

УДК 595.733;595.471.271

С. Н. Горб

СЕНСИЛЛЫ В СИСТЕМЕ АРРЕТИРА У СТРЕКОЗ (ODONATA)

Система арретира взрослых стрекоз служит для повышения прочности сочленения шея — голова у сидящего насекомого, а также при питании и спаривании (Mittelstaedt, 1950; Горб, 1988, 1989, 1990). Мы показали, что с арретиром связан запуск полета и некоторые другие полетные рефлексы. Можно предположить, что эти рефлексы имеют свое сенсорное обеспечение в виде полей сенсилл, сигнализирующих о контакте или освобождении соприкасающихся структур и о действующих на них нагрузках. Мы изучили форму и топографию кутикулярных сенсилл в связи с особенностями морфологии полей микровыростов головы и постцервикальных склеритов у разных таксонов стрекоз.

Материал и методы. Использованы сухие коллекционные экземпляры 69 видов 10 семейств (Calopterygidae, Euphaeidae, Lestidae, Coenagrionidae, Platycnemididae, Aeshnidae, Gomphidae, Cordulegastridae, Corduliidae, Libellulidae).

Световая микроскопия. Предварительный просмотр и зарисовку макроструктур проводили под бинокляром. Затем отпрепарированные участки кутикулы вываривали в 10 %-ном КОН, промывали, тотальные препараты — в бальзаме.

Для выявления присутствия сенсорных элементов в гиподерме проводили прижизненное окрашивание метиленовым синим. Имаго *Cordulia aenea* L. сразу после выхода из экзuvia инъецировали 5 %-ный водный раствор метиленового синего. После 30—45-минутного окрашивания насекомое препарировали, фиксировали молибденово-кислым аммонием (Роскин, Левинсон, 1957) и готовили тотальные препараты. Сканирующая электронная микроскопия. Препараты участков кутикулы готовили стандартным способом и просматривали с помощью СЭМ TESLA-BS-301 и JEOL-JSM-35C. Условные обозначения. OCC — occiput, BS — basisternum, TC — трихонидная сенсилла, KC — колоколовидная сенсилла, MT — микротрихия, ПМГ — поля микротрихий головы, SPC — постцервикальный склерит, SEC — эуцервикальный склерит, PN — pronotum, CEP — cephaliger.

Результаты. Поля микротрихий на тыльной поверхности головы и на постцервикальном склерите состоят большей частью из неиннервированных выростов кутикулы. Из иннервированных кутикулярных образований в системе арретира взрослых стрекоз нами обнаружены трихонидные и колоколовидные сенсиллы, которые относятся к принципиально разным группам кутикулярных механорецепторов: TC — иннервированные волоски, выступающие над поверхностью кутикулы, KC — иннервированные ямки (Barth, 1986). У представителей различных семейств отряда наличие, количество, расположение их на разных структурах системы различно.

