

К. И. Ларченко

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА НАСЕКОМЫХ

[К. И. ЛАРЧЕНКО. REGULARITIES OF THE INSECT ONTHOGENESIS]

Настоящая работа является кратким изложением результатов двадцатилетних эколого-гистологических исследований насекомых. Эти исследования были посвящены выяснению роли жировой ткани и клеток крови в развитии отдельных видов — представителей различных систематических групп. Выяснение этого вопроса требовалось для объяснения зависимости развития и размножения насекомых от факторов внешней среды.

Помимо собственных данных были использованы эколого-гистологические материалы аспирантов и научных сотрудников ВИЗР, работавших при моей консультации, и литературные данные.

Литература по насекомым очень богата данными о строении, развитии и назначении тканей и органов у личинок, куколок и взрослых. Крайне важно отметить, что наиболее дифференцированные — специализированные ткани и органы (нервная, мышечная ткани, пищеварительная, выделительная, дыхательная, половая системы, органы чувств и т. д.) — были изучены с достаточной полнотой для бесспорного заключения об их функциях и роли в организме. Наименее дифференцированные ткани, развивающиеся в преимагинальный период, — клетки крови, жировое тело, эмбриональные зачатки, или так называемые имагинальные диски, — в функциональном отношении трактовались противоречиво. Их роль в развитии и жизнедеятельности насекомых оставалась не вполне ясной. Вследствие этого взаимозависимость между высокодифференцированными и недифференцированными тканями оставалась не вскрытой. Особенности строения насекомых оценивались по сумме признаков, которая не объясняла процессов развития и их связей с внешней средой. На эту сторону было обращено в моей работе основное внимание.

Клетки крови и жировое тело изучались у насекомых с полным и неполным превращением на каждой фазе и стадии жизненного цикла, с момента выхода личинки из яйца до конца жизни имаго. Были исследованы: из бабочек — пестрянка (*Theresia ampelophaga* Bayle), непарный шелкопряд (*Porthetria dispar* L.), гроздевая листовертка (*Polychrosis bothrana* Sch.), яблоневая плодожорка (*Laspeyresia pomonella* L.), озимая, хлопковая подгрызающие совки (*Agrotis segetum* Schiff., *Chloridea obsoleta* F.), совка гамма (*Phytometra gamma* L.), луговой мотылек (*Loxostege sticticalis* L.), мучная огневка (*Ephestia kühniella* Z.), восковая моль (*Galleria melonella* L.), репная и капустная белянки (*Pieris rapae* L. и *P. brassicae* L.); из перепончатокрылых — желтоголовая оса (*Scolia dejeani* Lind.); из жуков — хрущи — майский (*Melolontha melolontha* L., *M. hippocastani* F.), мраморный (*Polyphylla fullo* L.), июньский (*Amphimallon solstitialis* L.); долгоносики — казарка (*Rhynchites bacchus* L.), букарка (*Rhynchites pauxillus* Germ.), свекловичный долгоносик (*Bothynoderes punctiventris* Germ.);

короеды (*Ips typographus* L., *Pityogenes chalcographus* L.), шелкоуны (*Agriotes obscurus* L.); из клопов — вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.); из тлей — филлоксеры (*Phylloxera vastatrix* Pl.); из червецов — виноградный червец (*Pseudococcus citri* Risso); из прямокрылых — азиатская саранча (*Locusta migratoria* L.), и др.

Клетки крови и жировое тело изучались у указанных видов на полевом и экспериментальном материале, при учете условий питания, температуры, влажности и изменений во внутреннем строении организма. Полученные данные сопоставлялись с конечными результатами развития личинки, куколки и взрослого насекомого. Сравнительные эколого-гистологические данные по всем фазам указанных видов послужили основанием для ряда теоретических и практических выводов.

