

Л. К. ТИТОВА

**ОСОБЕННОСТИ РОСТА ЛАРВАЛЬНЫХ И ЭМБРИОНАЛЬНЫХ  
ИМАГИНАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ У *PIERIS BRASSICAE***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 21 III 1940)

Вопрос о способах роста тканей насекомых в личиночной стадии развития до сих пор не является окончательно разрешенным. По данным исследований (Tiegs, 1923, и Perez, 1910) рост личинок *Muscidae* и *Hymenoptera* происходит исключительно путем увеличения объема уже имеющихся личиночных клеточных элементов. По взглядам П. Иванова (1937) способ роста личиночных тканей стоит в прямой связи со степенью и способом метаморфоза. Как некоторые данные работ Berlese, Пospelova, Köhler'a, так и тот последовательный ряд метаморфоза, который дает П. Иванов, говорят за то, что у *Lepidoptera* рост личинки должен происходить путем размножения клеточных элементов. Но, с другой стороны, приводимая в работе Вермеля и Шершульской многовершинная вариационная кривая для ядер гиподермы наводит на мысль о существовании у них процессов индивидуального клеточного роста. Настоящее исследование ставит своей целью выяснение характера роста тканей *Lepidoptera* в личиночной стадии развития.

Исследование велось параллельно путем анализа тканей методом количественной биологии (биометрии) и путем гистологического изучения срезов. Исследовались ткани различной судьбы: эпителий средней кишки, подвергающийся при метаморфозе полному разрушению, гиподерма, испытывающая более или менее глубокие преобразования и переходящая непосредственно к имаго; нервная система, ларвальные элементы которой дегенерируют, но имагинальные постепенно образуются еще во время личиночной жизни. Для выявления особенностей роста эмбриональных имагинальных элементов по сравнению с таковым ларвальных были исследованы ткань имагинального диска крыла и клетки кишечных крипт.

В личиночный период жизни, у *Lepidoptera* основным фактором роста эмбриональной имагинальной ткани является процесс клеточного деления, что находит свое графическое выражение в одновершинности кривой (табл. 1).

В имагинальном диске крыла в течение гусеничной жизни имеет место смена способов роста органа: от роста путем увеличения размеров клеточных элементов, при сравнительно незначительном процессе размножения их, имагинальный диск крыла в 4-м гусеничном возрасте переходит к усиленному росту путем интенсивного митотического деления клеточных элементов, при замедлении процесса увеличения их средних размеров.

Рост ларвальных тканей происходит, главным образом, за счет интенсивного роста ларвальных клеток. Этот процесс разрастания отдельных клеточных элементов приводит к резким расхождениям в размерах между отдельными клетками и находит свое выражение в многовершинности и общей растянутости кривой.

В гиподерме на ряду с ростом ларвальных элементов имеет место процесс размножения менее специализированных ларвальных и имагинальных элементов, что находит свое выражение в большом значении квадратического отклонения для первой моды многовершинной кривой гиподермы гусеницы 4-го возраста и в ступенчатости той части этой кривой, которая расположена в отрицательном направлении от первой моды (табл. 2).

Таблица 1

Средние величины  $M$ , их разности, квадратические отклонения  $\sigma$  и количество клеток имагинального диска крыла

Возраст	$M$	Разность в класс. сов. пром.	$\sigma$	Количество клеток
2-й . . . . .	1 977,75	—	—	270
3-й . . . . .	2 916,65	1,86	$\pm 640,0$	470
4-й . . . . .	3 148,95	0,46	$\pm 750,0$	10,290
5-й . . . . .	2 535,0	-1,22	$\pm 655,0$	—

Таблица 2

Средние величины  $M$  ядер гиподермы

Возраст гусеницы	$M_1$	$M_2$	$M_3$
Перед вылуплением	1 240,0	—	—
2-го возраста . . . . .	2 850	—	—
3-го возраста . . . . .	3 470,0	5 392,0	—
4-го возраста . . . . .	4 401,7	7 250,0	8 750,0
5-го возраста . . . . .	3 543,6	4 267,8	6 750

Гистологическое и биометрическое изучение роста ларвальных элементов нервной системы гусеницы *Pieris brassicae* показало, что процесс усиленного разрастания отдельных клеточных элементов сопровождается дегенеративными явлениями, усиливающимися с ростом ларвальной клетки. Этот процесс заканчивается гибелью клетки.

Большая часть ларвальных ганглиозных элементов сохраняет некоторое время размеры, соответствующие 2-й моде многовершинной кривой ядер нервной системы 3-го и 4-го гусеничных возрастов. До этой границы ларвальные клетки сохраняют нормальное строение и лишь после перехода за нее в них заметны признаки дегенерации (табл. 3).