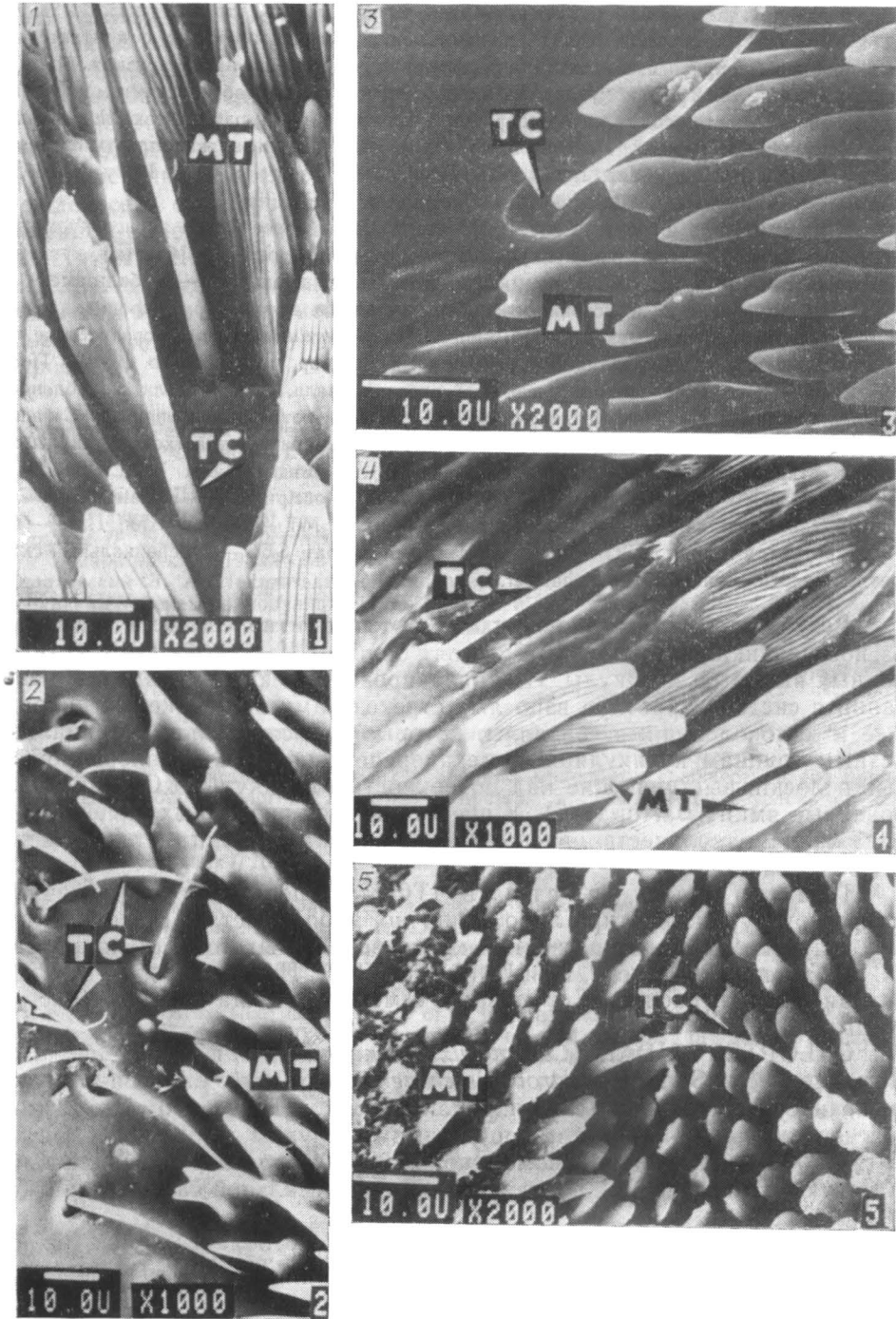
Трихонидные сенсиллы (TC) расположены на различных макроструктурах арретира либо одиночно, либо в составе сенсорных полей. На рис. 2 приведена сводная карта возможных точек локализации TC в области SPC (рис. 2, 1) и ПМГ (рис. 2, 2). Ниже приводим краткое описание топографии TC у разных семейств отряда стрекоз (рис. 1, 1—10).

CALOPTERYGIDAE (*Calopteryx splendens* Harr., *Matrona basilaris nigripecta* Selys, *Neurobasis chinensis chinensis* L.). Вся тыльная поверхность головы покрыта микропапиллами и TC. Местом контакта с постцервикальным склеритом, по-видимому, служит углубление, слегка вытянутое в дорсовентральном направлении. В области контакта присутствуют одиночные TC. На склерите в проксимальной части обнаружены 3—4 одиночные TC.

EUPHAEIDAE (*Epallage fatime* Chagr.). В области полей микротрихий головы медиальная кромка поля покрыта TC, 5—8 TC располо-

жены среди поля микротрихий. Постцервикальный склерит в центральной части поля микротрихий несет одну ТС со щетинкой, длина которой превышает длину SPC.

