

А. А. Панов

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СУДЬБА НЕЙРОБЛАСТОВ, НЕЙРОНОВ И
КЛЕТОК НЕЙРОГЛИИ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ
КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА *ANTHERAEA PERNYI*
GUÉR. (LEPIDOPTERA, ATTACIDAE)**

[A. A. P A N O V. ENTSTEHUNG UND SCHICKSAL DER NEUROBLASTEN, NEURONEN
UND NEUROGLIALZELLEN IM ZENTRALNERNVENSYSTEM VON *ANTHERAEA PERNYI*
GUÉR. (LEPIDOPTERA, ATTACIDAE)]

В развитии центральной нервной системы насекомых с полным превращением исследователей издавна привлекали преимущественно два этапа ее становления: эмбриональный период и период метаморфоза в узком смысле слова, включающий предкуколку и куколку. При этом большинство работ посвящено либо исследованию эмбриогенеза, либо превращению нервной системы личинки в нервную систему взрослого насекомого. Таким образом терялась связь между этими двумя важнейшими формообразовательными периодами в развитии нервной системы, равно как и организма в целом. Лишь немногие авторы (Murray and Tiegs, 1935; Schrader, 1938; Tiegs and Murray, 1938) включили в круг своих наблюдений все индивидуальное развитие целиком. Но даже в этом случае не было получено достаточно полной картины происходящих изменений, поскольку авторы занимались лишь описанием гистологических препаратов, не пытаясь каким-либо образом количественно сравнить различные этапы формирования нервной системы.

Правда, в последнее время появилось несколько работ с применением количественного метода к изучению онтогенеза центральной нервной системы насекомых (Power, 1952; Hinke, 1958; Neder, 1959), однако в них авторы ограничились только использованием немногих количественных характеристик, полностью игнорируя непосредственные микроскопические наблюдения. В результате этого оказался утраченным тот важный принцип сочетания количественного исследования с микроскопическим наблюдением и описанием гистологических картин, который с успехом был впервые применен в изучении нервной системы насекомых Ханстремом (Hanström, 1926, 1928, 1930).

Автором настоящей работы проведено исследование развития центральной нервной системы дубового шелкопряда, в котором сделана попытка восстановить указанное единство и выяснить, какие процессы формирования структуры ганглиев протекают в те или иные периоды онтогенеза насекомого и каким образом это отражается на их росте.

Поскольку полученный материал не укладывается в рамки одной журнальной статьи, он разбит на 2 части, публикуемые отдельно. В данной статье сообщаются результаты наблюдений над возникновением и судьбой основных клеточных элементов ганглиев центральной нервной системы дубового шелкопряда.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования использовались гусеницы и куколки, полученные от выкормки на срезанных ветках дуба, которая проводилась под Москвою и в Закарпатье. Перед фиксацией насекомые наркотизировались эфиром и надрезались в нескольких местах. После этого они погружались в жидкость Буэна, где оставались значительный срок.

Выпрепарированные ганглии заливались в парафин. Срезы, толщиной 4—10 μ , окрашивались железным гематоксилином Гейденгайна и азановым методом по Гейденгайну. Окраска триоксигематейном Ганзена с подкраской эозином дала значительно менее ясные картины.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И СУДЬБА ОСНОВНЫХ ТИПОВ КЛЕТОК

Нейробласты и материнские ганглиозные клетки. Образование нейробластов в эмбриональный период протекает у дубового шелкопряда приблизительно так же, как и у других насекомых (Johannsen and Butt, 1944). В период между 2-м и 3-м днями эмбрионального развития при температуре около 20° некоторые клетки эктодермы по сторонам нервной бороздки становятся более крупными и постепенно выходят из эктодермального слоя, располагаясь свободно между ним и скоплением образовавшихся ранее мезодермальных клеток. Возникшие таким образом нейробласты имеют шаровидные ядра и относительно богаты цитоплазмой. Вскоре после своего выделения нейробласты начинают митотически делиться неравным образом. Большая дочерняя клетка сохраняет положение и функцию материнского нейробласта, тогда как меньшая из них (так называемая материнская ганглиозная клетка) располагается более проксимально и вскоре делится, образуя 2 равные по величине клетки.

Нейробласты и материнские ганглиозные клетки оживленно делятся с 3-го по 5-й день развития яйца. На 6-й день эмбриогенеза, когда зародыш, закончив бластокинез, уже лежит брюшной стороной на поверхности желтка, происходит массовое отмирание нейробластов и материнских ганглиозных клеток. В поверхностных слоях ганглиев в это время встречается большое число пикнотических ядер. Из всех нейробластов в ганглиях брюшной цепочки не сохраняется ни одного, тогда как в мозге остаются 4 пары одиночных нейробластов, приуроченные к грибовидным телам и обонятельному центру дейтоцеребрума. Кроме того, эмбриональные клетки сохраняются в зрительных центрах. То же самое наблюдал у мельничной огневки Шрадер (Schrader, 1938).

У эмбрионов после бластокинеза и у гусениц 1-го возраста имеются только упомянутые 8 нейробластов, которые неравными делениями образуют материнские ганглиозные клетки, делящиеся в свою очередь равномерно. Лишь у одной гусеницы 1-го возраста (1-й день питания) удалось найти нейробласты с небольшим количеством дочерних клеток, не относящиеся ни к грибовидным телам, ни к обонятельному центру.

Однако во 2-м и особенно в 3-м возрасте происходит образование новой порции нейробластов. В ганглиях брюшной цепочки появляется небольшое число их, тогда как в мозге возникновение новых нейробластов носит массовый характер и протекает следующим образом.

У только что слинявшей гусеницы 3-го возраста по всей поверхности волокнистого вещества среди ядер нейроглии встречаются особого рода клетки, резко отличающиеся от нейроглиальных размером и структурой ядра (рис. 3). При сравнении с заведомо нервными клетками (рис. 19, *нк*), лежащими снаружи от них, они выделяются более светлой плазмой, большей дисперсностью хроматина в ядре и одним-двумя крупными ядрышками, которые в большинстве нервных клеток мелки и слабо выделяются среди общей массы хроматина. Такие же крупные ядрышки имеются в нейросекреторных клетках и действующих нейробластах.

Окружение описываемых клеток состоит из ядер нейроглиальных клеток, которые мелки, имеют разнообразную форму (круглые, овальные, яйцевидные и т. п.), с одним маленьким ядрышком и точно рассеянным хроматином (рис. 1—4, *гл4*).¹ Среди таких ядер встречаются несколько

¹ Обозначения на рис. 1—20: *ам* — амеобцит; *ев* — волокнистое вещество; *гл1* — основные клетки перинейриума; *гл2* — клетки подстилающего слоя оболочки ганглия; *гл3* — гигантские глиальные клетки; *гл4* — клетки глии на поверхности нейропиля; *дег* — распадающиеся клетки оболочки мозга; *нб* — нейробласт; *нк* — нервные клетки; *ип* — нейральная пластинка; *тр* — трахея.

