УДК 595.733;595.471.271

С. Н. Горб

ВНУТРЕННЯЯ МОРФОЛОГИЯ СИСТЕМЫ АРРЕТИРА У СТРЕКОЗЫ ERYTHROMMA NAJAS

Система арретира у взрослых стрекоз представляет собой морфо-функциональное единство подвижных постцервикальных склеритов (SPC) шейного отдела, покрытых микротрихиями, и соответствующих им полей микровыростов на тыльной поверхности головы. Такой способ дополнительной фиксации головы к переднегруди имеется лишь у представителей отряда стрекоз (Mittelstaedt, 1950; Горб 1988, 1989, 1990).

При просмотре необработанных реактивами постцервикальных склеритов в сканирующем электронном микроскопе у многих экземпляров микротрихии были погружены, а иногда практически полностью залиты аморфным веществом. Поля микротрихий тыльной поверхности головы и обработанные в спирте склериты были чистыми. Возник вопрос о возможном присутствии в системе фиксации головы стрекоз дополнительного сцепляющего агента секреторной природы.

Настоящая работа представляет собой предварительные результаты гистологического исследования областей постцервикального склерита и полей микровыростов головы.

Материалы и методы. Работа выполнена в лаборатории эволюционной морфологии рецепторов Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова (Ленинград). В качестве материала использовали свежие экземпляры стрекоз *Erythromma najas* Hansemann (Zygoptera, Coenagrionidae), отловленные в окр. Ленинграда. Фиксацию глютаральдегидом с постфиксацией четырехокисью осмия, заливку в эпон, приготовление срезов на ультрамикротоме LKB ULTRATOME-3 проводили по общепринятым методикам. Для световой микроскопии готовили срезы в эпоне толщиной 2,0—3,0 мкм. Затем помещали в каплю воды, подсушивали и расправляли в пламени спиртовки, окрашивали водным раствором лауридинового синего либо гематоксилином Карачи. Просмотр и фотографирование проводили на световом микроскопе «Olympus» (Япония) при увеличениях 200, 400, 600 раз.

Просвечивающая электронная микроскопия (ПЭМ). Готовили ультратонкие срезы, которые помещали на бленды с фомваровой пленкой-подложкой и окрашивали в течение 5—10 мин цитратом свинца. Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ). Сухие склериты клеили на латунные объектодержатели. Тонкой иглой сламывали микротрихии. Затем препарат напыляли золотом в вакуумном напылителе и просматривали на СЭМ JEOL JSM-35C (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР).

1. **Постцервикальный склерит.** Кутикула в вентральной (нижней) части склерита в несколько раз толще, чем в дорсальной (верхней) (рис. 1, 2, 4, 5, см. 3-ю стр. обложки). Наблюдается переход от 30,0 мкм в вентральной и проксимальной частях до 5,0 мкм в дорсальной и дистальной частях. Дальше твердая склеротизированная кутикула переходит в шейную мембрану (neck membrane по Tillyard, 1917), тонкую кожистую кутикулу со складчатой поверхностью (рис. 2). Следовательно, постцервикальный склерит твердый в вентральной части и у основания, а в дистальной и особенно в дорсальной он более эластичный. Кутикула склерита имеет слоистую структуру (рис. 4, *а*) и пронизана большим числом поровых каналов (рис. 4, *б*). Плотность поровых каналов кутикулы значительно выше в вентральной части склерита. По-

© С. Н. ГОРБ, 1990

верхность кутикулы между микровыростами (по данным СЭМ) шероховатая.

Микровыросты постцервикального склерита представляют собой микротрихии — жесткие кутикулярные образования различной формы (Горб, 1988, 1989, 1990), слитые с подстилающей кутикулой. Внутри микротрихий поровых каналов не меньше, чем в окружающей кутикуле (рис. 4). В дорсальной части склерита микротрихии немного короче и толще, большинство из них содержат полость, хорошо заметную на изломе микротрихии в СЭМ (рис. 8, 9). Полость может прерываться и иметь разветвления (рис. 5). Возможно, она образована слившимися поровыми каналами. Мест выхода на поверхность мы не обнаружили. **Пузырьки** (рис. 1, *в*; 2, *в*). На срезах шейного отдела в световом микроскопе нами обнаружены округлые образования числом 10—150 на одном срезе. Они имеют вид секреторных пузырьков диаметром 0,5—5,0 мкм, погруженных в толщу гиподермы. Границ между клетками мы не обнаружили. При заключении окрашенных лауридиновым синим срезов в воду пузырьки выглядели темными, при заключении их в канадский бальзам, приготовленный на ксилоле, они становились совершенно светлыми.

Особенно большое число пузырьков обнаружено в вентральной части склерита, где они почти соприкасаются с кутикулой, богатой поровыми каналами. Расстояние от пузырьков до поверхности покровов 10,0—30,0 мкм (в вентральной части) и 50,0—60,0 мкм (в дорсальной части). По форме часть пузырьков почти круглые, но большинство вытянуты в направлении, перпендикулярном поверхности склерита.