LESTIDAE (*Lestes dryas* Kirby, *L. sponsa* Hans., *L. barbara* Fabr., *L. virens* Charp., *Sympetma annulata* Selys). Мы не нашли ТС на постцервикальном склерите *Lestes*. В области полей микротрихий головы поле, состоящее из 10—15 ТС, находится вентромедиально от поля МТ, в области редко расположенных микротрихий. У *Sympetma* дистальная часть постцервикального склерита у проксимальной кромки по-



ля МТ несет 4—5 ТС с длинными щетинками. Топография ТС в области поля микротрихий на голове сходна с таковой у *Lestes*.

COENAGRIONIDAE (*Ischnura elegans* Lind. (рис. 1, 6, 7), *I. pumilio* Charp., *I. evansi* Mort., *I. fountanei* Mort., *Coenagrion scitulum* Ramb., *C. pulchellum* Lind., *C. armatum* Charp., *Enallagma cyathigerum* Charp., *Erythromma najas* Hans., *Nehalennia speciosa* Charp.). На постцервикальном склерите 2—3 ТС расположены по кромке перехода от проксимальной части SPC к дистальной, покрытой микротри-

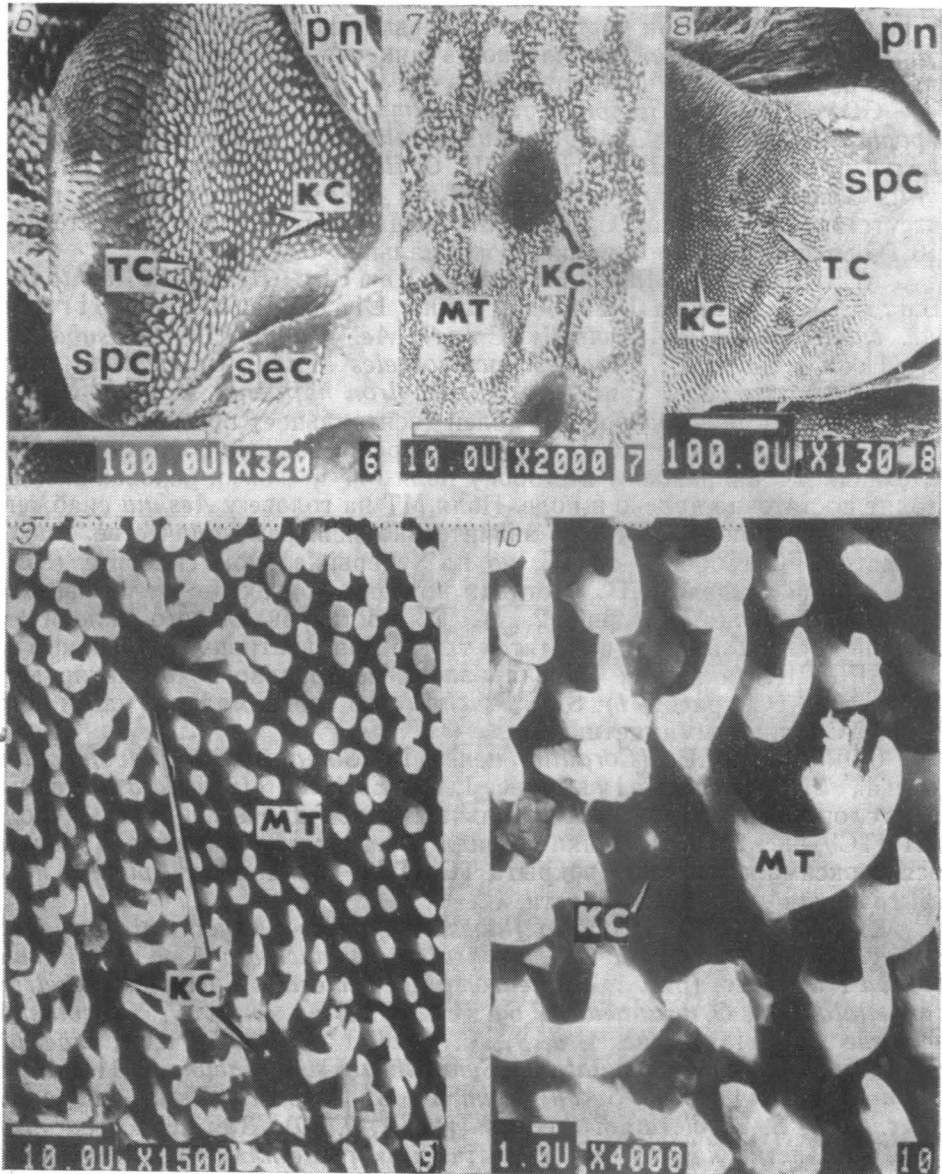


Рис. 1. Топография трихонидных сенсилл у *Caliaesha microstigma* Schneider (Aeshnidae), вентральная часть ПМГ (1); *Somatochlora graeseri* Selys (Corduliidae), ТС из медиальной кромки правого ПМГ (2); *Trithemis festiva* Rambur (Libellulidae), одиночная ТС из крайней дорсальной точки левого ПМГ (3); *Aeshna subarctica* Walker (Aeshnidae), ТС из вентрального края ПМГ (4); *Crocothemis erythraea* Brulle (Libellulidae), SPC, ТС в области перехода от проксимальной части к дистальной (5); *Ischnura elegans* Lind. (Coenagrionidae), левый SPC (6); *I. elegans* Lind., KC из вентропроксимальной части SPC (7); *C. erythraea* Brulle, проксимальная часть SPC (8); *Sympetrum decoloratum* Selys (Libellulidae), KC из дистальной части SPC (9—16).

хиями. Несколько ТС кромки пронотума соприкасаются с шейной мембраной в области ее перехода к SPC. На полях головы у *N. speciosa*, *Er. najas*, *En. cyathigerum* на границе между дорсальным и вентральным полями имеется лишь одна ТС с длинной щетинкой. У других видов ТС в области ПМГ мы не нашли.