более крупные ядра (рис. 1), структурой схожие с первыми, но отличающиеся, помимо размеров, иногда тем, что вокруг них слабо вырисовывается контур округлого тела клетки с бледной цитоплазмой (рис. 2). В течение более ранних этапов развития гусениц таких клеток заметить не удастся.

При просмотре достаточно большого числа срезов мозга можно подобрать целый ряд переходов от ядра, ничем не отличающегося от нейроглиаль-

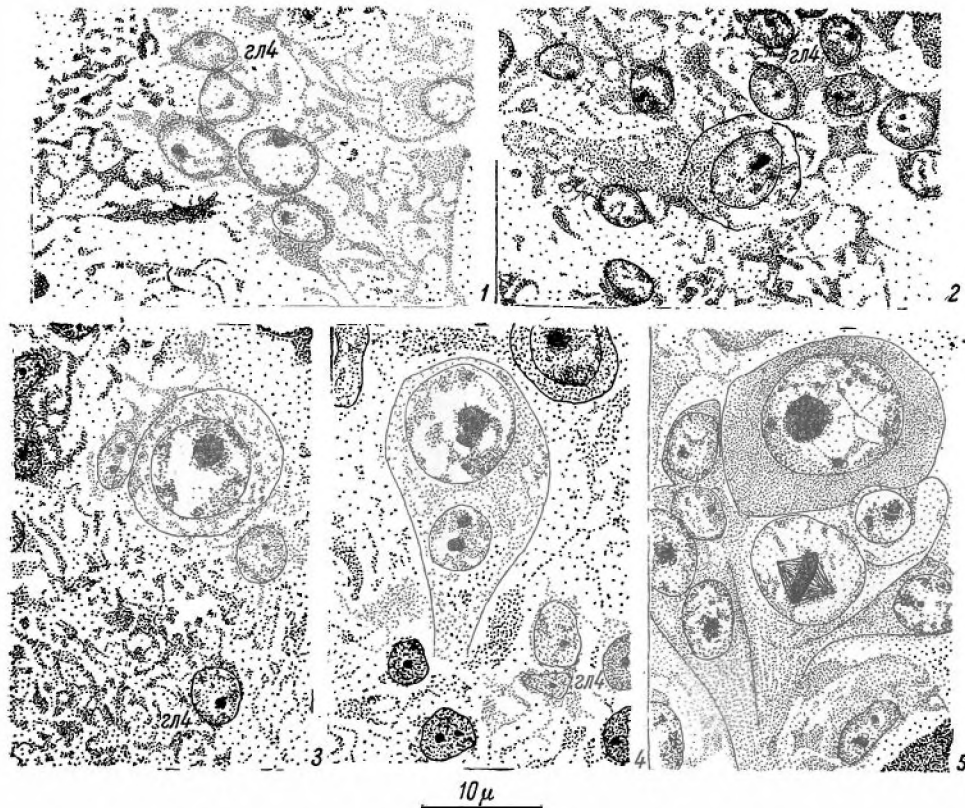


Рис. 1—5. Образование нейробласта нового поколения в головном мозгу гусеницы 3-го возраста дубового шелкопряда.

ного, до более крупного ядра с едва намечающимися границами тела клетки и далее к крупным клеткам, описанным выше. При этом процесс видифференциации сводится к росту ядра и тела клетки, укрупнению ядрышек и образованию хорошо заметной оболочки клетки. Как уже говорилось, первоначально цитоплазма описываемых клеток значительно светлее цитоплазмы действующих нейробластов и нервных клеток. Однако после того как эти клетки начинают делиться их плазма становится плотнее, приближаясь по окраске к цитоплазме остальных клеток (рис. 4 и 5). Таким образом, выделение новых нейробластов у дубового шелкопряда лишь немногим отличается от наблюдавшегося у мельничной огневки, у которой недифференцированные клетки распространены по всему слою нейронов (Schrader, 1938), а не только по границе с волокнистым веществом.

Вновь выделившиеся нейробласты путем неравного деления образуют дочерний нейробласт и материнскую ганглиозную клетку; последняя делится на 2 одинаковые клетки. По мере образования дочерних клеток нейробласт все далее и далее отодвигается от поверхности нейропиля, вдвигаясь в слой нервных клеток. Деятельность новых нейробластов продолжается неодинаково долго в брюшной цепочке и в головном мозге. Если в туловищных ганглиях митозы нейробластов относительно часты

у гусениц 4-го—начала 5-го возрастов, а у предкуколки не встречаются, то в мозге обильные деления нейробластов видны даже у молодых куколок.

Для оценки интенсивности деятельности нейробластов и материнских ганглиозных клеток в различные периоды онтогенеза на примере нейробластов грибовидных тел была высчитана частота их митозов и соотношение частот митозов нейробластов и материнских ганглиозных клеток, которые приведены в таблице.

Как видно из таблицы, частота делений нейробластов грибовидных тел у эмбрионов, в середине личиночного развития и у предкуколок

Активность нейробластов грибовидных тел дубового шелкопряда

	Фазы развития					
	эмбрионы 7—10-го дней n = 84	гусеницы конца 3-го возраста n = 88	предку- колки первых двух дней n = 76	куколки		имаго n = 32
				1-го и 2-го дня n = 84	10-го и 13-го дня n = 76	
Процент делящихся нейробластов.	20.2	21.6	22.4	31.0	19.7	13.3
Отношение числа митозов нейробластов к числу митозов материнских ганглиозных клеток. . .	1:1.70	1:1.42	1:1.35	1:1.04	1:1.27	1:1.05

приблизительно одинакова. У молодых куколок она возрастает, но затем снова падает. Однако и у молодых имаго встречаются делящиеся нейробласты. Больше всего делящихся материнских ганглиозных клеток по отношению к делящимся нейробластам у эмбрионов.

Далее происходит падение величины этого отношения вплоть до молодых куколок, когда на 1 делящийся нейробласт приходится практически 1 делящаяся материнская ганглиозная клетка. Во 2-й половине кукольного периода относительное число делящихся материнских ганглиозных клеток несколько возрастает, но у молодых имаго возвращается на уровень куколок первых дней.

Отсюда вытекает, что у дубового шелкопряда нет оснований говорить о том, что в течение личиночной жизни происходит задержка делений материнских ганглиозных клеток, их постепенное накопление и следующее за этим в течение кукольного времени массовое деление с образованием большой порции новых нервных клеток, как это описано у мельничной огневки тем же Шрадером. Данные последнего, однако, базируются только на простом сравнении препаратов, содержавших большее или меньшее количество материнских ганглиозных клеток. Сравнения интенсивности делений этих клеток у гусениц и куколок, как это сделано в данной работе, Шрадер не проводил.

