность постэмбриогенеза, проявляющаяся в дифференциации возрастов и сопутствующих им линькам, вероятно, связывается по происхождению с анаморфным наращиванием сегментов тела, но затем распространяется и на эпиморфный период развития.

У примитивных насекомых разделение постэмбриогенеза на анаморфный и эпиморфный периоды сохраняется

лишь у Protura. У всех вышестоящих насекомых постэмбриональное развитие эпиморфное. Своеобразно состояние Collembola. Здесь вылупляющийся из яйца организм по сравнению с другими Atelocerata имеет неполный набор сегментов тела, что свойственно анаморфозу. Однако этот неполный набор сегментов не пополняется в ходе постэмбриогенеза и является окончательным, что напоминает эпимофоз.

В пределах класса насекомых эпиморфное постэмбриональное развитие видоизменяется в двух главных направлениях: в направлении формирования типичного неполного превращения и в направлении формирования типичного полного превращения. Весьма вероятно, что основой для полного и неполного превращений насекомых послужили примитивные постэмбриогенезы низших насекомых, в которых выделяются личиночный и нимфальный периоды, как, например, у Thysanura или Ephemeroptera:

$$O - (I) - L - \dots - L - N - \dots - N - i\phi - i\phi -$$

Эмбрионизация личиночного периода развития приводит к формированию неполного превращения, выраженного в наиболее типичной форме у некоторых Polyneoptera. Конденсация нимфального периода в фазу куколки, при сохранении личиночного периода, приводит к формированию полного превращения Oligoneoptera (см. гл. VIII). Однако на примере Paraneoptera мы можем проследить развитие полного превращения на основе не примитивного постэмбриогенеза, а типичного неполного превращения. Здесь основной тенденцией формирования полного превращения является морфологическое упрощение нимф и соответствующее возрастание различий между упрощенными нимфами и вполне типичными взрослыми насекомыми. Вторичный характер полного превращения у Paraneoptera не вызывает сомнений и таким образом полное превращение Oligoneoptera и Paraneoptera формируется на разной основе.

Итак, выше были рассмотрены некоторые из проблем сравнительной эмбриологии насекомых и сделана попытка найти им хотя бы предварительное решение. В отношении некоторых проблем намечены лишь пути подхода к их решению или хотя бы круг фактов, которые должны быть учтены при построении соответствующих концепций.

Общие руководства, обзоры

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., «Наука», 1964.

Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., «Советская наука», 1949.

Захваткин А. А. Конспект курса «Эмбриология членистоногих» В кн.: Сборник научных работ. М., Изд-во МГУ, 1953.

Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М., ОГИЗ — Биомедгиз, 1937.

Иванова-Казас О. М. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Л., Изд-во ЛГУ, 1961.

Ando H. Embryonic Development of Insects. In: «Systematic Zoology», 7, Arthropoda 111a, Insecta 1a. Nakayama Shoten, Tokyo, 1970.

Hagan H. R. Embryology of the Viviparous Insects. Ronald Press. N. Y., 1951.

Johannsen O., Butt F. Embryology of Insects and Myriapods. McGraw — Hill Book Co., N. Y. — London, 1941.

Krause G. Die Eitypen der Insekten. Ztbl., 1939, 59.

Krause G., Sander K. Ooplasmic Reaction System in Insect Embryogenesis, In: «Advances in Morphogenesis», 1962, 2.

Kühn A. Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Springer. Berlin, 1955.

Pflugfelder O. Entwicklungsphysiologie der Insekten. Geest, Portig, Leipzig, 1958.

Seidel F. Entwicklungsphysiologie des Insektenkeimes. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1936, 38.

Annelida

Светлов П. Г. Исследование над развитием дождевых червей. Тр. особой зоол. лаб. и Севастоп. биостанции АН СССР, сер. 2, 1928, 13.

Anderson D. T. The Comparative Embryology of the Polychaeta. Acta Zool., 1966, 47, 1—2.

Eisig H. Entwicklungsgeschichte des Capitelliden. Mitt. Zool. St. Neape, 1900, 13.

Mead I. The Early Development of Marine Annelids. J. Morphol., 1897, 13.

Tannreuter W. The Embryology of Bdelodrilus philadelphicus. J. Morphol., 1915, 26.

