

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Д. М. ШТЕЙНБЕРГ

**РЕГУЛЯЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ МЕТАМОРФОЗЕ
У НАСЕКОМЫХ**

САМОДИФФЕРЕНЦИРОВКА КРЫЛА У БАБОЧЕК

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 2 I 1945)

В одной из предыдущих работ⁽²⁾ мною было показано, что боковая поверхность гиподермы грудных сегментов гусеницы *Galleria mebonella* образует эмбриональную территорию крыла, за счет которой может происходить его регенерация в течение всего периода развития гусеницы.

Наиболее удобным методом для выяснения возможности самодифференцировки крыла за счет эмбриональной территории представлялась пересадка последней в один из сегментов брюшка, т. е. в область, достаточно удаленную от ее нормального местоположения. Для этой цели гиподерма вместе с имагинальным диском вырезалась, имагинальный диск отпрепаровывался в растворе Рингера, а гиподерма без диска пересаживалась на боковую поверхность одного из сегментов брюшка — чаще всего на 3-й или 4-й сегмент. Пересадке предшествовало вырезание соответствующего кусочка гиподермы в том месте, куда предполагалось пересадить трансплантат.

В большинстве случаев операция производилась на одном и том же экземпляре. В разных сериях варьировало место пересадки эмбриональной территории, которое выбиралось на разном удалении от медиальной дорзальной линии. Кроме того, в разных сериях варьировала ориентировка пересаженного кусочка относительно продольной оси тела; в большинстве опытов ориентировка сохранялась без изменений, иногда кусочек поворачивался на 180°. Операция производилась на двух последних гусеничных стадиях.

Пересаженная эмбриональная территория в ряде случаев дала восстановление имагинального диска, причем диск при окуклинии выворачивался наружу и образовывал зачаток крыла бабочки. Следующая таблица дает представление о числе полученных таким образом крыльев на брюшке куколки; в таблице приведены только опыты, которые прошли удачно и в которых гусеница нормально окуклилась.

Как видно из таблицы, число куколок, у которых развилось дополнительное крыло за счет пересаженной эмбриональной территории, невелико и в целом составляет всего 11,2% к числу всех опытов. Наибольшее число (21,2%) получено при пересадке территории последней гусеничной стадии на уровне стигмы брюшного сегмента, т. е. с сохранением в дорзовентральном направлении нормального местоположения в сегменте, так как имагинальный диск крыла находится как раз в том месте, где в других сегментах рас-

Количество опытов по пересадке эмбриональной территории на брюшные сегменты

Стадия	Пересадка с сохранением нормальной ориентировки				Пересадка с поворотом на 180° на уровне стигмы		Итого	
	на уровне стигмы		ближе к дорзальной линии		регенерация есть	регенерации нет	регенерация есть	регенерации нет
	регенерация есть	регенерации нет	регенерация есть	регенерации нет				
Последняя гусеничная стадия	11	41	3	29	—	33	14	103
Предпоследняя гусеничная стадия	1	10	—	6	—	—	1	16
Итого	12	51	3	35	—	33	15	119

положена стигма. Значительно труднее получить развитие крыла при пересадке ближе к дорзальной линии, т. е. дорзальнее стигмы (всего 9,4% регенератов). При повороте пересаженного кусочка на 180° развитие крыла получить не удалось. Хотя при операции предпоследней стадии развитие крыла получено только в одном случае, но сделать из этого какой-либо вывод нельзя, ввиду недостаточного большого числа удачных опытов, — тем более, что этот единственный экземпляр дал не только наиболее полное развитие крыла у куколки, но и дополнительное крыло у бабочки.

У всех 14 экземпляров, оперированных в течение последней гусеничной стадии, имагинальный диск вывернулся наружу и в некоторой степени расправился, сохраняя нормальную для крыла ориентировку в каудальном направлении. Длина его при этом достигает в среднем середины следующего сегмента; ожидать большего расправления было бы трудно, так как развитие происходит в совершенно чуждом месте и нагнетение крови, при нормальном развитии крыла играющее существенную роль в его расправлении, происходить не может.

С поверхности вывернутый диск покрыт обычным для крыла хитином со складками и бороздками, возникающими в результате неполного его расправления. Если представить себе расправление этих складок, то развившееся на брюшных сегментах крыло по своим размерам не будет отличаться от крыльев третьего класса, развивающихся на груди при удалении значительной части эмбриональной территории (3).

