

Д. М. Штейнберг

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗВИТИЯ ИМАГИНАЛЬНЫХ
ОРГАНОВ НАСЕКОМЫХ[D. M. STEINBERG. MORPHOGENETIC ANALYSIS OF THE DEVELOPMENT
OF IMAGINAL DISCS IN INSECTA — HOLOMETABOLA]

Настоящее сообщение посвящено анализу морфогенетических процессов, происходящих при развитии наружных имагинальных органов насекомых Holometabola. Как известно, эмбриональные зачатки органов — имагинальные диски — закладываются в гиподерме и имеют форму небольших, впячивающихся внутрь мешочков. В период их дальнейшего роста полость мешочка в большей или меньшей степени теряет связь с внешней средой, а сам диск в значительной степени отчленяется от гиподермы. На более поздних стадиях к гиподермальной закладке подрастают мышечные, соединительнотканые, трахейные и нервные элементы, вступающие с ней в различные взаимосвязи, в зависимости от перспективного значения зачатка органа. Исходя из этой последовательности процессов, могут быть проанализированы три следующих один за другим этапа развития: 1) закладка дисков, 2) их рост и обособление от гиподермы, 3) взаимосвязи дисков с другими тканями, создающие возможность развития различных органов.

1. ЗАКЛАДКА ИМАГИНАЛЬНЫХ ДИСКОВ

Первый процесс — закладка дисков — приурочен всегда к определенным участкам тела эмбриона или личинки, хотя и протекает у различных насекомых на разных стадиях их развития — в яйце, при отрождении личинок или в постэмбриональный период. Вопрос, подлежащий рассмотрению, может быть сформулирован следующим образом: каковы причины, определяющие строго определенную локализацию дисков; зависит ли это от неравноценности гиподермальных клеток — мозаичности гиподермы, или от вне ее лежащих факторов, индуцирующих формирование дисков? Удобными объектами для исследования этого вопроса являются виды насекомых с поздним обособлением имагинальных дисков; у них презумптивная ткань будущих имагинальных органов входит еще в состав покрова молодых личинок. Любое экспериментальное вмешательство тем самым значительно упрощается. Кроме того, у подобных видов гиподерма личинок остается менее специализированной, клетки ее сохраняют способность к делению, а ткань в целом — регенеративные свойства.

Особенно благодарным объектом для анализа поставленного вопроса является *Galleria mellonella* L.; у этого вида имагинальный диск крыла закладывается лишь у гусениц третьей стадии, а диск конечностей — у гусениц последней стадии. Способность к регенерации диска крыла сохраняется у *G. mellonella* L. вплоть до начала коконирования гусениц (Штейнберг, 1938), а диска ноги — до первых дней развития последней стадии.

При внешней однородности клеток гиподермы тергитов и плейритов второго и третьего сегментов груди гусениц *G. mellonella* L. эти клетки качественно неравноценны. Взаимосвязи клеток гиподермы между собой определяют существование на каждом из этих сегментов пары эмбриональных территорий, все части которых потенциально способны к развитию крыловых зачатков (Штейнберг, 1938). На более ранних стадиях каждая из территорий охватывает площадь, равную правой или левой половине одного из сегментов; ко времени прекращения питания гусениц территория сокращается до небольшой каемки, прилегающей с дорзальной стороны к имагинальному диску. При удалении дисков за счет клеток, входящих в состав территории, возможна регенерация зачатка, причем периферическая часть территории способна лишь к ограниченной регенерации несовершенного органа.

При трансплантации всей территории или ее части без имагинального диска на брюшные сегменты или на переднегрудь из ткани трансплантата возможно образование крыловых дисков, а после метаморфоза — дифференцированных крыльев (Штейнберг, 1945, 1949а); при этом на переднегрудь крыло развивается более совершенным, чем на любом из брюшных сегментов. При имплантации в полость тела гусениц гиподермы второго или третьего сегментов груди, взятой от молодых особей еще до того, как у них началось формирование имагинальных дисков, в образующемся эпителиальном пузырьке (Pierpho, 1938) развивается имагинальный диск крыла, выворачивающийся в полость пузырька и при метаморфозе дифференцирующийся в крылоподобную структуру (Штейнберг, 1950). Аналогичные результаты получены и в опытах с личинками жука-листоеда *Melosoma saliceti* Ws. (Штейнберг, 1949б).

Возможность развития имагинальных дисков крыла за счет клеток эмбриональной территории вне ее нормальной локализации убедительно свидетельствует, что необходимым и достаточным условием развития диска является существование системы гиподермальных клеток, образующих по бокам второго и третьего сегментов груди своеобразные территории. При этом не только за пределами территории гиподерма не способна к образованию дисков, но и в ее пределах потенциальные возможности клеток неравноценны.