Что касается изменения частоты делений нейробластов на протяжении каждого гусеничного возраста, то число митозов нейробластов и материнских ганглиозных клеток растет день ото дня в течение всего возраста, независимо от ритма линек.

Нервные клетки. В настоящей статье на разбираются сложные процессы дифференциации нервных клеток головного мозга. Приводимые ниже наблюдения относятся преимущественно ко 2-му грудному ганглию.

Дифференциация нервных клеток происходит уже к 4-му дню эмбрионального развития, о чем свидетельствует возникающее к тому времени волокнистое вещество. С этого момента развитие отростков нервных клеток идет с неослабевающим темпом в течение всего эмбриогенеза, что выражается в увеличении процентного содержания нейропиля в ганглии.

Тела нервных клеток эмбрионов малы и одинаково бедны цитоплазмой, расположенной тонким ободком вокруг круглого или овального ядра (рис. 10—11, *нк*).

В первые дни жизни гусениц основную массу нервных клеток составляют бедные плазмой нейроны, диаметр ядра которых равен 7—9 μ . Среди них у заднего края ганглия между основаниями коннективов встречается несколько богатых плазмой клеток с диаметром ядра 11—12 μ , которые, по-видимому, относятся к системе непарного нерва. Очевидно, именно эти клетки Титова (1949) приняла за нейробласты.

В течение личиночной жизни происходит постепенное разделение клеток ганглия на основную массу бедных плазмой нейронов (диаметр ядра около 9 μ , диаметр клетки около 13 μ) и на немногие крупные, с обильной плазмой клетки. В конце 3-го возраста диаметр ядер наиболее крупных из них достигает 17—19 μ , в конце 5-го возраста доходит до 20—24 μ . Еще более значительной оказывается разница при сравнении размеров тел клеток. Если у основной массы нейронов ганглия диаметр их тел составляет 13—15 μ , то у крупных клеток он достигает 45—50 μ . Эти нейроны являются самыми большими нервными клетками ганглия (рис. 6).

Процесс дифференциации нервных клеток по величине в грудных ганглиях гусениц *Pieris brassicae* L. с применением вариационно-статистического метода исследовала Титова (1940, 1949). По Титовой, более крупные клеточные элементы, появляющиеся у белянки с 3-го гусеничного возраста, следует считать разросшимися личиночными элементами, которые вследствие своей ранней специализации утратили способность к размножению и дегенерируют в конце личиночной жизни. Равным образом Тигс (Tiegs, 1922) считает крупные клетки ганглиев нервной системы *Mormoniella* личиночными клетками, отмирающими в конце периода питания личинки.

На мой взгляд, такое толкование наблюдаемого роста нервных клеток является ошибочным. Более правильно, очевидно, дифференциацию клеток по величине, как она имеет место в ганглиях брюшной цепочки насекомых с полным превращением, считать дифференциацией не на личиночные и имагинальные элементы, а на двигательные и ассоциативные нервные клетки, поскольку именно мотонейроны всегда характеризуются крупными размерами своих тел (Zawarzin, 1924).

Появляющиеся в 3-м возрасте нейробласты имеют ядра диаметром 9—10 μ , оказываясь, таким образом, далеко не самыми крупными клетками ганглия. Вновь образующиеся в результате их деятельности нервные клетки мелки (диаметр ядра около 5 μ) и крайне бедны плазмой. Только у 4-дневной предкуколки они достигают размеров малых клеток ганглия (диаметр ядра 7—9 μ).

Значительные изменения в клеточном слое ганглия происходят со 2-го по 7-й день кукольного развития. В это время, особенно с 3-го по 5-й день куколки, наблюдается значительная дегенерация нервных клеток по всему клеточному слою ганглия. У 3-дневной куколки в ганглии встречается в среднем 9.8 дегенерирующих нервных клеток ($n = 9$, $x_{\max} = 18$, $x_{\min} = 2$). У 5-дневной куколки среднее число одновременно дегенерирующих нейронов снижается до пяти ($n = 8$, $x_{\max} = 9$, $x_{\min} = 2$). Еще через 2 дня встречаются только одиночные распадающиеся клетки.

Поскольку дегенерируют не только малые, но и крупные, богатые плазмой клетки, в данном случае легко проследить те изменения структуры клетки, которые сопровождают ее отмирание. Начальные этапы дегенерации клеток чаще всего встречаются у 2- и 3-дневных куколок. Тело отмирающей клетки слегка сжевивается, плазма становится более плотной и иногда пятнистой, а хроматин ядра слипается в один плотный угловатый комок (рис. 7). Остальная полость ядра оказывается почти свободной от каких-либо включений. Постепенно происходит дальнейшее сокращение объема клетки, которая становится шаровидной. Между нею и соседними клетками, плотно облежавшими ее ранее, возникает серповид-

ный светлый «дворик». Ядро перемещается к оболочке клетки, хроматин разбивается на ряд комков, заполняющих значительно сократившуюся полость ядра. Далее при все более сокращающемся объеме клетки и повышении ее окрашиваемости материал ядра приобретает вид шарика, лежащего у края отмирающей цитоплазмы (рис. 8.) Постепенно эта капля становится светлее и светлее, пока не окажется совсем неотличимой от

