

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

И. ЕЖИКОВ

**О РАННИХ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ СТАДИЯХ И ИХ СВЯЗИ
С ТИПАМИ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У НАСЕКОМЫХ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 13 V 1940)

Развитие с метаморфозом является более древним типом постэмбрионального развития, чем безличиночное; если оно сохраняется во многих группах современных животных, то это происходит по причине приспособительного значения метаморфоза и личиночных форм (для расселения у сидячих животных, для инвазии у паразитов и т. п.). Но большинство групп животных утратило метаморфоз в связи с переходом в новую среду обитания (из моря—в пресную воду, из пресной воды—на сушу и т. п.) и перешло к скрытому развитию (Ежиков, 1936), при котором зародыш развивается под защитой яйцевых оболочек, коконов, выводных путей тела матери и т. п. за счет абортивных яиц, увеличенного количества желтка или иной пищевой компенсации и переходит к свободному образу жизни в гораздо более развитом состоянии, в виде нимфы. Что из скрытого развития может вновь, вторично возникнуть метаморфоз, показывает пример насекомых. Личинка насекомых с полным превращением является в целом ряде отношений явно недоразвитой по сравнению с нимфой *Paurometabola*; мы представляем себе, что переход к полному превращению сопровождался более ранним вылуплением из яйца, позволившим молодой форме претерпевать глубокие приспособительные изменения. Переход к новому типу развития происходил, конечно, под знаком адаптации; морфогенетическим же механизмом этого перехода были глубокие приспособительные перестройки, начинавшиеся с ранних стадий и коррелятивно вызывавшие эмбрионизацию молодой формы.

Мы сделали попытку выяснить, не различаются ли ранние эмбриональные стадии при неполном и полном превращении и не свидетельствуют ли эти отличия о различном количестве желтка. Были исследованы представители различных групп насекомых: *Odonata*, *Isoptera*, *Blattodea*, *Orthoptera*, *Hemiptera—Heteroptera*, *Aphidodea*, *Coccoidea*, *Megaloptera*, *Trichoptera*, *Lepidoptera*, *Coleoptera—Dytiscidae*, *Hydrophilidae*, *Tenebrionidae*, *Coccinellidae*, *Chrysomelidae*, *Nemotocera*, *Brachycera*; обширный литературный материал по эмбриологии насекомых был также, конечно, использован. Ниже приводятся наиболее существенные результаты этой работы.

Х а р а к т е р ж е л т к а, как правило, ясно отличается у *Pauro-* и *Holometabola*. У последних желток обычно мелкозернистый; у чешуе-

Крылых эти зернышки чрезвычайно тонки, а у двукрылых они расположены не тесно, причем жировые включения, повидимому, отсутствуют совершенно. У насекомых с неполным превращением желток нередко имеет вид совершенно сплошной массы, с более или менее многочисленными жировыми вакуолями или крупноглыбчатый, причем отдельные включения тесно сближены, приобретают многогранную форму от взаимного давления и разделены тончайшими прослойками плазмы.

Поверхностная плазма у *Paurometabola* в виде правила является очень тонким слоем, который трудно обнаружить; поэтому авторы нередко говорят об ее «отсутствии». Очень большое накопление желтка в яйце может даже вести к положению ядра в поверхностной плазме на полюсе (*Carausius*, Leuzinger, 1926) и к дроблению дискоидального типа. При центральном положении ядра дочерние ядра выходят на поверхность либо без особого порядка, либо одним фронтом, сферой; последнее совпадает со значительным развитием поверхностной плазмы и встречается преимущественно у насекомых с полным превращением.

Клетки бластодермы у *Paurometabola*, как правило, плоские, а у *Holometabola* имеют форму от кубической до высокоцилиндрической. Высота клеток бластодермы может зависеть не только от толщины поверхностной плазмы, но и от общего количества образовательной плазмы в яйце, так как приток плазмы из глубоких частей яйца также может иметь место. Клетки бластодермы у *Holometabola* могут расти в высоту и даже включать в себя желток (*Pieris*, Истхэм, 1927; *Brachycera*). Повидимому, включения желтка в яйце в этих последних случаях настолько мелки и немногочисленны, что не могут уже служить препятствием для движений плазмы и морфогенетических процессов. Объем раздробившейся на клетки бластодермы части яйца по отношению к срединной массе яйца сильно возрастает у двукрылых и перепончатокрылых. Среди последних у муравьев дело доходит до образования необычайно крупных клеток экстраэмбриональной бластодермы и даже до полного дробления.