У всех исследованных видов установлено, что когда личинки развиваются в благоприятных условиях питания, температуры и влажности, т. е. развитие протекает нормально, смертности не отмечается, и взрослые реализуют большую яйцепродукцию, то жировая ткань почти целиком заполняет полость тела. Свободные пространства полости тела с гемолимфой незначительны по размеру, а свободные элементы в гемолимфе — мезенхимные клетки и гемоциты — почти не встречаются.

У личинок, развивающихся в резко неблагоприятных условиях, где смертность доходит до 100%, а следовательно переход в следующую фазу не происходит, жировая ткань почти или совершенно отсутствует. При отсутствии жирового тела личинки погибают преимущественно на 1-й стадии, а доживающие до взрослой личинки отличаются тем, что, кроме свободных гемоцитов, заключают значительное количество мезенхимных элементов, окутывающих трахейные стволы.

В промежуточных условиях, когда выживает часть личинок, наблюдается различное количество жировых клеток и гемоцитов. Видимо, что чем меньше жировых клеток, тем больше свободных мезенхимных и гемоцитов. Одним из доказательств этого является способность таких личинок капсулировать паразитов и инородные тела за счет образования соединительнотканых слоев из мезенхимных клеток и гемоцитов. Личинки с хорошо развитой жировой тканью теряют способность капсулировать паразитов из-за недостаточного количества в гемолимфе свободных клеток.

Превращение недифференцированных мезенхимных клеток в гемоциты или в жировые давно установлено у многих видов рядом исследователей (Wielowiejski, 1883; Schaeffer, 1889; Graber, 1891; Поспелов, 1910; Hufnagel, 1918; Wegener, 1923; Поярков, 1929; Ларченко, 1937, 1950, и др.).

Наши материалы убеждают в том, что превращение мезенхимных клеток в гемоциты или в жировые не предопределено в постэмбриональной жизни, а совершается под влиянием условий питания, что образование жировых клеток происходит у каждого вида не на любой поедаемой пище, а лишь на определенной, предпочитаемой в определенных условиях температуры и влажности воздуха. В связи с этим биохимический состав резервных отложений в жировых клетках, повидимому, специфичен для вида. У насекомых с неполным превращением откладываются только жировые отложения, а у личинок насекомых с полным превращением — у представителей одних семейств — только жиры, а у других (хрущи, проволочники) — жиры и белки.

Независимо от присущего виду характера отложений, связанного с пищевой специализацией, со спецификой обмена веществ, зависимость развития личинок от развития и состояния жирового тела оказывается всегда постоянной. Для объяснения этого закономерного явления изучались процессы кроветворения, т. е. источники и пути образования мезенхимных элементов.

Вопрос о кроветворении у насекомых не был решен до настоящего времени. По мнению одних, новые клетки гемолимфы и жирового тела образуются за счет делений; по мнению других, они образуются, в основном, за счет особых образований, так называемых кроветворных масс клеток, расположенных обычно у имагинальных дисков в голове, груди и брюшке. Оставалось недоказанным, почему кроветворные массы клеток в некоторых случаях отсутствуют, и, несмотря на это, личинки успешно заканчивают свое развитие.

Кроме того, кроветворные массы клеток, прилегающие к имагинальным дискам, не признавались производными последних, так как считалось, что мезодермальные клетки не могут возникать в эктодермальных образованиях.

Наши исследования показали следующее: при успешном развитии жирового тела кроветворные массы клеток у имагинальных дисков отсутствуют с 1-й личиночной стадии; при недоразвитии жирового тела от имагинальных дисков, от их внутренней части, отделяются пласты мезенхимных клеток, которые, разрыхляясь, превращаются в гемоциты.

При отсутствии кроветворных масс клеток у имагинальных дисков личинки наступают без длительных задержек; сами диски и все другие ткани и органы развиваются в обычном для вида направлении. Когда кроветворные клетки отделяются от дисков в большем количестве, наступает задержка в их развитии и в развитии всего организма. У личинок, доживающих до взрослой стадии, при недостаточном количестве жирового тела кроветворение не прекращается; в таких случаях диски не переходят к формированию имагинальных тканей и органов, личинка в куколку не совершается, и личинка погибает до начала гистогенеза и гистолиза.