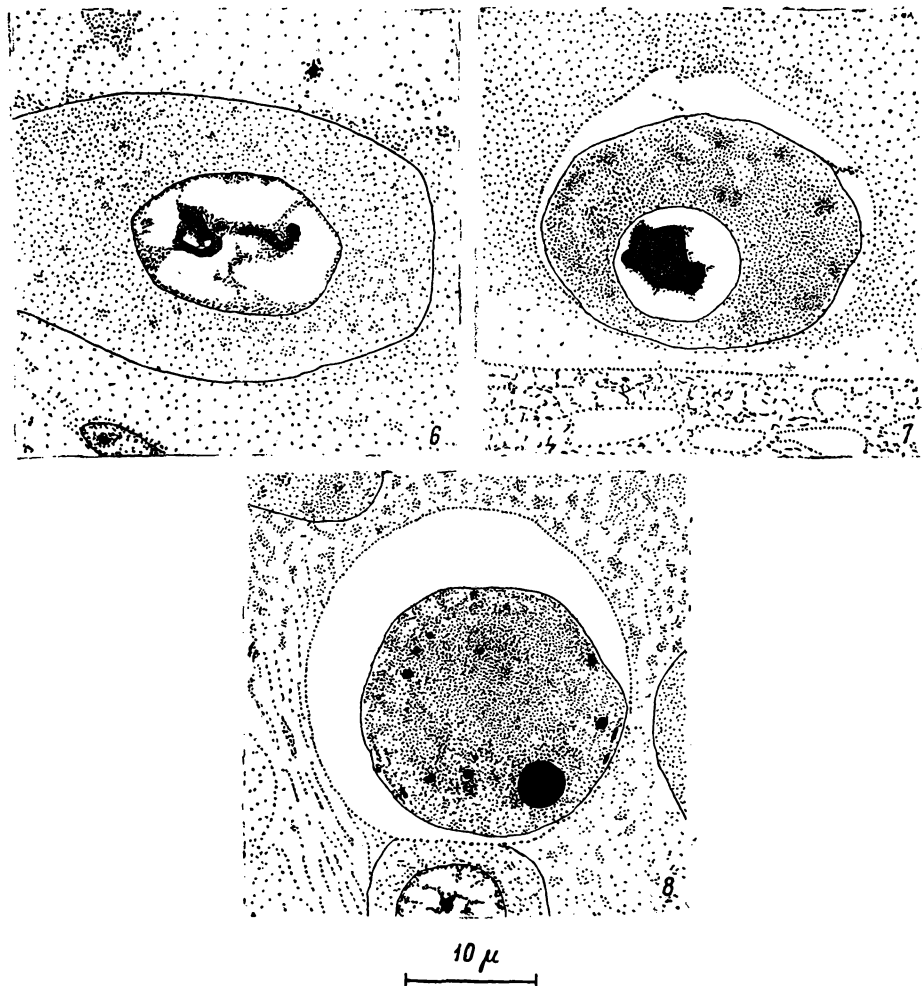


Рис. 6—8. Нормальный мотонейрон 2-го грудного узла (6) и этапы его дегенерации (7 и 8) у молодой куколки шелкопряда.

ставшей теперь также очень светлой плазмы. Со временем исчезает и она.

Несмотря на отмирание значительного числа нейронов, все же не остается сомнения в том, что основная их масса сохраняется и переходит, таким образом, из ганглия личинки в ганглий имаго, ибо на протяжении всего куколичного развития в ганглии постоянно встречаются упоминавшиеся выше крупные нервные клетки с диаметром ядра 20—24 μ . Нет никаких намеков на то, что крупные нейроны личинки полностью замещаются новыми нервными клетками, которые возникли в результате деятельности личиночных нейробластов.

Нейроглия. В данной статье, вслед за Уигглсворсом (Wigglesworth, 1959), к нейроглии причисляется оболочка мозга, или перилемма, гигантская нейроглия и нейроглия на границе волокнистого вещества и слоя нервных клеток и внутри нейрона.

Оболочка ганглиев (перилемма). В первые дни своего возникновения ганглии не окружены какой-либо оболочкой. Их клетки и волокнистое вещество непосредственно граничат с полостью тела зародыша. В это время в поверхностном слое ганглиев располагаются главным образом нейробласты и реже производимые ими клетки, сходные с теми, которые расположены внутри ганглиев. Те и другие бедны плазмой и имеют круглые или овальные ядра с ядрышком и постенно распределенным хроматином.

Однако у 5-дневного зародыша в поверхностном слое мозга и ганглиев брюшной цепочки начинают встречаться клетки, несколько отличающиеся от остальных. Плазма этих клеток тонким слоем распространяется по поверхности ганглия, а ядра, которые имеют ту же структуру, что и ядра других клеток, оказываются несколько сплюснутыми (рис. 9, *гл 1*). На 6-й день поверхностно лежащие клетки, значительно возрастая в числе, уже образуют непрерывный слой, а их ядра, сохраняя прежнюю структуру, оказываются еще более уплотненными (рис. 10, *гл 1*). В это время клетки поверхностного слоя хорошо отличимы от остальных клеток ганглия.

В дальнейшем эти различия становятся все более и более значительными. Например, у 8-дневного зародыша оболочка мозга, по сравнению с предыдущим этапом, истончается, ядра ее клеток на поперечных разрезах становятся мельче и еще более сдавленными. Видно ядрышко, а хроматин в виде зерен заполняет всю полость ядра (рис. 11, *гл 1*). Такой оболочка остается вплоть до вылупления гусеницы. К этому времени на внешней поверхности клеток оболочки, или перинейриума, появляется тонкая гомогенная мембрана, так называемая нейральная пластинка, красящаяся в синий цвет азаном по Гейденгайну.

В течение эмбриогенеза митозы клеток перинейриума очень редки. Этим, по-видимому, объясняется тот факт, что ядра клеток оболочки у взрослых эмбрионов отстоят друг от друга дальше, чем у эмбрионов, только что закончивших бластокинез, когда перинейриум впервые приобретает вид слоя клеток.

В литературе нет единого мнения о происхождении оболочки ганглиев. На основании исследования эмбриогенеза различных насекомых одни авторы считают перилемму по происхождению мезодермальной, другие — дериватом дерматогенного слоя, и наконец, третьи авторы рассматривают перинейральные клетки как видоизмененные ганглиозные клетки (Johannsen and Butt, 1941). Мезодермальной оболочку мозга считают и потому, что нейральная пластинка, выделяемая перинейральными клетками, окрашивается подобно соединительной ткани (Scharger, 1939; Johansson, 1957; Ashhurst, 1959), а сами клетки перинейриума резко отличны от остальной глии (Scharger, 1939).

Ход становления оболочки ганглиев дубового шелкопряда свидетельствует о том, что перинейральные клетки происходят, по-видимому, из клеток ганглия. Кроме описанного выше, в пользу этого говорит, во-первых, обособление ганглиев от дерматогенного слоя до образования оболочки, во-вторых, отсутствие в период ее образования в полости тела по соседству с ганглиями клеток, похожих на клетки оболочки в момент ее закладки, и, наконец, малое число митозов в оболочке эмбрионов 5-го и 6-го дней развития, хотя за эти дни происходит массовое образование клеток перинейриума.

Во время линьки гусениц на 2-й возраст в оболочке мозга удастся впервые заметить еще один слой клеток, подстилающий оболочку с ее внутренней стороны. Ядра этих клеток веретеновидны на поперечных разрезах оболочки и более округлы на плоскостных срезах, мельче ядер наружного слоя оболочки и красятся значительно сильнее их (рис. 12, *гл 2*). Этот слой можно видеть у гусениц всех возрастов, равно как у куколок и имаго. Он остается очень тонким, но ядра его клеток становятся

много крупнее (рис. 13, *гл2*). Подобный слой клеток оболочки у других насекомых ни одним автором не описан.