PLATYCNEMIDIDAE (*Platycnemis pennipes* Pall.). Топография ТС практически не описывается от описанной для предыдущего семейства.

CORDULEGASTRIDAE (*Cordulegaster boltoni* Don., *C. coronatus* Mott.). На голове поле, состоящее из многочисленных ТС, расположено у поля микротрихий и частично его перекрывает. Плотность ТС в некоторых местах больше, чем плотность микротрихий. SPC в центральной части несет 5—7 очень длинных ТС.

GOMPHIDAE (*Gomphus vulgatissimus* L., *G. flavipes* Charp., *G. epophthalmus* Selys, *Hologomphus lunatus* Bart., *Lindenia tetraphylla* Lind., *Onychogomphus forcipatus* L., *O. flexuosus* Schneider, *O. assemilis* Schneider, *Trigomphus nigripes* Selys). Поле МТ на голове отсутствует, но группа ТС, контролирующая контакт с SPC, имеется. 8—10 ТС расположены по кромке проксимальной части SPC.

AESHNIDAE (*Anax imperator* Leach, *Hemianax ephippiger* Burm, *Aeshna mixta* Latr., *Ae. affinis* Lind., *Ae. coerulea* Stroem, *Ae. cyanea* Mull., *Ae. viridis* Ever., *Ae. grandis* L., *Ae. subarctica* Walker (рис. 1, 4), *Anaciaeschna isosceles* Mull., *Calliaeschna microstigma* Schneider (рис. 1, 1), *Brachytron hafniense* Mull.). У *Anax* лишь одно из двух имеющихся полей (вентральное) обеспечено ТС. Медиально расположено поле ТС, слегка перекрывающее область поля МТ. Щетинки ТС направлены в сторону поля МТ и своими основаниями заходят достаточно далеко в поле. Поля МТ на голове у *Aeshna* снабжены ТС сходной топографии, но в значительно меньшем количестве. *Anax* в области SPC свободен от ТС, но на эуцервикальном склерите (SEC) обладает несколькими ТС, щетинки которых контактируют с поверхностью SPC (поле ТС5, рис. 2, 1). ТС постцервикального склерита у *Aeshna* (обычно их две) находятся также и на вентропроксимальной части SPC. Щетинки этих ТС направлены вентрально и контактируют с SEC (поле ТС2, рис. 2, 1). SPC *Brachytron* в проксимальной части несет до 20 ТС с длинными щетинками.