Величина зародышевой полосы по отношению к яйцу также представляет интерес в рассматриваемом отношении. Наименьшей по отношению к величине яйца зародышевой полосой обладают многие группы насекомых с неполным превращением: у *Thysanura*, *Blattodea*, *Phasmodea*, *Mantodea*, *Occidodea*, *Locustodea* длина зародышевой полосы далеко не достигает обычно длины яйца и выражается некоторой дробью последней. После своей закладки зародышевая полоса в этих случаях растет за счет желтка. У *Holometabola* зародышевая полоса обычно длиннее яйца; нередко она длиннее процентов на 50 (многие жуки); у двукрылых часто длиннее вдвое.

Дробление желтка на некоторых средних стадиях эмбриогенеза, когда уже имеется длинная сегментированная зародышевая полоса с зачатками конечностей, весьма типично для *Holometabola*; наоборот, у *Paurometabola* оно встречается лишь в виде редкого исключения. У некоторых муравьев (*Azteca*, по Стриндберг, 1916) дробление желтка наступает раньше, на стадии образования бластодермы; вероятно, это является следствием уменьшения количества желтка. Сильное обеднение желтком яиц эндопаразитических перепончатокрылых привело, как известно, к типичному полному дроблению.

Можно было бы думать, что количество неизрасходованного желтка в момент вылупления может служить показателем богатства желтком яйца. У стрекоз остаток желтка в средней кишке довольно значителен; у клопов он очень велик. Но у саранчевых при огромном количестве желтка в яйце к моменту вылупления его остается совершенно незначительное количество; возможно, что это объясняется сильным ростом и длительным развитием

зародыша. Величина остатка желточного запаса зависит, повидимому, от различных факторов.

Раннее обособление половых клеток наблюдалось только у насекомых с полным превращением. У *Paurometabola* полярные клетки не встречаются. Среди двукрылых полярные клетки найдены у весьма различных представителей отряда, характеризующихся бедными желтком яйцами; у жуков полярные клетки распространены, главным образом, среди листоедов (*Chrysomelidae*, Hirschler, в том числе, по нашим данным и у *Gastroidea viridula*, вопреки Гиршлеру, 1909); у перепончатокрылых они типичны для эндопаразитов, яйца которых многочисленны, но бедны желтком.

Количество образовательной плазмы и, в частности, степень развития поверхностной плазмы влияет на подвижность ядер при их выходе на поверхность. Зель (1930) показал, что скорость выхода ядер обратно пропорциональна их делимости. Прямыми подсчетами было установлено Зейделем, что насекомые, у которых наблюдаются полярные клетки, имеют значительно меньшее число клеток в составе бластодермы, чем те насекомые, которые полярных клеток не образуют. У ряда представителей различных отрядов насекомых с полным превращением (жуков, чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых) констатируется более слабая связь между клетками бластодермы, которые выпячиваются на поверхности яйца своими округленными наружными полюсами и легко отделяются друг от друга в результате фиксации. Малоклеточность, малое число участвующих в морфогенетических процессах клеток, является, наряду с наличием полярных клеток, явным показателем большей детерминативности развития; соприкосновение клеток друг с другом меньшими поверхностями также, повидимому, можно считать таким показателем. Экспериментальными работами по механике развития насекомых показано, что наиболее детерминированным развитием обладают двукрылые, перепончатокрылые, чешуекрылые и жуки, т. е. отряды *Holometabola*, поскольку они изучены.

Таким образом, основные типы постэмбрионального развития насекомых — неполное и полное превращение — могут быть характеризуемы и признаками эмбрионального периода развития. Основной комплекс этих признаков связан с количеством желтка в яйце. Происхождение полного превращения сопровождалось, повидимому, уменьшением количества желтка и вторичным возрастанием детерминативности развития.

Поступило
13 V 1940