Клетки наружного, основного слоя перинеириума делятся у гусениц преимущественно в начальные этапы «сна» на следующий возраст. Это

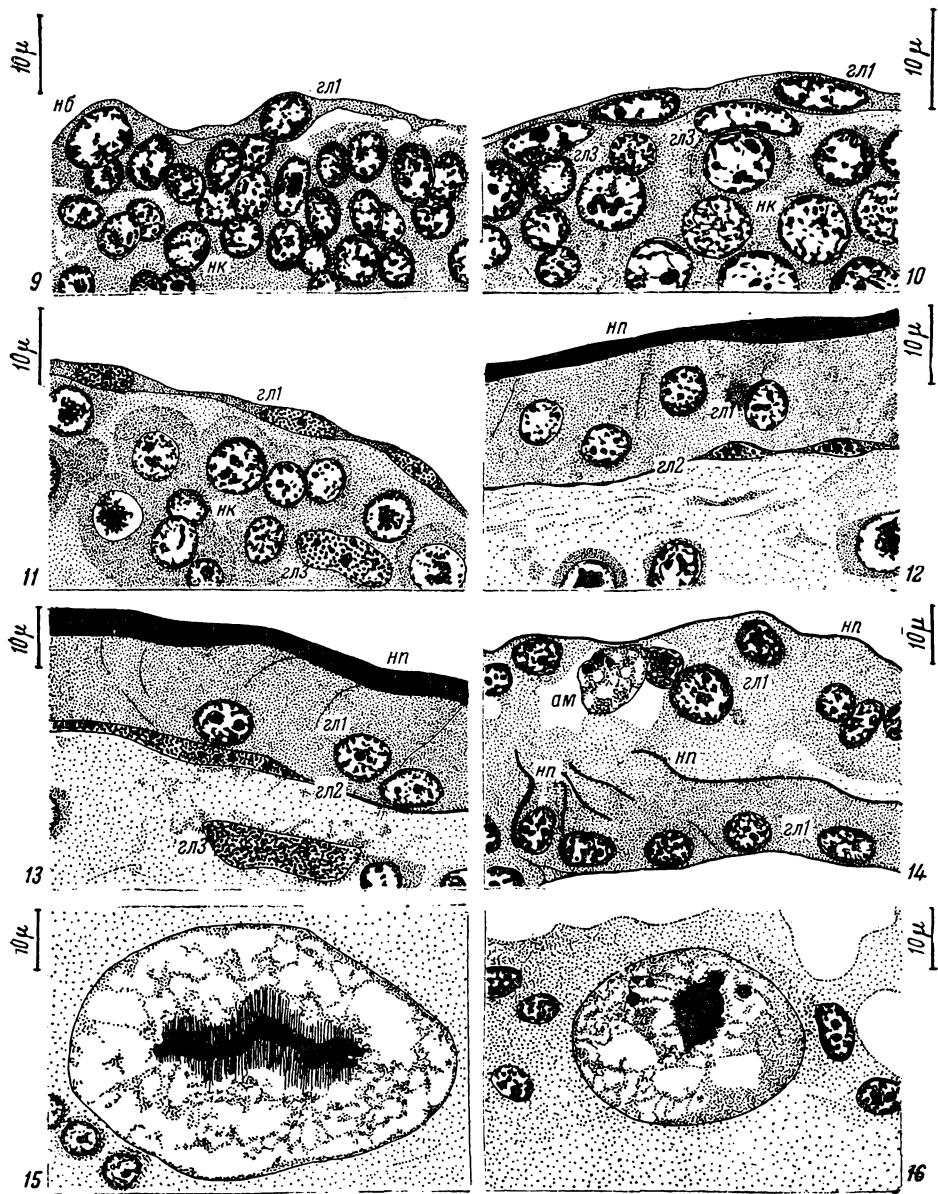


Рис. 9—16. Нейроглия ганглиев центральной нервной системы дубового шелкопряда: 9 — оболочка мозга 5-дневного зародыша; 10 — то же 6-дневного эмбриона; 11 — то же 8-дневного зародыша; 12 — оболочка мозга гусеницы, линяющей на 3-й возраст; 13 — то же 13-дневной куколки; 14 — то же 10-дневной куколки; 15 — деление гигантской глиальной клетки; 16 — дегенерация гигантской глиальной клетки.

приводит к тому, что оболочка растет значительно быстрее, чем увеличивается поверхность мозга. В итоге сокращается относительное расстояние между ядрами, клетки обогащаются плазмой и из плоских становятся кубическими или столбчатыми (рис. 12, *гл1*). Постепенно оболочка становится многослойной, а клетки многогранными. Утолщение перинеи-

риума продолжается у предкуколок и молодых куколок. Сначала оболочка однородна, но между 2-м и 3-м днями куколки в нее обильно врастают трахеи, пронизывающие теперь перинейриум в различных направлениях (рис. 17, *mp*).

Обычно перинейриум описывают как однослойную оболочку, утолщающуюся только в местах отхождения нервов и в различных вогнутостях поверхности ганглиев (Nelson, 1924; Johansson, 1957). Лишь Стеопе и Дорнеско (Steopoe et Dornesco, 1936) у тутового шелкопряда и Шрадер (Schrader, 1938) у мельничной огневки смогли заметить утолщение перинейриума по всей поверхности ганглиев у молодой куколки. Мне утолщение оболочки удалось видеть также только у взрослых гусениц бабочек (*Bombyx mori* L., *Eudia pavonia* L., *Pieris brassicae* L., *Amorpha populi* L., *Notodonta* sp., *Dicranura* sp.), тогда как у взрослых личинок насекомых других отрядов (*Diptera*, *Hymenoptera*, *Coleoptera*) оболочка является однослойной. Лишь у мучного хрущака некоторые молодые куколки имели утолщенную оболочку вокруг ганглиев, однако у других экземпляров она оставалась однослойной.

У 3-дневной куколки дубового шелкопряда вся внешняя поверхность перинейриума покрыта непрерывной нейральной пластинкой, которая, однако, у 5-дневной куколки отстает от клеток перинейриума, сморщивается в полости тела и постепенно исчезает. В ее разрушении значительную роль, очевидно, играют амебоциты (рис. 17, *np*, *am*). Последние у молодых куколок, встречаясь, например, вокруг мозга, имеют еще однородную, лишенную включений цитоплазму, которая может вытягиваться в псевдоподии. У 5-дневной куколки те же амебоциты округлы, постоянно встречаются около разрушающейся нейральной пластинки и забиты гранулами, которые красятся азаном в синий цвет, т. е. так же как и нейральная пластинка. На сериях срезов головы куколок различного возраста можно без труда подобрать картины постепенного заполнения плазмы амебоцитов этими гранулами. Шредер такую же картину резорбции нейральной пластинки наблюдал у мельничной огневки, однако Стеопе и Дорнеско считают указанные амебоциты транспортерами питательных веществ к клеткам ганглиев.