Наиболее полноценное восстановление органа возможно за счет участков клеток, непосредственно прилегающих с дорзальной стороны к месту погружения диска; они же наиболее длительно сохраняют способность к регенерации. Наоборот, периферические части эмбриональной территории способны к образованию дисков лишь при дополнительной их стимуляции. Так, наиболее удаленные от диска клетки дорзальной части территории могут быть вовлечены в процесс формирования имагинального диска крыла лишь при пересадке их вблизи происходящего рядом процесса регенерации (Штейнберг, 1949а). Аналогичные отношения имеют место и на переднегрудь, гиподерма которой самостоятельными потенциями к развитию крыла не обладает, но, будучи пересажена в область уже происходящего регенеративного процесса, регуляционно вовлекается в процесс формирования диска. Таким образом, формообразовательные возможности гиподермы векториально падают от места погружения диска до периферии территории. Нормально диск возникает в центральной части территории, обладающей максимальной активностью. Наличие градиента регенераторной активности позволяет правильнее характеризовать эмбриональную (регенеративную) территорию как градиент-поле (Huxley and de Beer, 1934).

Имагинальный диск конечности возникает у гусениц на границе первого и второго члеников ларвальной ноги. Его регенерация, однако, возможна не только за счет непосредственно прилегающих к диску гиподер-

мальных клеток, но и за счет более удаленных, образующих покров стеральной и плевральной частей грудных сегментов (Штейнберг, 1938). Таким образом, вокруг имажинального диска конечности имеется эмбриональная территория, подобная таковой вокруг крылового диска. Периферическая ее часть способна к формированию лишь неполноценных конечностей, что, возможно, указывает на существование и в эмбриональной территории ноги градиентных различий морфогенетических потенциалов. Однако более детально это градиент-поле не проанализировано. При трансплантации территории конечности она способна путем самодифференцировки сформировать имажинальную конечность, практически на любом участке тела гусеницы (Bodenstein, 1935, 1937, 1941; Штейнберг, 1951). Аналогичные данные по конечностям получены и на других насекомых (Furukawa, 1940; Mauser, 1938; Balazuc, 1945).

Все вышеприведенные экспериментальные данные с несомненностью свидетельствуют, что возможность закладки диска полностью предопределяется самой системой гиподермальных клеток, образующих на определенных участках тела гусеницы специфические градиент-поля дисков крыла или конечности. Диски возникают в области наиболее высокого градиента, независимо от подстилающих гиподерму тканей или органов.

2. ПЕРЕМЕЩЕНИЕ КЛЕТОК ГИПОДЕРМЫ

Вторым подлежащим рассмотрению этапом развития дисков является собственно процесс погружения клеток: чем он определяется, каковы материальные предпосылки, обуславливающие формирование и рост диска на ранних стадиях его закладки? Изучение гистологических картин при нормальном развитии диска крыла *G. mellonella* L. убеждает в том, что погружение клеток происходит преимущественно с дорзальной стороны, что связано с дорзовентральным перемещением клеток, и в меньшей степени с вентральной стороны, вследствие происходящего навстречу вентродорзального перемещения; погружения же клеток с переднего или заднего края диска не происходит.

Наличие дорзовентрального перемещения клеток легко прослеживается при различных повреждениях гиподермы. Хорошим индикатором при этом является хетотаксия. Щетинки гусениц *G. mellonella*, связанные с деятельностью специализированных клеток, не способны к регенерации, так же как и щетинки гусениц *Vanessa urticae* L. (Bodenstein, 1930). Если вырезать участок гиподермы, не повредив дорзальной пары щетинок, то после эпителизации раны, совершающейся за счет перемещения по кровяному струпу гиподермальных клеток, и последующей линьки можно наблюдать отчетливое смещение оставшихся неповрежденными щетинок, причем всегда в вентральном направлении. Эпителизация раны никогда не вызывает переднезаднего перемещения не затронутых операцией щетинок, в каком бы положении по отношению к ране они ни находились до повреждения. В связи с ранней детерминацией хитиновых структур куколки, предопределяемой еще в покрове незрелых гусениц (Bodenstein, 1936; Bytinski-Salz, 1936; Штейнберг, 1938), перемещение гиподермальных клеток при эпителизации вблизи спинной медиальной линии вызывает у куколки, как следствие перемещения клеток в поврежденном сегменте, смещение характерного киля, проходящего по середине тергитов куколки. При этом смещение участка киля направлено всегда только вентрально и при любом варианте опыта не происходит вперед или назад.