Treadwell A. The Cytogeny of *Podarke obscura*. J. Morphol., 1901, 17.

Wilson E. B. The Cell-Lineage of *Nereis*. J. Morphol., 1892, 6.

Wisthingenhausen C. Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis dumerilii*. Mitt. Zool. St. Neapel, 1891, 10.

Crustacea, Pantopoda, Chelicerata

Вагин В. Л. О дроблении *Ascothoracida* Вагин (Crustacea, Entomostraca) и исходном типе дробления *Arthropoda*. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 1949, 20.

Вагнер Ю. Эмбриональное развитие *Ixodes calcaratus*. Тр. зоол. каб. Петерб. ун-та, 1894, 5.

Benesch R. Zur Ontogenie und Morphologie von *Artemia salina* L. Zool. Jb. Anat., 1969, 86.

Bigelow M. A. The Early Development of *Lepas*. Bull. Mus. comp. Zool., Harvard Coll., 1902, 40.

Dogiel V. A. Embryologische Studien. Ztschr. wiss. Zool., 1913, 107.

Hughes T. E. The Embryonic Development of the Mite *Tyroglyphus farinae*. Proc. Zool. Soc., London, 1950, 119, 4.

Iwanov P. P. Die Embryonalentwicklung von *Limulus moluccanus*. Zool. Jb. Anat., 1933, 56.

Kaudewitz F. Zur Entwicklungsphysiologie von *Daphnia pulex pulex*. W. Roux'Arch., 1950, 144, 3.

Kühn A. Die Sonderung der Keimbezirke in der Entwicklung der Sommerier von *Polyphemus*. Zool. Jb. Anat., 1912, 35.

Pedaschenko D. Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea*. Mem. St. Petersburg Ges., 1897, 26.

Reichenbach A. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Flusskrebse. Abh. Senkenberg. Naturf. Ges., Frankfurt, 1886, 14.

Sanchez S. Le Développement des Pycnogonids et leurs affinités avec les Arachnids. Arch. Zool. exp. gén., 1959, 98(1).

Weygoldt P. Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex*. Zool. Jb. Anat., 1958, 77.

Weygoldt P. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 1964, 54, 1.

Myriapoda

Зограф Н. Н. Материалы к познанию эмбрионального развития *Geophilus ferrugineus* и *G. proximus*. Тр. Об-ва Любит. естествозн., антропол. и этнографии, 1883, I.

Иванов П. П. Эмбриональное развитие сколопендры в связи с эмбриологией и морфологией *Tracheata*. Изв. АН СССР, сер. биол., 1940, 6.

Лигнау Н. Эмбриональное развитие *Polydesmus abchasius*. Тр. «Об-ва естествоиспыт.», Одесса, 1911, 38.

Dohle W. Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Villers) im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. Zool. Jb. Anat., 1964, 81.

Heathcote F. G. The Early Development of *Julus terrestris* Quart. J. Micr. Sci., 1886, 26.

Heymons R. Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzb. Kgl. press. Akad. Wiss., Berlin, 1898, 244.

Heymons R. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopendra. Zoologica, 1901, 13 (33).

Pflugfelder O. Ueber den Mechanismus der Segmentbildung bei Embryonalentwicklung und Anamorphose von Platyrhacus amaurus. Ztschr. wiss. Zool., 1932, 140.

Tiegs O. W. The Embryology and Affinities of the Symphyla, based on a Study of Hanseniella agilis. Quart. J. Micr. Sci., 1940, 82

Tiegs O. W. The Development and Affinities of the Pauropoda, based on a Study of Pauropus silvaticus. Quart. J. Micr. Sci., 1947, 88.

Apterygota

Захваткин Ю. А. Морфология дробления яйца Collembola. Зоол. ж., 1969, 48.

Филиппченко Ю. А. Развитие изотомы (Isotoma cinerea). СПб., 1912.

Шаров А. Г. Развитие щетинохвосток (Thysanura, Apterygota) в связи с проблемой филогении насекомых. Тр. Ич-та морфол. жив., 1953, 8.

Bruckmoser P. Embryologische Untersuchungen über den Kopfbau der Collembola Orchesella villosa L. Zool. Jb., Anat., 1965, 82.

Claupole A. M. The Embryology and Oogenesis of Anurida maritima. J. Morphol., 1898, 14.