CORDULIIDAE (*Cordulia aenea* L., *Somatochlora flavomaculata* Lind., *S. graeseri* Selys (рис. 1, 2), *Epithea bimaculata* Charp.). На голове ТС расположены отдельным полем дораомедиально к полю МТ (ТС9, рис. 2, 2). Щетинки сенсилл сравнительно короткие. У *Cordulia* вся проксимальная часть покрыта ТС (ТС3, рис. 2, 1), у *Epithea* лишь вентральная часть этой области.

LIBELLULIDAE (*Pantala flavescens* Fabr., *Rhyothemis variegata variegata* Fabr., *Palpopleura sexmaculata sexmaculata* Fabr., *Trithemis festiva* Rambur. (рис. 1, 3), *Leucorrhinia pectoralis* Charp., *Orthetrum cancellatum* L., *O. brunneum* Fonsc., *O. sabina* Drury, *Crocothemis erythraea* Brulle (рис. 1, 5, 8), *C. servilia servilia* Drury, *Libellula depressa* L., *L. quadrimaculata* L., *Sympetrum sanguineum* Müll., *S. pedemontanum* Allioni, *S. vulgatum* L., *S. flaveolum* L., *S. haritonovi* Borisov, *S. decoloratum* Selys (рис. 1, 9, 10). Для всех представителей семейства характерна покрытая микропапиллами проксимальная часть SPC. ТС расположены в этой области равномерно (ТС3, рис. 2, 1). Иногда несколько ТС могут размещаться на кромке пронотума (PN) (*L. pectoralis*), щетинками контактируя с SPC (ТС1, рис. 2, 1). На голове поле ТС может находиться латерально либо вентролатерально от поля МТ. Никогда ТС не размещаются в центре поля микротрихий, но краевые ТС основаниями немного входят в поле МТ (до 10—15 мкм). Щетинки краевых ТС направлены обычно в сторону поля МТ.

Колоколовидные сенсиллы (КС) у стрекоз по литературным данным известны из радиоанального поля крыла (Pfaу, 1982) и