Дорзовентральная полярность и зависящая от нее подобная же направленность клеточных движений особенно отчетливо проявляются при трансплантации участков гиподермы с левой стороны тела на правую и обратно, что неизбежно связано с нарушением в трансплантате естественного распо-

ложения градиентов (Штейнберг, 1949а). Если при этом нарушается дорзовентральная ось, т. е. дорзальный край пересаженного кусочка оказывается обращенным к брюшной стороне гусеницы, а, соответственно, вентральный край к спинной стороне, то перемещение клеток в пересаженном кусочке извращается на 180° и не приводит к согласованному с гиподермой реципиента развитию органа. Вследствие этого развиваются множественные имагинальные диски, а позднее и конечные органы — крылья; из них одно закладывается из тканей хозяина и ориентировано нормально, другое развивается из трансплантата и ориентировано дорзальным краем к брюшной стороне; третье возникает как зеркальное удвоение второго крыла, развивается, как и второе, из тканей трансплантата и ориентировано нормально. Анализ закладки имагинальных дисков и конечных размеров крыла показал (Штейнберг, 1949а), что третье крыло должно рассматриваться как результат регуляторно-компенсаторной регуляции ткани на извращение полярности трансплантата и зависящего от этого извращения обратного перемещения клеток при образовании имагинального диска второго крыла.

Если же при пересадке ткани справа налево не нарушать дорзовентральную ось и пересадить кусочек так, что его передний край будет повернут назад, а задний — вперед, то такое извращение полярности переднезадней оси не изменяет направления движения клеток и приводит к образованию двух ориентированных нормально крыльев, из которых одно развивается из тканей хозяина, другое — из клеток трансплантата (Штейнберг, 1949а). Удвоения развиваются при этом варианте опыта довольно редко и то только при сближении обоих зачатков имагинальных дисков и их смещении при операции в дорзовентральном направлении. Нормальная ориентировка развивающихся из трансплантата крыльев является показателем недетерминированности процесса их развития в направлении продольной оси тела животного, что вполне согласуется с отсутствием перемещения клеток при закладке диска с переднего и заднего его краев.

Согласованность процессов движения клеток на разных сегментах тела гусеницы при пересадке гиподермы с среднегруди на заднегрудь и обратно приводит к возможности образования химерных крыльев (Штейнберг, 1945, 1949а). В этом случае структуры, связанные с отдельными клетками (специфические волоски, чешуйки, *frenulum*), развиваются в соответствии с происхождением образующих их клеток, удостоверяя тем самым химерный характер крыла; в целом же крыло оказывается регуляторно вполне гармонично сформированным органом, способным к ограниченной функции.

Возможность развития крыльев в эпителиальных пузырьках при имплантации гиподермы в полость тела гусеницы также бесспорно доказывает значение перемещения клеток при закладке диска, так как какие-либо другие факторы, например мышечное сокращение, в условиях подобного опыта исключаются. С другой стороны, при образовании эпителиального пузырька регенерация предварительно удаленного диска затрудняется, так как движение клеток, направленное на формирование обрастающей ткани пузырька и по своему направлению прямо противоположное образованию диска, тормозит процесс его регенерации; в большинстве случаев диск вообще не развивается (Штейнберг, 1950).

При образовании имагинальных дисков конечностей процессы направленного движения клеток не могут быть достаточно точно исследованы. Однако возможность развития удвоения конечностей при определенных вариантах опытов и химерных конечностей (Bodenstein, 1935, 1937), а также образование имагинальных дисков конечностей в эпителиальных пузырьках при имплантации гиподермы первого-второго члени-

ков гусеничных ног (Штейнберг, 1951) позволяют утверждать, что перемещение клеток при развитии имажинальных дисков конечностей является таким же обязательным процессом, как и при закладке имажинальных дисков крыла.

3. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГИПОДЕРМЫ С ДРУГИМИ ТКАНЯМИ

Третья группа процессов, подлежащих анализу, протекает на более поздних стадиях развития имажинальных дисков. Рост их идет сначала за счет продолжающегося подворачивания гиподермальных клеток с дорзальной и вентральной сторон. Однако уже на ранних стадиях формирования дисков, одновременно с подворачиванием начинается усиленное размножение клеток собственно дисков; за счет этого процесса и происходит главным образом их рост. Характер устанавливающейся поздней взаимосвязи дисков с другими тканями определяется уже специфическими особенностями тех или иных дисков, их перспективным значением. Какой орган разовьется из диска — конечность или крыло, — предопределяется на очень ранних стадиях, задолго до закладки дисков, вероятно еще у эмбриона в яйце. Специфичность ткани проявляется также и в том, что химерных ного-крыльев в разных вариантах сращения гиподермы получить не удастся (Штейнберг, 1951). От этого зависит и специфичность связи, устанавливающейся между разными дисками и другими тканями.