Между 5-м и 7-м днями куколки распаду подвергается основная масса клеток перинейриума (рис. 18). Морфологические картины отмирания клеток перинейриума сходны с описанными для нейронов (*deg*). Дегенерация перинейральных клеток начинается почти по всей глубине оболочки; нетронутыми остаются только 2—3 слоя наиболее проксимально лежащих клеток (*gl1*). Амебоциты, с разрушением нейральной пластинки глубоко проникающие между клетками оболочки (*am*), лишь случайно участвуют в распаде перинейриума, иногда фагоцитируя уже отмершие клетки. Большинство клеток исчезает без их участия.

Тонкий подстиляющий слой с веретеновидными ядрами остается в это время без изменения (*gl2*).

К 10-му дню кукольного развития не остается и следа от дегенерировавших внешних слоев перинейриума, а сохранившиеся 1—3 слоя выделяют новую нейральную пластинку. Эта нейральная пластинка не только покрывает внешнюю поверхность оболочки, но и заходит между клетками. Часто наблюдается картина, когда имеются 2 нейральные пластинки одна над другой, заключающие между собою 1 или 2 слоя клеток (рис. 14, *np*). Сопоставление различных участков перинейриума показывает, что самая наружная нейральная пластинка и подстиляющие ее клетки в этом случае в конце концов дегенерируют. Остаются лишь внутренние клетки со своей пластинкой.

Таким образом, у молодых куколок, по-видимому, строго не преформированы те клетки, которые дадут начало перинейриуму имаго. Без сомнения, в его состав войдут самые внутренние клетки оболочки молодой куколки, которые, кстати сказать, у нее морфологически не отличаются

от остальных клеток оболочки. Самые наружные слои отмирают в начальные этапы распада перинеириума. Промежуточные слои оболочки вначале сохраняются и начинают даже выделять новую нейральную пластинку, но далее все-таки сбрасываются. Тем самым в многослойном перинеириуме намечается какой-то градиент устойчивости относительно факторов, определяющих распад оболочки.

Описанные процессы приводят к тому, что ганглии 13-дневной куколки снова окружены только однослойным перинеириумом, покрытым сверху мощной нейральной пластинкой, снаружи от которой располагается сплетение трахей, свободно лежащих в полости тела (рис. 13, *гл1, нп*). У имаго перилемма сохраняет то же строение.

Нейроглия на поверхности волокнистого вещества и внутри него. Относительно происхождения нейроглии на поверхности волокнистого вещества мнение авторов более едино. Большинство их полагает, что она возникает из видоизмененных ганглиозных клеток (Johannsen and Butt, 1941). У дубового шелкопряда глиальные клетки этого рода возникают в те же сроки, что и клетки оболочки ганглиев. При этом из массы ядер, расположенных по поверхности волокнистого вещества, выделяются некоторые ядра, в первое время лишь слегка отличающиеся от остальных более сильной окрашиваемостью. Постепенно разница становится значительнее. В то время как первые клетки обогащаются цитоплазмой, а их шаровидное ядро увеличивается, в глиальных клетках цитоплазма остается неразличимой, а мелкие ядра овальной, продолговатой, яйцевидной и иной формы оказываются равномерно заполненными зернами хроматина (рис. 1, *гл4*).

У эмбрионов деления ядер глии на поверхности волокнистого вещества довольно редки. У гусениц они делятся только в периоды «сна», но при этом очень интенсивно. В предкукольно-кукольный период митозы встречаются постоянно, но в небольшом числе. Дегенерации большого числа нейроглиальных клеток, подобно наблюдавшейся в оболочке ганглиев, заметить не удастся.

На некоторых препаратах ганглиев брюшной цепочки взрослых гусениц окрашивается плазматическая часть разбираемых клеток. Оказывается, вокруг ядер цитоплазмы очень мало, но от нее отходят многочисленные отростки, образующие сплетение на поверхности нейропиля и проникающие в глубь него. По окраске отростки нейроглиальных клеток сильно отличаются от точечного нейропиля, расположенного по соседству.

Гигантская глия. Крупные, неправильной формы ядра внутри ганглиев описаны у целого ряда насекомых. В последних работах (Risler, 1954; Johansson, 1957; Wigglesworth, 1959) они считаются глиальными, тогда как, например, уже цитировавшийся Шрадер называет их ядрами трахеоларных клеток.

У эмбрионов дубового шелкопряда в момент образования перилеммы непосредственно под нею, равно как и среди клеток ганглиев, можно видеть немногие продолговатые ядра (рис. 10, *гл3*), которые на более поздних этапах эмбриогенеза отличаются от ядер нервных клеток неправильностью очертаний и равномерным распределением хроматина по ядру, где, кроме того, видно и ядрышко (рис. 11, *гл3*). Ни у эмбрионов, ни у гусениц не удастся наблюдать делений этих ядер. Вместе с тем они интенсивно растут, оказываясь у взрослых гусениц самыми крупными ядрами мозга и туловищных ганглиев. Хроматин остается равномерно распределенным по ядру, а число ядрышек значительно возрастает. Одновременно клетки, которым принадлежат эти большие ядра, обогащаются плазмой. Она волокниста и слабо окрашивается железным гематоксилином. Уже у гусениц 3-го возраста становится заметным весьма характерное расположение гигантских глиальных клеток между перинеириумом и слоем тел нейронов. Наиболее мощным этот слой оказывается у взрослых гусениц и молодых куколок (рис. 19, *гл3*).