Гистологические картины срезов с имагинальных дисков привели к заключению, что источником образования мезенхимных клеток являются эмбриональные зоны гиподермы и ее производные образования. Эмбриональные зоны становятся имагинальными дисками каждого сегмента. Они отличаются у представителей различных систематических групп временем своего появления в каждом сегменте, расположением, сложностью строения, потенциальными возможностями к длительному воспроизведению новых клеток.

Из эктодермы развиваются покровы, придатки тела — крылья, органы чувств, трахеи, протоки половых желез; из мезодермы — мускулатура и мезенхимные клетки, превращающиеся в жировую ткань и гемоциты. Внутреннюю часть диска я рассматриваю, как зону роста мезенхимных клеток и имагинальных тканей.

Выяснение источника образования мезенхимных клеток и условий, благоприятствующих переходу их в жировое тело, дает возможность ответить на вопросы: почему в одних случаях в области дисков имеются кроветворные массы клеток, а в других случаях они отсутствуют; почему при отсутствии жировых клеток и длительном кроветворении личинка в куколку, т. е. переход личинки в следующую фазу, не происходит.

Если условия питания личинки неблагоприятны, то мезенхимные клетки развиваются в гемоциты. Взрослые гемоциты теряют способность делиться; они, как известно, не долговечны, требуют замены, восстановления; без них за счет одной гемолимфы обмен веществ не совершается. В таких случаях эмбриональные клетки в имагинальных дисках, под влиянием обмена веществ, неблагоприятных условий жизни, превращаются в новые мезенхимные клетки, в новые пласты кроветворных клеток. Если условия питания личинки благоприятны, присущий виду обмен веществ с необходимостью приводит к дифференцировке мезенхимных клеток в жировые. Мезенхимные клетки, образующие матрикс трахей,

в этих случаях на месте изменяются в жировые клетки. Поэтому кроветворные массы клеток в области дисков не образуются, а жировая ткань располагается по ходу трахей. Отличительные особенности жировой ткани у представителей различных систематических групп зависят, в основном, от строения трахейной системы и характера резервных отложений. Объяснение процессов кроветворения и их связи с условиями существования личинки и состоянием тканей внутренней среды дает возможность морфологически охарактеризовать взаимозависимость между недифференцированными и высокоспециализированными тканями и понять направленность развития в организме, морфогенетические корреляции, процессы стадийности развития и требования вида к условиям существования. Под направленностью развития я понимаю закономерное изменение внутреннего строения под влиянием необходимых виду условий существования, отражающихся, в первую очередь, на тканях внутренней среды, как на наиболее лабильных тканях, непосредственно участвующих в обмене веществ. Изменения в тканях внутренней среды сказываются на развитии эмбриональных зачатков, что и обуславливает процессы стадийности.

Таким образом, под стадийностью я понимаю процессы изменений во внутренней среде, подготавливающие переход из одной фазы развития в другую через изменения направленности развития в эмбриональных зонах роста.

Определить требования вида — значит выяснить, какие условия питания и жизни являются обязательными, ведущими к развитию, и какие — вынужденными, ведущими к гибели или, в крайнем случае, к изменению вида. Для определения требований вида на личиночной фазе достаточно проанализировать состояние жирового тела, так как оно отражает физиологическую полноценность особи, успешность развития; присущий виду обмен веществ. Так как удовлетворение требований вида возможно в строго определенных экологических условиях, то разнообразие последних и привело к разнообразию форм при наличии общих закономерностей онтогенеза.

Изучение клеток крови не привело исследователей к установлению лейкоцитарных формул, отражающих специфику вида и его физиологическую полноценность. Имеющиеся данные скорее приводят к заключению, что у всех насекомых все типы гемоцитов могут быть сведены к 5 или 7 типам. Клетки крови насекомых отличаются размерами ядра, плазмы, характером отложений жира и белка; между ними имеются переходы.