Heymons R. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Ztschr. wiss. Zool., 1897, 62.

Heymons R., Heymons H. Die Entwicklungsgeschichte von Machilis. Verhandl. Deut. Zool. Ges., 1905, 15.

Hoffmann R. W. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. Zool. Anz., 1911, 37.

Jura Cz. Embryonic Development of Tetrodontophora bielanensis (Waga) (Collembola) from oviposition till germ band formation stage. Zool. Poloniae, 1965, 8.

Larink O. Zur Entwicklungsgeschichte von Petrobius brevistylis (Thysanura, Insecta). Helgolander Wiss. Meeresunters., 1969, 19.

Uzel H. Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. K. Friedländer a. Sohn, Berlin, 1898.

Woodland I. Contribution to the Knowledge of Lepismatid Development. J. Morphol., 1957, 101, 3.

Palaeoptera

Ando H. The Comparative Embryology of Odonata with Special Reference to a Relic Dragonfly Epiophlebia superstes Selys. Jap. Soc. Promot. Sci., Tokyo, 1962.

Bohle H. W. Untersuchungen über die Embryonalentwicklung und die Embryonale Diapause bei Baetis vernus Curtis und B. rhodani (Pictet) (Baetidae, Ephemeroptera). Zool. Jb. Anat., 1969, 86.

Butt F. Odonata. In: «Embryology of Insects and Myriapods» McGraw — Hill Co., N. Y. — London, 1941.

Heymons R. Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeren. Anhang. Abhandl. Kgl. Akad. Wiss., Berlin, 1896.

Heymons R. Ueber die Lebensweise und Entwicklung von Ephemerula vulgata L. Sitzb. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, 1896, 82.

Murphy H. E. Note on the Biology of Some of Our North American Species of Mayflies. I. The Metamorphosis of Mayfly Mouth Parts. Bull. Lloyd Library, Entomol. ser., 2, 1922.

Tschuproff H. Ueber die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz., 1903, 27.

Polyneoptera

Мельников О. А. Эмбриогенез *Anacanthotermes ahngerianus* Jacob.: Ларвальная сегментация и природа лабрума. Зоол. ж., 1970, 49, 6.

Холодковский Н. А. Эмбриональное развитие пруссака (*Phyllodromia germanica*). Тр. Петерб. об-ва естествоиспыт., 1891, 22.

Hagan H. R. Embryology of the Viviparous Insects. Ronald Press, N. Y., 1951.

Gürg J. Untersuchungen am Keim von *Hierodula* (*Rhombodera*) *crassa* Giglio-Tos, ein Beitrag zur Embryologie der Mantiden (Mantodea). Deut. Entomol. Zeit. N. F., 1959, 60.

Heymons R. Ueber die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L. Ztschr. wiss. Zool., 1891, 53.

Heymons R. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. G. Fischer, Jena, 1895.

Heymons R. Ueber die Entwicklung des Ohrwürms (*Forficula auricularia*). Sitzb. d. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, 1893.

Heymons R. Eine Plazenta bei einem Insekt (*Hemimerus*) Verhandl. d. deut. Zool. Ges., 1909, 19.

Heymons R. Ueber den Genitalapparat und die Entwicklung von *Hemimerus talpodes* Walker. Zool. Jb. Supplement 15, 1912, 2.

Ibrahim H. H. Grundzüge der Organbildung im Embryo von *Tachycines* (*Insecta*, *Saltatoria*). Zool. Jb. Anat., 1958, 76.

Kershaw I. C. Development of an Embiid. J. Roy. Micr. Soc., 1914, 24.

Knower H. M. The Embryology of a Termite (*Eutermes riperti*). J. Morphol., 1900, 16.

Krause G. Einzelbeobachtungen und typische Gesamtbilder der Entwicklung von Blastoderm und Keimanlage im Ei Gewächshaus-henschrecke, *Tachycines asynamorus*. Ztschr. Morphol., Ökol. Tiere, 1938, 34.

Leuzinger H., Wismann R., Lehmann F. Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabhenschrecke *Carausius morosus* Pr. G. Fischer, Jena, 1928.

Miller A. The Egg and Early Development of the Stonefly *Pteronarcys proteus*. J. Morphol., 1939, 64.