Таблица 3

Средние величины  $M$  изменчивости ядер торакального ганглия

Возраст	$M_1$	$M_2$	$M_3$	$M_4$	$M_5$	$M_6$	$M_7$	$M_8$
Перед вылуплением . . . . .	2 383,65	—	—	—	—	—	—	—
2-й возраст . . . . .	3 015,65	—	—	—	—	—	—	—
3-й » . . . . .	2 800,0	4 602,0	—	—	—	—	—	—
4-й » . . . . .	3 240,55	4 590,95	5 583,35	6 750,0	—	—	—	—
5-й » . . . . .	2 412,0	4 812,0	5 937,5	6 750,0	8 083,3	8 500,0	10 450,0	11 750,0

Процесс замены ларвальных ганглиозных элементов имагинальными начинается у *Pieris brassicae* в первых гусеничных возрастах и идет путем

образования более мелких имагинальных элементов, происходящих посредством размножения невробластов. Начиная с конца 3-го гусеничного возраста, в личиночной нервной системе можно видеть постепенный процесс дегенерации личиночных ганглиозных элементов, который менее выступает в 4-м гусеничном возрасте, где можно встретить уже дегенерировавшие ларвальные клетки.

В наиболее чистом виде способ роста ларвальной ткани проявляется в эпителии средней кишки, который при метаморфозе подвергается полному разрушению. Рост ткани происходит исключительно путем интенсивного роста клеточных элементов. Данный процесс проявляется здесь в чистом виде вследствие пространственного разграничения ларвальных и эмбриональных имагинальных элементов (табл. 4).

Таблица 4

Средние величины  $M$  эпителия средней кишки

Возраст гусеницы	$M_1$	$M_2$	$M_3$	$M_4$	$M_5$
Перед вылуплением . . . . .	2 170,0	—	—	—	—
1-го возраста . . . . .	4 406,0	—	—	—	—
2-го » . . . . .	4 550,0	7 516,0	—	—	—
4-го » . . . . .	5 942,0	11 527,3	17 166,6	20 500,0	23 500,0

В эмбриональной имагинальной части этой ткани мы находим процесс общего незначительного роста клеточных элементов, что стоит в связи с интенсивным размножением их. В ларвальном эпителии средней кишки, на ряду с интенсивным ростом всех клеток ларвального эпителия имеет место процесс усиленного разрастания значительной массы клеток до гигантских размеров. Этот процесс усиленного роста ларвальных элементов приводит к образованию многовершинных кривых у гусениц поздних возрастов (табл. 4).

Различия в размерах имагинальных и ларвальных элементов в ткани личиночной нервной системы и между отдельными клеточными элементами в гиподерме и в эпителии средней кишки делаются заметны в начале 3-го возраста и в конце его находят свое выражение в многовершинности кривой.

Степень увеличения клеточных размеров и степень многовершинности кривой зависят от степени специализации ларвальной ткани.

Последовательное изучение изменчивости клеточных элементов на всем протяжении гусеничного периода *P. brassicae*, подкрепленное изучением гистологических картин, показало, что высокоспециализированные личиночные ткани *Lepidoptera*, подвергающиеся разрушению при метаморфозе, в течение всего гусеничного периода растут за счет увеличения клеточного объема и в конце гусеничного периода погибают, потеряв вследствие высокой специализации способность к митозу и к передифференцировке. Наоборот, эмбриональные имагинальные элементы на всем протяжении гусеничной жизни продолжают размножаться митотически (их кривая соответственно остается одновершинной). Менее специализированные личиночные ткани в некоторой своей части сохраняют способность к митотическому размножению и передифференцировке и растут как за счет увеличения клеточного объема, так и путем митотического размножения клеточных элементов (гиподерма).

Что касается связи между размерным классом ядра и его морфологической характеристикой (Богоявленский, 1934 г.), то на основании настоящего исследования, в котором этот вопрос специально не разбирался, все

же можно сказать, что если у личинок *P. brassicae* и можно говорить о какой-либо корреляции между размером ядра и его строением, то лишь в пределах отдельной ткани. Некоторым исключением являются ядра имагинальных дисков, кишечных крипт и ядра, составляющие первую вершину многовершинных кривых гиподермы и нервной системы, строение которых однотипно. Однако это явление объясняется тем, что все указанные выше ядра принадлежат клеточным элементам различных эмбриональных имагинальных зачатков и, следовательно, на данном этапе развития по своей морфологической значимости они равны друг другу.

Отдел общей морфологии  
Отделения общей и сравнительной эмбриологии  
Ленинградского филиала ВИЭМ

Поступило  
23 III 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> Berlese, Zool. Anz., 24 (1901). <sup>2</sup> Богоявленский, Арх. анат., гист. и эмбр., XIII (1934). <sup>3</sup> Вермель и Шершульская, там же. <sup>4</sup> Pegaz, Arch. d. zool. exp. et gen., Ser. 5, 4 (1910). <sup>5</sup> Поспелов, Зап. Киевск. о-ва естествоиспыт., 21/4 (1911). <sup>6</sup> Tiegs a. Murray, Transact. of Roy. Soc. of South Australia, 46 (1922).