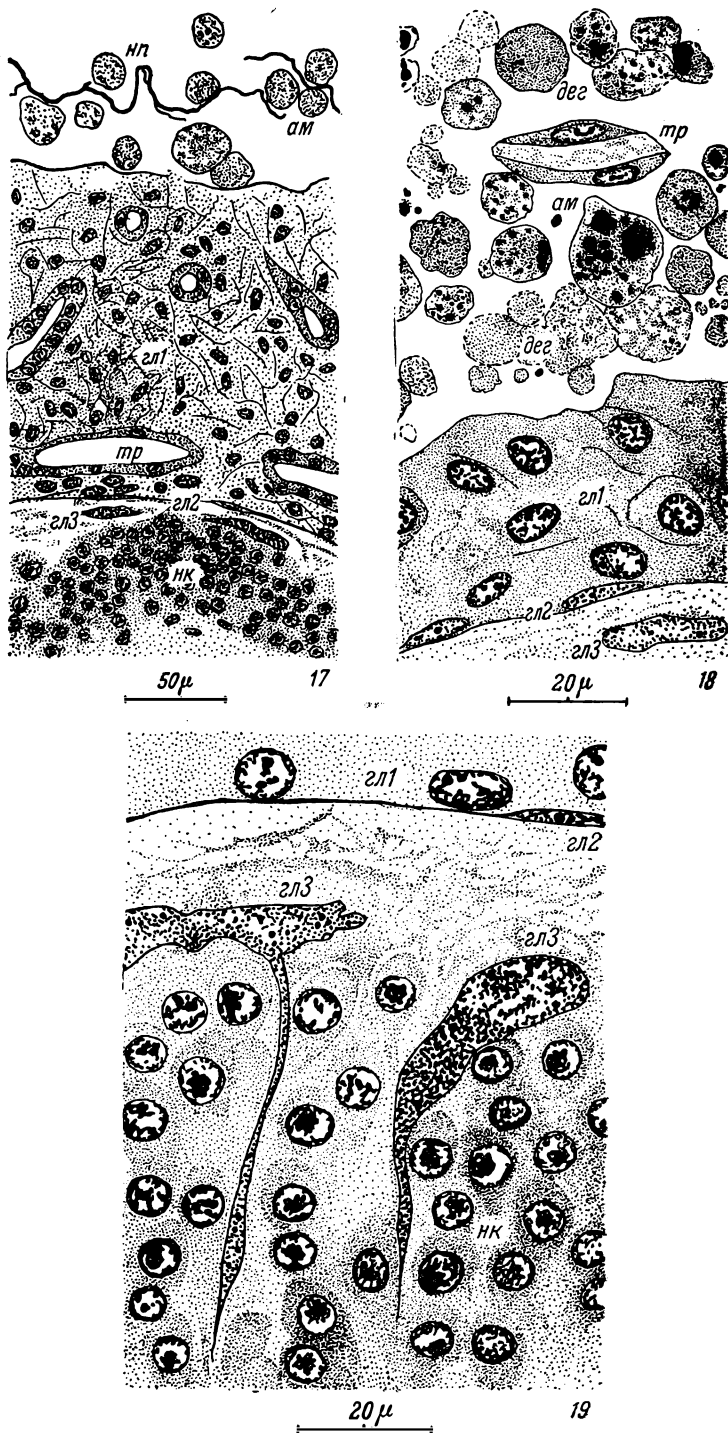


Рис. 17—19. Нейроглия ганглиев центральной нервной системы дубового шелкопряда.
 17 — оболочка мозга 5-дневной куколки; 18 — частичный распад оболочки у 7-дневной куколки; 19 — гигантские глиальные клетки в мозгу куколки шелкопряда.

Удается заметить лишь 1 период деления гигантских глиальных клеток, приходящийся на первые дни кукольного развития. В это время в поверхностном слое ганглиев в довольно большом числе встречаются огромные фигуры митозов. Размеры экваториальных пластинок и очень большое число хромосом в них говорят о высокой степени полиплоидности гигантских глиальных клеток (рис. 15).

Одновременно и несколько ранее, начиная со 2-й половины предкукольного периода, происходит распад некоторых гигантских глиальных клеток (рис. 16).

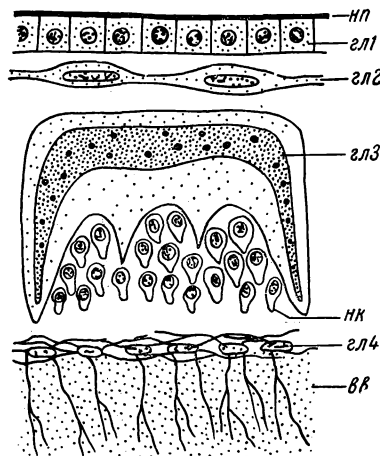


Рис. 20. Схема строения глии ганглиев центральной нервной системы дубового шелкопряда.

Ядра гигантских клеток располагаются не исключительно по периферии слоя нервных клеток. Часть их целиком или своими отростками глубоко проникает между телами нейронов (рис. 19, гл3), охватывая иногда целые группы клеток. Цитоплазма гигантской нейроглии, которую при обычной окраске нельзя выявить между нервными клетками, проникает, очевидно, далеко между ними.

На основании этих далеко не полных, конечно, наблюдений предварительно можно построить следующую схему строения глии ганглиев центральной нервной системы дубового шелкопряда (рис. 20). С поверхности ганглии покрыты оболочкой, состоящей из двух родов клеток (гл1 и гл2) и нейральной пластинки (нп), выделяемой наружными клетками. Оболочка мозга резко отграничена от лежащих под нею структур.

Гигантские глиальные клетки (гл3) образуют второй этаж системы. Их плазма и ядра, с одной стороны, отделяют нервные клетки от оболочки и, с другой стороны, проникают между нейронами. Нет свидетельств того, заходит ли плазма гигантской глии в нейропилль или ограничивается слоем тел нейронов.

Наконец, третий глиальный этаж образуют клетки глии по поверхности волокнистого вещества (гл4), отростки которых, очевидно, пронизывают весь нейропилль.

ВЫВОДЫ

1. Нейробласты, возникающие у эмбриона на стадии полносегментного зародыша, функционируют до конца бластокинеза, а затем большей частью отмирают. Из всей их массы остаются 4 пары, расположенные в мозге.

2. В течение 2-го и 3-го возрастов у гусениц возникает новое поколение нейробластов, делящихся, подобно эмбриональным нейробластам, с образованием дочернего нейробласта и материнской ганглиозной клетки, которая при равном делении дает 2 нервные клетки.

3. Нейробласты грибовидных тел делятся с одинаковой частотой у эмбрионов, гусениц и предкуколок, но у молодых куколок их деятельность активизируется, падая далее у старых куколок и имаго. Накопления материнских ганглиозных клеток у гусениц и предкуколок не происходит.

4. Дифференциацию нервных клеток по величине, наблюдаемую в узлах брюшной цепочки, следует считать дифференциацией тел ассоциативных и двигательных нейронов, но не делением клеток на личиночные и имагинальные. У гусениц отсутствует дегенерация крупных нейронов.

5. Распад нервных клеток в узлах брюшной цепочки происходит со 2-го по 7-й день кукольного развития, захватывает как ассоциативные, так и двигательные нейроны, но не приводит к полной смене их вновь возникающими клетками.

6. В состав нейроглии входят клетки оболочки мозга, глиа на поверхности нейронила и гигантская глиа. Клетки 3 типов глиа имеют общее происхождение из клеток ганглия, но далее они образуют 3 резко обособленные группы.

7. Клетки оболочки образуют покрытие ганглиев, непрерывное в течение всего онтогенеза, хотя оно и подвергается сложной перестройке у куколки. Нейральная пластинка является производным перинейральных клеток.