Miller A. Embryonic Membranes, Yolk Cells and Morphogenesis of the Stone-fly *Pteronarcys proteus*. Ann. Entomol. Soc. Amer., 1940, 33.

Rakshpal R. Morphogenesis and Embryonic Membranes of *Gryllus assimilis* (Fabricius) (Orthoptera, Gryllidae). Proc. Roy. Entomol. Soc., London (A), 1962, 37.

Roonwall M. L. Studies on the Embryology of the African Migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. I. The Early Development, with New Theory of Multi-Phased Gastrulation among Insects. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 1936, 226.

Roonwall M. L. Studies on the Embryology of the African Migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. II. Organogeny. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 1937, 227.

Striebel H. Zur Embryonalentwicklung der Termiten. Acta Tropica, 1960, 17.

Wheeler W. M. The Embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. J. Morphol., 1889, 3.

Paraneoptera

Ульянин В. Н. Наблюдения над развитием трипсов (Phytopoda). Изв. Имп. об-ва любит. естествозн., антропол. и этнографии, 1874, 10.

Bournier M. A. Sur l'existence et l'évolution du corps dorsal secondaire dans l'ontogenèse de *Caudothrips buffai* Karny (Thysanoptera). Acad. Sci., 1960, 1347.

Butt F. Embryology of Milkweed Bug, *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera). Cornell Univ. Agri. Exp. Station, 1949, 283.

Joung I. H. Embryology of the Mouthparts of Anoplura. Microentomol., 1953, 18.

Fernando W. The Early Embryology of a Viviparous Psocid. Quart. J. Micr. Sci., 1934, 77.

Goss R. J. The Early Embryology of the Book Louse, *Liposcelis divergens* Badonell (Psocoptera, Liposcelidae). J. Morphol., 1952, 91.

Goss R. J. The Advanced Embryology of the Book Louse, *Liposcelis divergens* Badonell (Psocoptera, Liposcelidae). J. Morphol., 1953, 92.

Hagan H. R. The Embryology of the Polychtenid, *Hesperoctenis fumarius* Westwood, with Reference to Viviparity in Insects. J. Morphol. a. Physiol., 1931, 51.

Mellanby H. The Early Embryonic Development of *Rhodnius prolixus*. Quart. J. Micr. Sci., 1935, 78.

Mellanby H. The Later Embryology of *Rhodnius prolixus*. Quart. J. Micr. Sci., 1936, 79.

Mori H. Normal Embryogenesis of the Waterstrider, *Gerris paludum insularis* Motschulsky, with Special Reference to Mid-gut formation. Jap. J. Zool., 1969, 16.

Muir F., Kershaw J. The Development of the Mouth Parts in the Homoptera, with observations on the Embryo of *Siphanta*. Psyche, 1912, 16.

Ries E. Die Symbiose der Läuse und Federlinge. Ztschr. wiss. Morphol. Ökol. Tiere, 1931, 20.

Schölzel G. Die Embryologie der Anopluren und Mallophagen. Ztschr. Parasitenkunde, 1937, 9.

Seidel F. Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus*. Ztschr. wiss. Morphol. Ökol. Tiere, 1924, 1.

Toth L. Über die frühembryologische Entwicklung der Viviparen Aphiden. Ztschr. wiss. Morphol. Ökol. Tiere, 1933, 27.

Oligoneoptera

Захваткин Ю. А. Сравнительная эмбриология Chrysomelidae. Зоол. ж., 1968, 47.

Иванова-Казас О. М. Очерк по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Л., Изд-во ЛГУ, 1961.

Anderson D. T. The Comparative Embryology of the Diptera. Ann. Rev. Entomol., 1966, 11.

Ando H. Studies on the Early Embryonic Development of the

Scorpion-fly, *Panorpa pryleri* MacLachlam (Mecoptera, Panorpidae). Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sec. B, 1960, 8.

Bock E. Bildung und Differenzierung der Keimblätter bei *Chrysopa perla* (L). Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, 1939, 35.

Bronskill I. F. Embryology of *Pimpla turionelle* (L) (Hymenoptera, Ichneumonidae). Canad. J. Zool., 1959, 37.

Butt F. Embryology of *Sciara*. Ann. Entomol. Soc. Amer., 1934, 27.

Du Bois A. M. Recherches expérimentales sur la détermination de l'embryon dans l'oeuf de *Sialis lutaria*. Rev. suisse Zool., Geneva, 1938, 43.