Для крыльев наибольшее значение имеют связи трахей с лакунарной системой. Прямые наблюдения еще старых авторов, а также более поздними работами (Köhler, 1932; Behrends, 1935; Hundertmark, 1935) было показано, что система лакун обособляется в дисках крыла до начала вращивания в них трахей, и хотя впоследствии связанное с лакунарной системой жилкование крыла в значительной степени перестраивается, но трахейная система всегда развивается, как зависимая от лакунарной. С этими прямыми наблюдениями вполне согласуются и данные экспериментальных исследований. При развитии за счет трансплантированной гиподермы крыльев на переднегруди формируется и нормальная система лакун, в которые частично врастают и отдельные трахеи. То же наблюдается и в химерных крыльях (Штейнберг, 1949а). Лакуны развиваются и в случаях развития крыльев в эпителиальных пузырьках в полости тела (Штейнберг, 1950). В этих экспериментах в отдельных случаях наблюдалось образование в зачатках крыльев и отдельных трахей и трахеол, но проследить их генезис не удалось. Независимое образование лакун и зависящее от направления лакун вращивание в них трахей может, во всяком случае, считаться точно установленным фактом.

При развитии конечностей решающую роль играют устанавливающиеся взаимосвязи гиподермальной закладки с мышечными элементами. В опытах с трансплантацией зачатков конечностей *G. mellonella* L. на другие сегменты тела, а также с их имплантацией в полость тела брюшка гусеницы (Штейнберг, 1951) было показано, что расчленение конечностей становится возможным лишь при установлении контакта между гиподермальной закладкой диска и миобластами. В тех случаях, когда подобное соприкосновение не устанавливалось, конечность принимала форму вытянутого цилиндрического, палочкообразного органа, полого и нерасчлененного. У отдельных экземпляров наблюдалось проникновение в полость зачатка лишь единичных миобластов, и в этих случаях перетяжка зачатка, т. е. появление расчлененности, имела место лишь в тех точках, где миобласты соприкасались с гиподермой. Так как, однако, в нормальной конечности расчлененность возникает не беспорядочно, а сформировываются отдельные части конечности строго постоянных раз-

меров, то следует считать, что в определенных участках гиподермы возникают какие-то влияния, определяющие приближение миобластов и их укрепление в этих точках, после чего в этих местах начинают формироваться гиподермальные впячивания, характерные для границы сегментов. Таким образом, места будущего расчленения предопределяют гиподермой, но само расчленение возможно лишь при контакте с эмбриональными мышечными элементами.

4. ВЫВОДЫ

1. Развитие наружных имагинальных органов предопределяется гиподермой.

2. Кутикулярные структуры гусеничного, куколочного и имагинального покровов, присущие отдельным клеткам, детерминируются на очень ранних стадиях и развиваются мозаично, соответственно своему происхождению.

3. Орган, как целое, развивается с широкими регулятивными возможностями, возникающими на основе направленного перемещения гиподермальных клеток.

4. На ранних стадиях закладки имагинальных органов имеют значение лишь взаимодействия клеток гиподермы между собою, что приводит к образованию специфических градиент-полей.

5. На более поздних стадиях устанавливаются формативные связи гиподермы с другими тканями, при участии которых только и может развиваться имагинальный орган. Направляющее значение в этой связи сохраняется за гиподермой.