На ультратонких срезах в ПЭМ электронноплотные пузырьки окружены шероховатым эндоплазматическим ретикулумом и митохондриями.

2. **Поле микротрихий на голове.** В толще ткани под кутикулой пузырьки не обнаружены. Толщина кутикулы по всей поверхности поля более или менее равномерна (рис. 3) и немного тоньше окружающей поле кутикулы. Поля микротрихий находятся на возвышениях. Поверхность между микротрихиями, в отличие от таковой на склерите, довольно гладкая.

Обсуждение. Эластичная шейная мембрана, переходящая в постцервикальный склерит, благодаря складчатости поверхности позволяет склериту свободно двигаться медиально-латерально. Кутикула дистальной части склерита в области перехода представляет собой тонкую, но эластичную пленку, покрытую микротрихиями. Микротрихии склерита и полей тыльной поверхности головы, описанные здесь и ранее (Горб, 1988, 1989, 1990), видимо, не имеют отношения к сенсорному аппарату. Хепборн (Hepburn, 1985) после Ричардс, Ричардс (Richards, Richards, 1979) рассматривает три основных типа микротрихий по их внутреннему строению: 1) микротрихии с цитоплазматическими отростками, которые простираются в каждую микротрихию; 2) микротрихии, затвердевшие с нижележащей кутикулой. В них отсутствуют как цитоплазматические отростки, так и поровые каналы; 3) микротрихии, связанные с поровыми каналами.

Все они представляют собой очень маленькие волоски, возникающие по несколько из одной эпидермальной клетки. Мы склонны отнести микротрихии постцервикального склерита имаго стрекоз к третьему типу. Поскольку границ клеток в толще гиподермы под кутикулой постцервикального склерита мы не обнаружили, то, вероятно, здесь мы имеем дело с одной клеткой. Пузырьки, заполняющие ее, лишены выводных каналов. Микротрихии склерита и участки кутикулы, к ним прилегающие, богаты поровыми каналами. Следовательно, можно предположить, что секрет образуется клетками гиподермы и выводится в кутикулу склерита, а затем через систему поровых каналов попадает на поверхность (рис. 6, 7). Наиболее богата поровыми каналами кутикула в нижней части склерита, здесь же сосредоточена основная масса пу-

зырьков. Вероятно, основное выделение происходит в этой области, а затем, благодаря высокой капиллярности такой системы (особенно в момент контакта с соответствующей поверхностью на голове), секрет растекается по всему склериту и его сочленению с полем микротрихий головы. У представителей семейств Aeshnidae и некоторых Libellulidae капиллярность может повышаться благодаря наличию в районе поля микротрихий на голове кутикулярных складок, вытянутых в дорсовентральном направлении (рис. 10). Они напоминают систему каналов, служащих для транспорта липкого секрета в области претарзуса Diptera и Heteroptera, описанную ранее (Ghazi-Bayat, Hasenfuss, 1980а).

Секрет, выделяющийся в области постцервикального склерита, вероятно, имеет липидную природу, т. к. пузырьки вычерняются четырехокисью осмия, который применяли в качестве постфиксатора. Жир, вычерненный осмием, почти нерастворим в спиртах, но хорошо растворим в ксилоле (Роскин, Левинсон, 1957), что мы и наблюдали при заключении в канадский бальзам. Секрет, по-видимому, способствует повышению прочности сцепления. Фиксация головы шейным отделом осуществляется по принципу: развитая поверхность + секрет.

Поля микровыростов головы представляют собой пассивную часть системы во всех отношениях — неподвижны и не выделяют секрета. Как правило, у стрекоз подавляющего большинства таксонов плотность микровыростов на голове ниже, чем на постцервикальном склерите. У представителей семейства красоток (Calopterygidae) микротрихии на голове вообще отсутствуют, а вся тыльная поверхность головы покрыта микропапиллами (Горб, 1988, 1989, 1990). Таким образом, хорошо развитые поля микровыростов на голове присутствуют не у всех таксонов стрекоз. Для осуществления сцепления, по-видимому, достаточно шероховатой поверхности на голове, хорошо развитых микротрихий на постцервикальном склерите и присутствия липкого секрета.

Подобный аппарат фиксации — пульвиллы претарзуса, служащие для сцепления с гладкой поверхностью, исследован у представителей Diptera: *Musca domestica* (Hasenfuss, 1977, 1978), *Calliphora erythrocephala* (Bauchhenß, 1979 а, б; Bauchhenß, Renner, 1977), *Sarcophaga* sp. (Wigglesworth, 1987), другие Diptera (Röder, 1984), Hemiptera (Ghasi-Bayat, 1979; Ghasi-Bayat, Hasenfuss, 1980 а, б, в; Wigglesworth, 1987), Orthoptera (Hennig, 1974), Mecoptera (Röder, 1984) и др. Сходство с арретиром стрекоз проявляется в типе кутикул пульвилл и постцервикального склерита, отсутствии выводных каналов, сильном развитии системы поровых каналов в кутикуле, форме микровыростов, принципе фиксации.