По нашим данным, биологическая специфика личинок и их физиологическая полноценность могут быть определены не по гемоцитам, а по жировому телу, а лейкоцитарные формулы могут служить лишь показателем неблагоприятных или недостаточно благоприятных условий жизни.

Объяснение стадийности изменением тканей внутренней среды, изменением обмена веществ и связанным с этими явлениями изменением направленности процессов развития в эмбриональных зачатках приводит к пониманию метаморфоза и объяснению процессов гистогенеза и гистолиза. Причины метаморфоза не объясняли ни фагоцитарная, ни гуморальная, ни гормональная теории.

Переход дисков в новую фазу развития осуществляется тогда, когда количественные изменения в клетках внутренней среды перейдут в качественные, т. е. когда клетки внутренней среды заполнятся присущими виду резервными отложениями, когда в силу этого изменится обмен веществ и вызовет исключение процессов кроветворения. (Чтобы на смену старой наступила новая фаза развития, необходимо изменение одних морфо-физиологических процессов и замена их другими, которые создаются на основе старых). При отсутствии жировой ткани процессы кроветворения не прекращаются и переход дисков в новую фазу не наступает. Если

этот переход вызвать искусственно, с помощью введения гормонов, получение полноценной особи исключается, так как дальнейшее развитие может осуществляться лишь при наличии жиробелковых отложений.

Исключение кроветворения и переход дисков в новую фазу вызывают два взаимообусловленных процесса — гистогенез новых тканей и гистоллиз старых. Продукты распада тканей обогащают лимфу растворенными белковыми веществами. Это вызывает прекращение питания. Белок из гемолимфы переходит в жировые клетки и откладывается в жировых каплях, образуя жиробелковые отложения (как у личинок хрущей и проволочников при питании). Эти отложения по составу равноценны желтку яйца. Все дальнейшее развитие и переход насекомого во взрослую фазу осуществляются только при наличии жиробелковых запасов. После их полного использования развитие прекращается.

Переход во взрослую фазу связан с тем, что клетки имагинальных дисков, утратив полностью эмбриональные свойства, становятся высоко дифференцированными, изменившись в новые имагинальные ткани и органы. Вследствие исчезновения эмбриональных зон в гиподерме, дальнейший рост и линьки насекомого прекращаются. Это и характеризует имаго.

Развитие теперь продолжается только в эмбриональных зачатках, в так называемых гонадах, где клетки растут и дифференцируются в половые. Процесс этот, как и длительность жизни взрослого насекомого, зависит от длительности сохранения резервных отложений в жировом теле, которые обеспечивают жизнедеятельность клеток внутренней среды и обмен веществ в целом. Так как кроветворение у имаго отсутствует и новые клетки в гемолимфе не появляются, то длительность сохранения жировой ткани и определяет всю дальнейшую жизнь организма.

Жировые отложения у насекомых с неполным превращением и жиробелковые у насекомых с полным превращением предопределяют необходимость дополнительного питания имаго, при котором обеспечивается построение желтка. У насекомых с неполным превращением созревание половых продуктов оказывается возможным лишь при белковом питании и только в том случае, если в наличии будет иметься достаточное количество жировых запасов, которые обеспечивают длительность жизнедеятельности тканей внутренней среды и длительность жизни всего организма. При отсутствии жировой ткани с достаточным количеством отложенных жиров благоприятные условия на имагинальной фазе не восстанавливают жизнедеятельности особи. История предшествующего развития сказывается непоправимо. Это установлено на филлоксере, виноградном червце и на вредной черепашке.

У насекомых с полным превращением созревание половых продуктов оказывается возможным без питания имаго, в благоприятных условиях температуры и влажности, при получении воды, углеводного питания — нектара — и, наконец, при питании растительными и животными тканями. Во всех случаях длительность жизни насекомого, его плодовитость и интенсивность питания зависят, в первую очередь, от количества жирового тела, приобретенного в преимагинальный период.