Eastham L. E. S. A Contribution to the Embryology of *Pieris rapae*. Quart. J. Micr. Sci., 1927, 71.

Eastham L. E. S. The Embryology of *Pieris rapae*. Organogeny. Phyl. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 1931, 219.

Heider K. Die Embryonalentwicklung von *Hidrophilus piceus* L. G. Fischer, Jena, 1889.

Hirschler J. Die Embryonalentwicklung von *Donacia crasipes* L. Ztschr. wiss. Zool., 1909, 92.

Johannsen O. Some Phases in the Embryonic Development of *Diacrisia virginica* Fabr. (Lepidoptera). J. Morphol. Physiol., 1929, 48.

Kessel E. L. The Embryology of Fleas. Smithsonian Misc. Coll., 1939, 98.

Leiby R., Hill C. The Polyembryonic Development of *Platygaster vernalis*. J. Agri. Res., 1924, 28.

Nelson I. A. The Embryology of the Honey Bee. Princeton Univ. Press, 1915.

Noskiewicz J., Poluszynski G. Embryologische Untersuchungen an Strepsipteren. I. Embryogenese der Gattung *Stylops*. Bull. Inter. Acad. Sci. Cracovie, 1927, 3.

Noskiewicz J., Poluszynski G. Embryologische Untersuchungen an Strepsipteren. II. Polyembryonie. Zool. Polon., 1932, 1.

Patten W. The Development of Phryganids, with a Preliminary Notes on the Development of *Blatta germanica*. Quart. J. Micr. Sci., 1884, 24.

Poulson D. F. Histogenesis, Organogenesis and Differentiation in Embryo of *Drosophila melanogaster* Meigen. In Demerec's «Biology of *Drosophila*», Ronald Press Co., N. Y., 1950.

Rempel I. G. A Study of the Embryology of *Mamestra configurata* (Walker) (Lepidoptera, Phalaenidae). Canad. Entomol., 1951, 83.

Rempel I., Church N. The Embryology of *Lytta viridana* LeConte (Coleoptera, Meloidae) I. Maturation, Fertilisation and Cleavage. Canad. J. Zool., 1965, 43.

Saito S. On the Development of Tusser, *Antheraea pernyi* Guérin-Meneville, with Special Reference to the Comparative Embryology of Insects. J. Fac. Agricult., Hokkaido Imp. Univ., 1937, 40.

Strindberg H. Hauptzuge der Entwicklungsgeschichte von *Sialis lutaria* L. Zool. Anz., 1915, 46.

Tiegs O., Murray F. The Embryonic Development of *Calandra oryzae*. Quart. J. Micr. Sci., 1938, 80.

Voeltzkow A. Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. Arb. Zool.-Zoot. Inst., Würzburg, 1889, 9.

Wheeler W. M. The Embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. J. Morphol., 1889, 3.

О Г Л А В Л Е Н И Е

От автора	3
Введение	4
	Исходное состояние — онтогенез низших Me- tazoa 17
	Преобразование исходного состояния 21
Глава I.	Онтогенез кольчатых червей как прототип он- тогенеза членистоногих животных 25
	Индивидуальное развитие 27
	Эмбрионизация развития 41
	Становление и развитие гетероквадрантности 44
Глава II.	Онтогенез членистоногих разных групп (кро- ме Atelocerata) 46
	Ракообразные 52
	Трилобиты и хелицеровые 69
	Морские пауки 73
Глава III.	Онтогенез низших Atelocerata 78
	Онтогенез Chilopoda 81
	Онтогенез Symphyla 98
	Онтогенез Diplopoda 105
	Онтогенез Paucipoda 113
Глава IV.	Онтогенез Apterygota 119
	Онтогенез Collembola 119
	Онтогенез Protura 135
	Онтогенез Diplura 138
	Онтогенез Thysanura 142
Глава V.	Онтогенез Palaeoptera 157
	Онтогенез Ephemeroptera 157
	Онтогенез Odonata 166
Глава VI.	Онтогенез Polyneoptera 186
Глава VII.	Онтогенез Paraneoptera 216
Глава VIII.	Онтогенез Oligoneoptera 250
Глава IX.	Эволюция онтогенезов насекомых 290
	Литература 322