Автор признателен Ф. Г. Грибакину и А. Д. Поляновскому (Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова, Ленинград) за помощь в работе.

Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше.— М.: Наука, 1970.— 276 с.

Горб С. Н. Морфология системы фиксации головы у равнокрылых стрекоз // Пробл. соврем. биол. Тр. 19 науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ, Москва, 25—29 апр., 1988 г.— Ч. 1.— М., 1988.— С. 113—117.— Деп. в ВИНИТИ 24.08.88.— № 6710—В88.

Горб С. Н. Функциональная морфология системы «арретира» у стрекоз // Вестн. зоол.— 1989.— № 3.— С. 62—67.

Горб С. Н. Микроскульптура системы фиксации головы у стрекоз в сканирующем электронном микроскопе // Зоол. журн.— 1990.— **69**.— 2.— С. 148—154.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М.: Советская наука, 1957.— 467 с.

Bauchhenß E. Die Pulvillen von Calliphora erythrocephala Meig. als Adhäsionsorgane // Diss.— München, 1979б.— 86 S.

Bauchhenß E. Die Pulvillen von Calliphora erythrocephala Meig. (Diptera, Brachycera) als Adhäsionsorgane // Zoomorphologie.— 1979.— **93**.— N 2.— S. 99—123.

Ghasi-Bayat A. Zur Oberflächenstruktur der tarsalen Haftlappen von Coreus marginatus (L.) (Coreidae, Heteroptera) // Zool. Anz.—1979.— **203**.— 5/6.— S. 345—347.
Ghasi-Bayat A., Hasenfuss I. Über den Transportweg der Haftflüssigkeit der Pulvilli bei Coptosoma scutellatum (Geoffr.) (Plataspididae, Heteroptera) // Nachrichtenbl. Bayer. Entomol.— 1980a.— N 1.— S. 58.
Ghasi-Bayat A., Hasenfuss I. Zur Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit der Tarsalen Haftlappen bei den Pentatomidae (Heteroptera) // Zool. anz.— 1980 6.— **204**.— 1/2.— S. 13—18.
Ghasi-Bayat A., Hasenfuss I. Die Oberflächenstrukturen der Prätarsus von Elasmucha ferrugata (Fabricius) (Acanthosomatidae, Heteroptera) // Ibid.— 1980 в.— **205**.— 1/2.— S. 76—80.
Hasenfuss I. Über das Haften von Insekten an glatten Flächen — Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit // Zool. Jahrb.— 1978.— Abt. 2.— **99**.— 1.— S. 115—116.
Hennig B. Morphologie und Histologie der Tarsen von Tettigonia viridissima L. (Orthoptera, Ensifera) // Z. Morphol. Tiere.— 1974.— **79**.— S. 323—342.
Hepburn H. Structure of the integument / Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology.— Integument, Respiration and Circulation.— Oxford, 1985.— **3**.— P. 1—58.
Mittelstaedt H. Physiologie des Gleichgewichtsinnes bei fliegenden Libellen // Z. vergl. Physiol.— 1950.— **32**.— N 5.— S. 442—463.
Richards A., Richards P. The cuticular Protruberances of Insects // Int. J. Insect Morphol. Embryol.— 1979.— **8**.— P. 143—157.
Röder G. Morphologische Untersuchungen an Prätarsen von Diptera and Mecoptera (Insecta) // Diss.— Nürnberg, 1984.— 393 S.
Tillyard R. J. The biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera).— Cambridge: University Press, 1917.— 396 p.
Wigglesworth V. B. How does a fly ching to the under surface of a glass sheet ? // J. Exp. Biol.— 1987.— **129**.—P. 363—367.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР
(Киев)

Получено 12.06.89

УДК 591.4:598.822

В. Н. Песков

ОРГАНИЗАЦИЯ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ СКВОРЦА

(опыт системного анализа)

Общеизвестно, что рост и развитие большинства частей и органов развивающегося организма неравномерны (гетерохронны) *. Известно также, что разносторонние явления гетерохронии играют очень важную роль в гармонизации развития организма как сложного целого. Одним из основных механизмов гармонизации является системогенез — ускоренное избирательное развитие и созревание тех частей и органов, которые наиболее необходимы организму именно в данный момент его функционирования (Анохин, 1977). Отсюда **важнейшей характеристикой целостности развивающегося организма является организация (упорядоченность) его основных частей и органов как по степени их относительной развитости (статический аспект организации), так и по темпам относительного прироста (динамический аспект организации) в тот или иной момент роста и развития.** Совершенно очевидно, что такое понимание природы целостности развивающегося организма явно выходит за рамки классического несистемного подхода в биологии развития и относится к разряду системных (целостных) концепций, получивших широкое распространение в современной теоретической биологии. Методологическую основу последних составляют определения организма как

* Под гетерохронным развитием в данном случае понимается неравномерное развитие и созревание различных частей и органов в онтогенезе (Анохин, 1977).

© В. Н. ПЕСКОВ, 1990