ЛИТЕРАТУРА

- Штейнберг Д. М. 1938. Регуляционные процессы при метаморфозе у насекомых. II. Эмбриональные территории крыла и ноги в гиподерме гусениц. Биол. журн., 7 : 993—1012.
- Штейнберг Д. М. 1945. Регуляционные процессы при метаморфозе у насекомых. IV. Самодифференцировка крыла у бабочек. Докл. АН СССР, XLVIII : 71—72.
- Штейнберг Д. М. 1947. Экспериментально полученные химерные крылья у бабочек. Докл. АН СССР, LVIII : 945—948.
- Штейнберг Д. М. 1949а. Формообразовательные возможности гиподермы при развитии крыла у вошинной моли (*Galleria mellonella* L.). Изв. АН СССР, сер. биол., 3 : 340—374.
- Штейнберг Д. М. 1949б. Регуляционные процессы при метаморфозе у жуков. Уч. зап. Лен. Гос. унив., сер. биол., 20 : 207—228.
- Штейнберг Д. М. 1950. Возможности развития крыльев бабочек при пересадке зачатков их в полость тела. Докл. АН СССР, LXXI : 1159—1162.
- Штейнберг Д. М. 1951. Морфогенетические основы расчлененности конечностей насекомых. Энтом. обозр., XXXI : 450—462.
- Balazuc I. 1945. La teratologie des Coléoptères. II. Expériences de transplantation chez *Tenebrio molitor*. Theses. Fac. Sc. Paris.
- Behrends I. 1935. Über die Entwicklung der Lacunen, Ader und Tracheesystems während der Puppenruhe im Flügel der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. Zeitschr. f. Morph. u. Okol., 30 : 573—596.
- Bodenstein D. 1930. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Borsten bei *Vanessa urticae*. Zeitschr. f. Insectenbiol., 25 : 23—35.
- Bodenstein D. 1935. Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. III. Analyse der Entwicklungspotenzen der Schmetterlingsbeine. Roux Arch., 133 : 156—192.
- Bodenstein D. 1936. Das Determinationsgeschehen bei Insecten mit Ausschluss der frühembryonalen Determination. Erg. d. Biol., 13 : 174—234.
- Bodenstein D. 1937. Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. IV. Zur Analyse experimentell erzeugter Bein-Mehrfachbildungen. Roux Arch., 136 : 745—813.
- Bodenstein D. 1941. Investigations on the problem of metamorphosis. VIII. Studies on leg determination in insects. Journ. exp. Zool., 87 : 31—53.
- Bytinski-Salz H. 1936. Entwicklungsphysiologische Experimente über die Wirkung der disharmonischen Chromosomen-Kombination. Roux Arch., 129 : 356—378.
- Furukawa H. 1940. Transplantation experiments on appendages of *Anisolabis maritima* (Dermaptera). Jap. Journ. Zool., 8 : 479—535; 9 : 109—126.

- H u n d e r t m a r k A. 1935. Die Entwicklung des Flügel des Mehlkäfers *Tenebrio molitor*, mit besonderer Berücksichtigung der Häutungsvorgänge. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol., 30 : 504—543.
- H u x l e y I. S. and G. R. d e B e e r. 1934. The elements of experimental Embryology.
- K ö h l e r W. 1932. Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia Kühniella* Z., mit besonderer Berücksichtigung des Zeichnungsmusters. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol., 24 : 582—681.
- M a u s e r E. 1938. Synchroner Metamorphose deplantierte Vorderbeine mit den Wirtstiere *Dixippus morosus*. Biol. gener., 14 : 179—211.
- P i e p h o H. 1938. Wachstum und Metamorphose an Hautimplantaten bei der Wachsmotte *G. mellonella*. Biol. Zentralbl., 58 : 356—366.

Зоологический институт
Академии Наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

Basing on the morphological and experimental investigations made by the author, the report examines the interaction processes in cells and tissues, accompanying the development of imaginal discs on the wings and the extremities of some Insecta-Holometabola. The *Galleria mellonella* L., some other butterflies and the Chrysomelid-beetle *Melasoma saliceti* Ws., have served the main objects of investigation. Experiments in removing imaginal discs together with the adjoining hypoderma in some caterpillars of different age have shown that there exist, around the discs, embryonic and regenerative gradient fields, there different parts, every one to its own degree, being capable of producing imaginal organs. By grafting parts of such fields, with their discs preliminary removed, it has been possible to demonstrate that they can regenerate and develop wings and extremities not only at any segment of the body but in epithelial bladders as well, when the hypoderma is implanted into the body cavity of a caterpillar or a beetle larva. Histological investigations in plunging imaginal discs into the body cavity result in the conclusion that this process should be considered as an active cell displacement. Numerous experiments in grafting the embryonic fields of the wing from the right side of a caterpillar to its left one tend to the same conclusion. This operation disturbs inevitably the normal disposition of the field gradients between the donor and the recipient and causes the development of numerous and chimeric wings of different kinds.

The results of these experiments, according to the analysis made, suggest the conclusion that the cell motion accompanying the formation of the wing imaginal discs is always directed from the dorsal side towards the ventral one. The direction of the tracheal growth depends on the disposition of the imaginal disc lacunes on the wing. A contact with mioblasts gives the possibility of the imaginal extremity germ dismemberment.

Zoological Institute
Academy of Sciences of the USSR,
Leningrad.
