

Н. А. ИОФФ

К ВОПРОСУ ОБ ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ НАЕЗДНИКОВ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 16 IV 1948)

К. Н. Давыдов⁽³⁾ приводит данные Маршала, наблюдавшего у наездников (*Ageniaspis*, *Platygaster*) полное дробление, закладку средней кишки путем инвагинации, явление полиэмбрионии и т. д., что ставилось им в связь с паразитическим образом жизни. Сам Маршал в своей работе⁽²⁾, однако, считает нужным воздержаться от окончательных выводов, интересных с точки зрения эволюционной морфологии и сравнительной эмбриологии. Ганин, посвятивший ряд работ изучению эмбриогенеза той же группы паразитических перепончатокрылых⁽¹⁾, также не считает возможным дать исчерпывающий ответ по этому вопросу.

Попавший в мои руки материал по развитию наездника *Pseudaphycus* sp., одного из паразитов червеца Комстока, дал мне возможность убедиться в том, что это насекомое может послужить подходящим объектом для разработки упомянутой темы, что и побудило меня заняться изучением эмбриогенеза данного вида.

Методика наблюдений состояла в следующем: самка наездника *Pseudaphycus* sp. (или в других сериях *Coccophagus* sp.) подсаживалась к 4—5 особям червеца Комстока (или, соответственно, виноградного червеца). Через известные промежутки времени эти последние вскрывались в физиологическом растворе, и яйца наездников, выпадающие в раствор, фиксировались. Из одной части фиксированного материала изготовлялись тотальные препараты, другая шла на заливку и срезы. Работа начата в середине июня 1946 г. и велась с перерывами до сентября 1947 г. включительно.

Яйцеклетка *Pseudaphycus*, извлеченная из яичника самки, имеет удлинненную форму и размеры около 70 μ . Оболочка ее (хорион) образует с одного полюса яйца длинный отросток в форме трубочки слегка изогнутой формы. Эта трубочка представляет собой остаток питающей камеры. Само яйцо прозрачно и не содержит крупнозернистых включений. Зародышевый пузырек расположен эксцентрично — у полюса, противоположного трубочке (анимальный полюс). Последняя при прохождении яйца через яйцеклад, повидимому, прорывается, чем достигается доступ питательных веществ (тканевых соков и капелек жира червеца-хозяина) к эмбриону, еще облеченному в хорион и приступающему к активному питанию, как упомянуто мной выше, на ранних стадиях развития.

Яйцо наездника *Pseudaphycus*, отложенное и зафиксированное через 2 часа, имеет иную структуру: трубочка согнута, сморщена и непрозрачна; она приобретает коричневато-бурый оттенок, постепенно темнеющий и переходящий в черный цвет по мере дальнейшего развития яйца. Внутри яйцеклетки существенных изменений при этом

не наблюдается. Момент первых стадий дробления мне не удалось зафиксировать. Через 4—6—8 час. я наблюдал уже стадию, типичную для полного дробления морулы (на тотальном препарате), внутри которой, однако, оставалось центральное ядро. Через 10—12—20 час. наблюдался переход к стадии, напоминающей стадию бластулы, полость которой (бластоцель) заполнена плазмой и содержит сегментационные ядра (иногда одно), продолжающие размножаться и отходить к периферии, под уже имеющийся слой клеток бластодермы. Эта картина особенно типична для стадии 20—24 час. Дробящееся яйцо сильно увеличивается в объеме.

Как показывают дальнейшие наблюдения, первичный периферический слой клеток „бластулы“ представляет собой, повидимому, зачаток зародышевой оболочки. Настоящая бластодерма (т. е. эктодерма) возникает под ней впоследствии, на стадии 50—60 час. На всех после-