8. Клетки гигантской глиа, растущие без клеточных делений в течение всей жизни личинки, обслуживают слой нейронов и размножаются только у молодых куколок. Одновременно с этим и несколько ранее часть клеток гигантской глиа дегенерирует.

9. Клетки глиа на поверхности нейронила проникают своими отростками внутрь его и оплетают волокнистое вещество с поверхности. Масового распада глиальных клеток этого типа у куколок заметить не удается.

ЛИТЕРАТУРА

- Титова Л. К. 1940. Особенности роста ларвальных и эмбриональных имгинальных элементов у *Pieris brassicae*. ДАН СССР, 27, 7: 762—765.
- Титова Л. К. 1949. Особенности роста ларвальных и имгинальных элементов в личиночной стадии *Pieris brassicae* L. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-ва, сер. биол., 20: 181—206.
- Ashhurst D. E. 1959. The Connective Tissue Sheath of the Locust Nervous System: A Histochemical Study. Quart. Journ. Micr. Sci., 100, 3: 401—412.
- Hanström B. 1926. Untersuchungen über die relative Grösse Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise. Zeitschr. mikrosk.-anat. Forsch., 7: 135—190.
- Hanström B. 1928. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin: 1—628.
- Hanström B. 1930. Über das Gehirn von *Termops nevadensis* und *Phyllium pulchrifolium*, nebst Beiträgen zur Phylogenie der Corpora pedunculata der Arthropoden. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, 19: 732—773.
- Hinke W. 1958. Das postembryonale relative Wachstum des Gehirns und der wichtigsten Hirnteile von *Drosophila melanogaster*. Naturwiss., 45, 24: 630—631.
- Johannsen O. A. and F. H. Butt. 1941. Embryology of Insects and Myriapods. New York and London: 1—462.
- Johansson A. S. 1957. The Nervous System of the Milkweed Bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Heteroptera, Lygaeidae). Trans. Amer. ent. Soc., 83, 3: 119—183.
- Murray F. V. and O. W. Tiegs. 1935. Metamorphosis of *Calandra oryzae*. Quart. Journ. Micr. Sci., 77: 405—495.
- Neder R. 1959. Allometrisches Wachstum von Hirnteilen bei drei verschieden grossen Schabenarten. Zoolog. Jahrb., Abt. Anat., 77, 4: 411—464.
- Nelson J. A. 1924. Morphology of the honey bee larva. Journ. Agric. Res., 28, 12: 1167—1213.
- Power M. E. 1952. A quantitative study of the growth of the central nervous system of a holometabolous insect, *Drosophila melanogaster*. Journ. Morph., 91, 3: 389—411.
- Risler H. 1954. Die somatische Polyploidie in der Entwicklung der Honigbiene (*Apis mellifica*). Zeitschr. Zellforsch. mikr. Anat., 41, 1: 1—78.
- Scharrer B. C. J. 1939. The differentiation between neuroglia and connective tissue sheath in the cockroach (*Periplaneta americana*). Journ. comp. Neurol., 70, 1: 77—88.
- Schrader K. 1938. Untersuchungen über die Normalentwicklung des Gehirns und Gehirnexplantationen bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Biolog. Zbl., 58: 52—90.
- Steopoe J. et G.-Th. Dornesco. 1936. Etudes sur le système nerveux des insectes pendant la métamorphose. La gaine périganglionnaire. Arch. Zoolog. Exp., 78, 2: 99—112.
- Tiegs O. W. 1922. Researches on the Insect Metamorphosis. Trans. Roy. Soc. South Australia, 46: 319—527.
- Tiegs O. W. and F. V. Murray. 1938. The embryonic development of *Calandra oryzae*. Quart. Journ. Micr. Sci., 80: 159—284.

- Wigglesworth V. B. 1959. The Histology of the Nervous System of an Insect, *Rhodnius prolixus* (Hem.). II. The Central Ganglia. Quart. Journ. Micr. Sci., 100, 2: 299—314.
- Zawarzin A. A. 1924. Histologische Studien über Insekten. VI. Das Bauchmark der Insekten. Zeitschr. wiss. Zoolog., 122, 3—4: 323—424.

Лаборатория морфологии беспозвоночных
Института морфологии животных АН СССР,
Москва.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit ist die Entwicklung der wichtigsten Zelltypen der Ganglien von *Antheraea pernyi* Guér. beschrieben.

Die bei dem vollsegmentierten Embryo entstehenden Neuroblasten sind bis zur Ende der Einrollung tätig. Bei den erwachsenen Embryonen degenerieren sie meistens. Die vier Paare Neuroblasten bleiben nur im Gehirn. Während des 1. und 2. Raupeninstars entsteht die neue Neuroblastengeneration.

Die Neuroblasten der Corpora pedunculata teilen sich mit gleicher Häufigkeit während der Embryonal-, Raupen- und Vorpuppenzeit. Bei den jungen Puppen ist ihre Tätigkeit stärker, als früher, aber sie senkt bei den älteren Puppen und erwachsenen Tieren wieder. Die Ansammlung der Ganglienmutterzellen findet während der Raupen- und Vorpuppenzeit nicht statt.

Die in den Bauchmarkganglien beobachtete Differenzierung der Neuronen nach der Grösse muss man auf Differenzierung in assoziatorische und motorische Neuronen zurückführen und nicht als die Teilung in larvale und imaginale Zellen. Die grossen motorischen Neuronen degenerieren im Laufe der Raupenzeit nicht.

Der Zerfall der Nervenzellen in der Bauchkette ist vom 2. bis 7. Puppentag vorhanden. In dieser Zeit degenerieren sowie einige assoziatorische, als auch einige motorische Neuronen. Die Mehrheit der «larvalen» Nervenzellen geht trotzdem in das imaginale Nervensystem über.

Die Neuroglia von *Antheraea pernyi* besteht aus den Perilemmalzellen, Glialzellen an der Fasersubstanzoberfläche und Riesenglialzellen. Alle Glialzellen entstehen aus den Ganglienzellen während der Embryonalentwicklung, aber ihr Schicksal ist verschieden. Die Perilemma bildet ununterbrochene Schicht um die Ganglien und macht komplizierte Umwandlung während der Puppenzeit durch. Die Neurallamelle ist das Erzeugnis der Perineuriumzellen.

Die Riesenglialzellen wachsen ohne Teilung im Laufe der Larvalperiode und bedienen die Neuronenkörperschicht. Sie vermehren sich nur während des kurzen Zeitabschnittes bei den jungen Puppen. Gleichzeitig und ein wenig früher degenerieren einige Riesenglialzellen.

Die Glialzellen an der Neuropilemoberfläche dringen mit ihren Fortsätzen in das Neuropilem ein und ziehen es um. «Larvale» Glialzellen gehen in den Imagoganglion über.