Яйцепродукция непитающихся бабочек и жуков (июньский хрущ, пестрянка, шелкопряды), питающихся водой (гроздевая листовертка, яблоневая плодоярка), питающихся нектаром (совки, луговой мотылек, желтоголовая оса и др.) тем больше, чем выше вес куколок, т. е. чем больше они имеют жиробелковых отложений. Питание нектаром не увеличивает запаса жиробелковых отложений, но благоприятствует их использованию и более длительному сохранению, что увеличивает жизнедеятельность особи.

Успешная реализация жирового тела с жиробелковыми отложениями зависит также от условий температуры и влажности, концентрации нектара.

У насекомых, питающихся растительными и животными тканями (хрущи, долгоносики, мухи, хищники и др.), без дополнительного питания не происходит созревания, так как накопленных жиробелковых запасов оказывается недостаточно для длительной жизнедеятельности внутренней среды.

От количества жирового тела зависит жизнедеятельность насекомого, его активность, интенсивность питания. Питание приводит к целесообразному использованию жирового тела, а в некоторых случаях и к пополнению жиробелковыми отложениями, но только при получении определенной для вида пищи и при наличии еще жизнедеятельных клеток жирового тела. После использования жиробелковых отложений и разрушения жировой ткани благоприятные условия не восстанавливают больше жизнедеятельности организма.

Все сказанное о значении жирового тела на имагинальной фазе подтверждает правильность выводов о кроветворении у насекомых на личиночной фазе за счет эмбриональных зачатков и об отсутствии этого процесса на других фазах. Развитие и длительность жизни организма на куколочной и имагинальной фазах зависит от длительности жизни жировых клеток.

На фазе яйца внутренняя среда — желток — равноценен отложениям жирового тела. Желток отражает весь пройденный жизненный путь организма, обусловленный пищевой специализацией и обменом веществ.

Оценив значение жирового тела на каждой фазе развития насекомого и направленность процессов развития в его жизненном цикле, мы приходим к следующему заключению: закономерности онтогенеза у отдельных видов являются результатом тех требований, которые вид предъявляет на каждой фазе развития и удовлетворение которых приводит к определенным морфологическим изменениям всей внутренней организации и, в первую очередь, к изменениям тканей внутренней среды. Изменения морфологические, тесно взаимосвязанные, конечно, соответствуют изменениям физиологическим.

Определение требований вида, т. е. необходимых виду условий питания, температуры и влажности, дает возможность решать практические вопросы, в частности, причины массовых размножений вредных видов.

На основе эколого-гистологических исследований были установлены требования к условиям существования у вредной черепашки, а самое главное — ее пищевая специализация. Работой Бабаян доказано, что полный цикл развития этого вида осуществляется лишь при питании созревающими зернами злаковых культур и что при завершении этого питания клопы приобретают физиологическую полноценность, переживают зимовку и весной реализуют большую яйцепродукцию. Эти данные были использованы мною для объяснения причин нарастания и снижения численности этого вредителя и построения прогнозов массового его размножения в европейской части СССР.

В годы с пониженными, против многолетних, температурами в весенне-летний период самые длительные сроки созревания самых позднеспелых пшениц (40 дней от цветений до полной спелости) проходят раньше, чем завершается жизненный цикл черепашки от основных яйцекладок. Несовпадение сроков развития основных кормовых растений и черепашки приводит к снижению ее численности, к депрессии.

В годы с повышенными температурами вредная черепашка завершает цикл развития от основных яйцекладок и завершает питание до наступления полной спелости зерновых культур. В таких случаях идет нарастание ее численности. После двух таких лет третий год дает уже вспышку массового размножения.

Независимо от того, что численность подавляется целым рядом абиотических и биотических факторов, массовое размножение не прекращается до тех пор, пока окрыление клопов не совпадет с полной спелостью посевов.