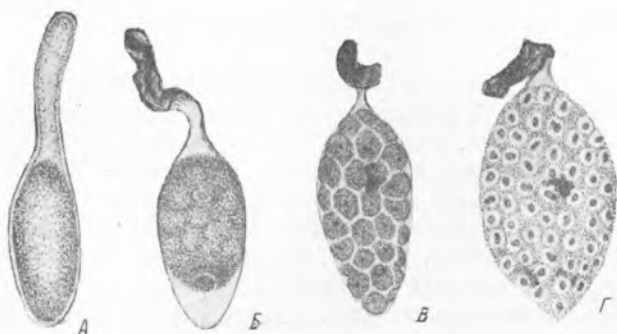


Рис. 1. А — зрелая яйцеклетка *Pseudaphycus* sp.; Б — яйцо *Pseudaphycus* через 2 часа после откладки в тело самки червеца Комстока; В — дробление, стадия морулы; Г — образование бластодермы

дующих стадиях эмбрион, заключенный еще в хорион, имеет сформированную зародышевую оболочку. Факт ранней закладки у *Pseudaphycus* зародышевой оболочки, развивающейся из продуктов дробления первого порядка, вполне гармонирует с наблюдениями Ганина, отмеченными в его работе (1) на других объектах. Эта зародышевая оболочка сравнима, повидимому, с трофанхионом полиэмбрионических видов.

Стадия 70—72 час. характеризуется образованием полости внутри зародыша и возникновением небольшого углубления на одном пункте бластодермы, с одного бока бластулы. Края его вначале имеют одинаковую толщину, а затем один край, расположенный ближе к трубке, начинает понемногу утолщаться изнутри, слегка обособляясь от нижнего. Эта щель с ее утолщенными краями на данной стадии весьма напоминает бластопор с его губами, что позволяет ожидать здесь процесс инвагинации бластодермы. По краям этого углубления, обращенным внутрь, действительно наблюдается хорошо заметное скопление клеток. Каждое такое скопление представляет собой продолжение поверхностного слоя бластодермы, загибающегося через края щели внутрь полости зародыша (бластоцеля). В дальнейшем процесс этот приводит к возникновению глубокой щели, ограниченной со стороны внутренней полости зародыша рядом клеток, представляющих собой зачаток энтодермы. Это стадия закладки средней кишки. На следующих стадиях полость кишки увеличивается и замыкается со стороны щелеобразного просвета. Одновременно с этим начинается дифференцировка по краям щели, причем верхний край превращается в головную, а нижний — в хвостовую лопасти изогнутой в дор-

зальном направлении и сближенной своими концами зародышевой полоски.

На стадии 72—74 час. наблюдается также возникновение центра пролиферации клеточного материала на внутренней стороне бластодермы с вентральной стороны зародыша ближе к головной лопасти. В дальнейшем здесь возникает гроздеобразный тяж крупных клеток — зачаток парных пищеварительных желез эмбриона, направленных от переднего головного конца к заднему. Далее зародышевая полоска начинает постепенно укорачиваться, в связи с чем наблюдается раздвигание краев упомянутой щели. Дальнейшая дифференцировка зародышевой полоски, охватывающей собой всю поверхность эмбриона (внезародышевая эктодерма которого с самого начала отсутствует), приводит к сегментации мезодермы — закладке сомиров.