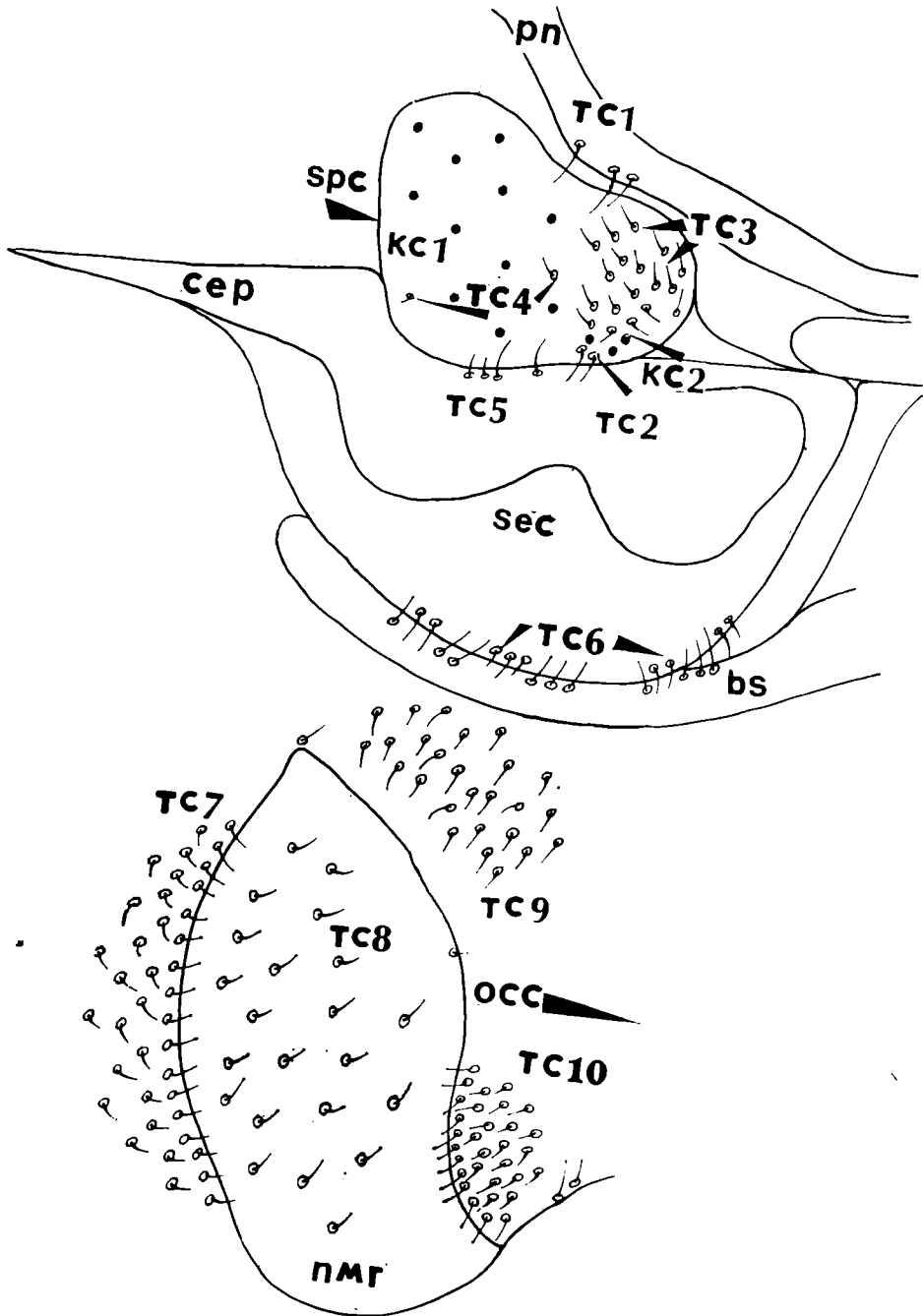


Рис. 2. Сводная схема возможных мест локализации сенсилл в области SPC (верхний) и в области ПМГ (нижний).

из места слияния радиальной и медиальной жилок (Simmons, 1978). В области полей микротрихий головы КС не обнаружены. Они найдены нами лишь в дистальной части SPC (*Libellulidae*, *Aeshnidae*, *Gomphidae*) либо в области перехода от проксимальной к дистальной части SPC (*Coenagrionidae*) (рис. 1, 6, 10). Это область наиболее эластичной кутикулы SPC. Сложность обнаружения обусловлена тем, что поверхность

кутикулы тяжело наблюдать из-за сильно развитой микроскульптуры, хотя в точке размещения колоколовидных сенсилл микротрихии нередко раздвинуты от центра. При увеличениях $\times 100$ — 300 на СЭМ-фото эти места выглядят темными пятнами среди равномерно бархатной поверхности склерита (рис. 1, 6, 8, 9). КС расположены довольно равномерно на расстоянии 15—50 мкм друг от друга.

У *Coenagrionidae (Ischnura)*, по данным СЭМ, колпачок КС имеет округлую форму либо слегка вытянут в дорсовентральном направлении ($5,0 \times 5,5$ мкм) и практически гладкую внешнюю поверхность. КС *Sympetrum decoloratum* вытянуты в дорсовентральном направлении ($2,0 \times 5,0$ мкм) и несколько сильнее погружены ниже уровня поверхности кутикулы. В центре колпачка имеется конусовидное выпячивание (длина 0,5—1,0 мкм), что придает КС внешнее сходство с коническими обонятельными сенсиллами.

Обсуждение. Закономерности размещения сенсилл. 1. ПМГ и СРС обеспечены, как правило, трихондными сенсиллами. Если какая-либо из двух структур арретира (на голове или в шейной области) не имеет сенсорных элементов или они представлены одиночными ТС, то они хорошо развиты на ответной структуре. Вероятно, для сенсорного контроля достаточно иметь сенсорные поля на одной из контактирующих поверхностей.