Разработанная методика прогнозов позволила предсказать конец депрессии черепашки в европейской части СССР в 1945 и начавшееся нарастание численности этого вредителя с 1946 г. на Украине, на Кавказе и, в особенности, в Краснодарском крае. На основании этих данных была предсказана вспышка массового размножения этого вредителя в 1948 г. и дальнейшее нарастание численности, вплоть до 1955 г. включительно.

Это фактически подтверждено действительностью. Кроме того, на основании тех же расчетов были вычислены периоды массовых размножений и депрессий черепашки в европейской части СССР за ряд десятилетий, которые полностью совпали с литературными сведениями.

ЛИТЕРАТУРА

- Ларченко К. И. 1937. Цикл развития жирового тела лугового мотылька и озимой совки и его связь с созреванием и плодовитостью. Энтомолог. обозр., XXVII, № 1—2 : 29—75.
- Ларченко К. И. 1950. Закономерности онтогенеза насекомых. Диссертация.
- Поспелов В. П. 1910. Постэмбриональное развитие и имагинальная диапауза у чешуекрылых. Зап. Киевск. общ. естествоисп., XXI, 4 : 163—418.
- Поярков Э. Ф. 1929. Тутовый шелкопряд. Изд. Аз. инст. шелковод., Ташкент : 1—512.
- Grabner V. 1891. Über die Blutkörperchen der Insekten. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, LXIV : 9—44.
- Hufnagel A. 1918. Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.). Arch. Zool. Exp. Gen., 57 : 47—202.
- Schaeffer C. 1889. Beiträge zur Histologie der Insekten. Zool. Jahrb., Anat., III : 626—636.
- Wegener M. 1923. Über Bildungsherde der Hämocyten bei Lepidopteren-Larven (*Zerynthia polyxena* Schiff.). Zool. Anz., LVII : 28—38.
- Wielowiejski H. R. 1883. Über den Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung. Zool. Anz., VI : 318—322.

Зоологический институт
Академии Наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

Oecological and histological studies were undertaken in order to determine the role that the blood cells and adipose tissue play in the development and reproduction of some insect species representing different taxonomic groups.

Some contradictory opinions having been advanced according to the function of adipose body, blood cells and the elements of the embryonal zone in the imaginal discs, so that the part they took in the insect development and activity was not clear enough. Therefore the mutual relations between differentiated and undifferentiated tissues during the development of the organism have not been thoroughly understood.

The blood cells and adipose body both of some Holometabola and Hemimetabola have been examined under the field and experimental conditions, taking into consideration food, temperature and humidity and changes produced in the histological structures of the whole organism.

The data thus obtained were compared with the ultimate results of the larval, pupal and adult development.

These comparative ecological and histological data on all the phases of the development of a number of species were used for some further theoretical and practical conclusions.

The state and the development of adipose body depend largely on nutrition, temperature and humidity and are of a great importance for the individual development of a specimen, its longevity and potential fecundity.

The more favourable are the life conditions the greater is the adipose body developed; under the least favourable conditions only blood cells develop successfully while the undifferentiated elements of mesenchyma are considerable.

The metamorphosis of the elements of mesenchyma either into hemocytes or adipose cells is not predetermined within the post-embryonic period but depends on nutrition. In any species the adipose cell formation takes place only under certain conditions of nutrition, temperature and humidity. Therefore the biochemical composition of the reserve materials accumulated in the adipose cells is probably specific for each species. The insects of a complete metamorphoses store fat and albumen, those of incomplete metamorphosis store only fat.

The specificity of nutrition during the larval and adult stage which effects the yolk formation and the egg production is determined by certain reserve materials in the adipose body of the given species.

Though the reserve materials in the adipose tissue as well as the nutrition of the species are different the dependence of the larval development on the adipose tissue condition is always constant. The constancy of this dependence is due to the peculiarities of the process of blood formation in insects which is the formation of the elements of mesenchyma. The latter are formed in the embryonic zones of the hypodermis and of the imaginal discs.

Zoological Institute,
Academy of Sciences of the USSR,
Leningrad.