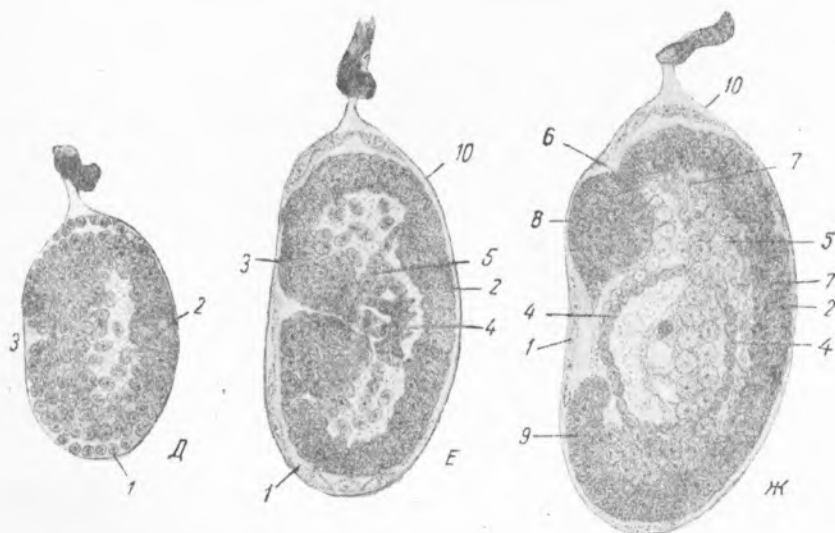


Рис. 2. Д — начальная стадия инвагинации с дорзальной стороны эмбриона; Е — стадия закладки средней кишки; Ж — стадия дифференцировки головной и хвостовой лопастей. 1 — зародышевая оболочка, 2 — вентральная сторона зародыша, 3 — дорзальная сторона, 4 — закладка средней кишки, 5 — зачаток пищеварительных желез, 6 — стомодеум, 7 — мезодерма, 8 — головная лопасть, 9 — хвостовая лопасть, 10 — хорион

Одновременно с этим наблюдается появление углубления стомодеума над верхним краем головной лопасти. Вскоре стомодеальное углубление приводит к образованию пищевода, который немедленно после соединения с полостью кишечника приступает к своей функции, о чем можно судить на живом зародыше по хорошо заметным глотательным движениям. По прошествии нескольких часов полость кишечника эмбриона, заключенного еще в хорион, начинает наполняться капельками жира втянутого жирового тела хозяина.

Вышедший из оболочки эмбрион имеет вначале шарообразную форму. В дальнейшем наблюдается вытягивание его в длину и превращение в червеобразную подвижную личинку со слабо дифференцированным передним отделом, в области которого развиваются внутренние хитиновые челюсти, напоминающие по своей функции *mastax* коловраток. В конце метаморфоза наблюдается изгибание личинки в вентральном направлении, в чем выражается заключительный этап бластокинеза (стадия анатрепсиса). Между стадией личинки и куколки наблюдается промежуточная переходная форма „предкуколки“ (или „ложной куколки“), характеризующаяся прогрессивным

развитием головного отдела и закладкой конечностей и наружных частей полового аппарата.

Остановиваясь подробнее на ранних стадиях эмбриогенеза наездников, в частности на процессе дробления и закладки кишечника и зародышевой полоски, я считаю возможным отметить тенденцию к возврату к примитивному типу этих процессов, что обуславливается, без сомнения, отсутствием желтка в яйцах этих паразитических насекомых. Именно с этой точки зрения следует оценить такие явления, как переход к полному (или приближающемуся к полному) типу дробления и образованию зародышевой полоски из всей эктодермы зародыша. Что же касается закладки энтодермы и архентерона, то, пока обработка моего материала не доведена до конца, я воздержусь от окончательных заключений.

Существование непосредственной связи между полостью зачатка кишечника на самой ранней стадии его закладки с просветом упомянутой выше щели, по моему мнению, говорит о том, что это явление не случайное и что мы имеем дело в данном случае с процессом обособления головной лопасти эмбриона, связанным на данной стадии с закладкой кишечника. Однако щелеобразное углубление поверхности бластодермы с дорзальной стороны эмбриона, повидимому, не может быть приравнено бластопору, гомологом которого является зародышевая бороздка, расположенная вдоль вентральной стороны эмбриона по средней линии зародышевой полоски.

Как этот последний факт (если он будет подтвержден в дальнейшем), так и описанные выше явления, касающиеся характера дробления и закладки зародышевой полоски, следует рассматривать как ценогенез и как переход к иному типу развития, причиной которого, как я уже заметил, является отсутствие запасов питания в яйце перешедшего к паразитизму насекомого.

Институт ботаники и зоологии
Академии Наук УзССР

Поступило
12 IV 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ M. G a n̄i n, Z. wiss. Zool., 19, H. 3, 381 (1869). ² P. M a r é c h a l, Arch. Zool. expér. et gén., 4, 485 (1905—1906). ³ К. Н. Д а в ы д о в, Эмбриология беспозвоночных, 1914.