2. ТС размещаются на наиболее выпуклых местах с достаточно плотной кутикулой либо в точках соприкосновения с наиболее выпуклыми местами ответной поверхности в момент фиксации. При таком расположении обеспечена максимальная вероятность соприкосновения ТС с контактирующей поверхностью.

3. В большинстве случаев ТС расположены по кромке полей МТ головы и СРС, их щетинки направлены в сторону поля МТ. ТС, расположенные среди МТ, обычно обладают длинными щетинками (*Cordulegaster, Epallage*). Возможно, это связано с выделением секрета липидной природы на поверхность кутикулы в области контакта (Горб, 1990б). Этот секрет способствует сцеплению поверхностей ПМГ и СРС. При размещении ТС с короткими щетинками в местах выхода секрета на поверхность сенсиллы могли бы иммобилизоваться, слипаясь с МТ или другими ТС, что привело бы к нарушению сенсорного контроля. В тех случаях, когда ТС все-таки расположены в подобных местах, то щетинки их либо очень длинные (*Cordulegaster*), либо представлены ограниченным количеством (одна у *Epallage*).

4. Количество ТС, площадь их локализации выше у представителей Anisoptera. Это, вероятно, связано как с более сложным строением, так и с более крупными размерами органов фиксации. Наиболее сложно арретир устроен у представителей семейства Libellulidae. Это проявляется как в богатстве спектра формы МТ, так и в сенсорном обеспечении системы. У либеллулид обнаруживаются все возможные точки локализации ТС из представленных на карте (рис. 2) (кроме ТС1, ТС9).

5. Кожа шеи, способная к деформации при движении шейных склеритов, у всех видов несет поля ТС.

Функции сенсилл арретира. Голова стрекозы способна совершать повороты в трех взаимноперпендикулярных плоскостях. Движения головы — неотъемлемая часть многих поведенческих реакций насекомого, например, захвата пищи, следящих движений, оптомоторной реакции. В физиологических экспериментах было показано, что ТС различных склеритов шейного отдела участвуют в гравирецепторном контроле (Markl, 1962), стабилизации положения головы относительно груди (Strausfeld а. о., 1987; Liske, 1989). Не исключая возможность участия в этих реакциях и ТС арретира, мы показали (материал находится в печати), что функции арретира тесно связаны с полетными рефлексам. Расфиксирование головы запускается рефлексом Френкеля либо обдуванием потоком воздуха. Фиксация головы осуществляется синхронно с пре-

крашением работы крыльев при обратном рефлексе Френкеля, с началом работы ротового аппарата при литании, а также во время спаривания. Богатое сенсорное обеспечение арретира (особенно у *Libellulidae*) свидетельствует о наличии механизма мониторинга фиксации головы.

По подвижности шейных склеритов, топографии мышц и сенсилл можно предположительно установить, какие сенсиллы шейного отдела могут осуществлять контроль арретира. Большинство сенсорных полей в области ПМГ и SPC, вероятно, участвуют в контроле наличия контакта SPC с ПМГ (ТС3, ТС4, ТС6, ТС7, ТС8), ТС5 и ТС2 — в контроле наличия движения SPC относительно эуцервикального склерита, ТС1 — относительно пронотума. Поскольку SPC подвижно соединен с эуцервикальным склеритом и может изменять положение вместе с ним, то контроль движений SPC может осуществляться путем контроля смещения эуцервикального склерита относительно базистернума (BS) посредством групп сенсилл вентральной кромки SEC и дорзальной кромки BS (ТС6).

Колоколовидные сенсиллы SPC участвуют в контроле натяжений, сгибов в области контакта SPC и ПМГ. Возможно, таким образом осуществляется контроль крутящих моментов, возникающих при работе ротового аппарата или при спаривании у представителей *Anisoptera*, самцы которых захватывают самку при помощи анальных придатков за голову. До конца остается неясным вопрос о том, каким образом осуществляется коммуникация в тандемном соединении (Utzeri, 1989). Возможно одна из главных ролей здесь принадлежит тактильному контакту SPC — ПМГ. В состоянии сцепления КС SPC способны воспринимать напряжения, возникающие в эластичной кутикуле SPC под действующим принудительных изменений самою положением головы самки в тандемном соединении. Этим, вероятно, обусловлено относительное богатство сенсорных элементов арретира *Anisoptera* и особенно *Libellulidae* *.