Единственный экземпляр (№ 941), развившийся из гусеницы, оперированной на предпоследней стадии, обнаруживает значительно большее развитие вывернутого крыла, чем остальные экземпляры: крыло разрослось у него на два с лишним сегмента, и многочисленные складки свидетельствуют об еще большем размере при нормальном расправлении.

Срезы через вывернутое на брюшных сегментах крыло показывают, что клетки гиподермы претерпевают те же самые гистологические изменения, что и клетки в нормальном крыле — базальная мембрана становится неясной, основание клетки вытягивается в длинные протоплазматические отростки, анастомозирующие между собой и образующие прямые связи эпителия верхней и нижней поверхностей крыла. Ядра клеток располагаются на разных уровнях. Между основаниями клеток образуются пустоты — лакуны, как и в нормаль-

ном крыле. Лакуны заполнены кровью, почти лишенной клеточных элементов, только отдельные кровяные клетки встречаются на срезах между протоплазматическими отростками эпителия. В дистальной части брюшного крыла эпителий более уплощен, ядра отстоят реже одно от другого, и только очень тонкие протоплазматические нити связывают эпителий верхней и нижней поверхностей.

У двухдневной куколки гистологическая дифференцировка сохраняется в общем такой же, только базальная мембрана становится еще менее интенсивной. Как известно, в нормальном крыле у куколки по кровяным лакунам проходят трахеи. У регенератов на брюшных сегментах трахеи или вовсе отсутствуют, или представлены единичными веточками. Таким образом, присутствие трахей не является обязательным условием выпячивания крыла, наличие их носит случайный характер и зависит, повидимому, от места образования регенерата: чем ближе к стигме, следовательно, чем ближе к боковому трахейному стволу, тем вероятнее наличие трахеальных веточек, растающих в регенерат.

Гистологическая дифференцировка эпителия крыла регенерата несколько отстает от дифференцировки при нормальном его развитии, так что крыло выворачивается как бы несколько преждевременно. Все же восстановление вызывает регулятивную задержку окукливания, совершенно так же как это было мною описано для восстановления крыла на соответствующем ему месте на грудных сегментах (3). Это в особенности ясно видно на тех экземплярах, которые лишены регенератов на груди и имеют только брюшной регенерат за счет пересаженной эмбриональной территории; так например, № 1046 окуклился на 13-й день с начала коконирования вместо 3-го дня при нормальном развитии куколки.

Из полученных 15 регенератов 14 были зафиксированы или погибли на стадии куколки. Дело в том, что по мере развития куколки регенерат на брюшке начинает подсыхать; образование его на несоответствующем месте, отсутствие правильной циркуляции крови, отсутствие или почти полное отсутствие трахей и вследствие этого несовершенство аэрации приводят к невозможности в большинстве случаев его дальнейшей дифференцировки и, вероятно, являются причиной задержки его в первые дни развития куколки.

Только в одном случае (№ 941) удалось получить бабочку, имевшую на брюшке добавочное пятое крыло (см. рисунок) размером 2,1 мм; многочисленные складки не позволяют определить его истинную форму и отнести его к переднему или заднему крылу. Поверхность крыла почти лишена чешуек, на всем крыле можно насчитать всего 23 чешуйки. Но эти чешуйки развиты нормально, не отличаясь от обычных своей формой и величиной. Среди них можно различить покровные срединные чешуйки и краевые, нитевидные, а также имеющие нитевидное основание, но расширяющиеся на конце. Из покровных чешуек две черные и две красноватые; такие чешуйки встречаются только на верхнем крыле бабочки, следовательно, чешуйки развились соответственно своему происхождению из эмбриональной территории мезоторакса. Таким образом, гистологическая дифференцировка эпителия доходит до своего нормального конца — образование чешуек независимо от местоположения регенерата; малое же



их число, вероятно, стоит в связи с уже указанным недостатком притока питательных веществ и аэрации. Пифо (1) в его опытах с трансплантацией кусочков гиподермы в жировое тело и образованием там изолированных эпителиальных пузырьков тоже получил самодифференцировку эпителия вплоть до образования нормальных чешуек.

Опыты по трансплантации эмбриональной территории крыла показали, таким образом, что клетки территории сохраняют в себе потенции к развитию крыла независимо от их окружения, причем развивающийся регенерат дает совершенно нормальную гистологическую дифференцировку, соответствующую происхождению эмбрионально-регенеративной территории.

Поступило
2 I 1945

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ H. Pierho, Biol. Zbl., 58, 7/8 (1938). ² Д. М. Штейнберг, Биол. журн. 7, 5/6 (1938). ³ Д. М. Штейнберг, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4 (1939).