Автор признателен С. Н. Борисову (Душанбе), А. Ю. Харитонову (Новосибирск), Л. Н. Притыкиной (Москва) за предоставленный коллекционный материал.

- Горб С. Н. Морфология системы фиксации головы у равнокрылых стрекоз // Пробл. соврем. биол. Тр. 19-й науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ, Москва, 25—29 апр., 1988 г.— М., 1988.— С. 113—117.— Деп. в ВИНТИ 24.08.88 N 6710-B88.
- Горб С. Н. Функциональная морфология системы «арретира» у стрекоз // Вестн. зоологии.— 1989.— N 3.— С. 62—67.
- Горб С. Н. Микроскульптура системы фиксации головы у стрекоз в сканирующем электронном микроскопе // Зоол. журн.— 1990а.— 69, N 2.— С. 148—154.
- Горб С. Н. Внутренняя морфология системы арретира у стрекозы *Erythromma pajas* Hansemann (*Zygoptera*, *Coenagrionidae*) // Вестн. зоологии.— 1990б.— N 6.— С. 59—62.
- Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М.: Сов. наука, 1957.— 467 с.
- Barth F. G. Zur Organisation sensorischer Systeme: die cuticularen Mechanoreceptoren der Arthropoden // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 79. Jahresversamml., München, 19—24 Mai, 1986.— Stuttgart; New York, 1986.— S. 69—90.
- Liske E. Neck hair plate sensilla of the praying mantis: central projections of the afferent neurons and their physiological responses to imposed head movement in the yaw plane // J. Insect. Physiol.— 35, N 9.— P. 677—687.
- Markl H. Borstenfelder an der Gelenken als Schwertsinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren // Z. vergl. Physiol.— 1962.— 45, N 5.— S. 475—569.
- Mittelstaedt H. Physiologie des Gleichgewichtsinnes bei fliegenden Libellen // Ibid.— 1950.— 32, N 5.— S. 442—463.
- Pfau H. K. Die Drehbewegungen des Libellenflügels um die Längsachse — funktionelle Anatomie und Mechanoreception // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 75. Jahresversamml., Hannover, 31. Mai — 5 Juni, 1982.— Stuttgart; New York, 1982.— S. 284.
- Simmons P. J. Crevice organs: sensory structures on the wings of dragonflies (Insecta; Odonata) // Zoomorphologie.— 1978.— 89, N 3.— P. 251—255.

* Статья представлена к публикации жюри Республиканской конференции молодых исследователей (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, Киев, 24—27 апреля 1990 г.).

- Strausfeld N. J., Seyan H. S., Milde J. J. The neck motor system of the fly *Calliphora erythrocephala*. I. Muscles and motor neurons // J. Comp. Physiol. A (1987).— 160.— P. 205—224.
- Utzeri C. Tactile communication through the tandem link in the Odonata and the problem of tandem oviposition in *Sympetrum* (Libellulidae) // Opusc. zool. flumin.— 1989.— 35.— P. 1—6.

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

Получено 02.08.90

Sensilles in Dragonflies Arrester System. Gorb S. N.— *Vestn. zool.*, 1991, N 1.— Sensillar topography of the arrester system in representatives of 10 dragonfly families (Calopterygidae, Euphaeidae, Lestidae, Coenagrionidae, Platycnemididae, Aeschidae, Gomphidae, Cordulegastridae, Corduliidae, Libellulidae) have been studied with the aid of scanning electron microscopy. Essential regularities in sensilles position within arrester system are established on the base of 69 species studied. Functional interpretation of different sensory fields is proposed.

УДК 581.1 : 611-018

Е. В. Скрипченко, П. М. Мажуга

СТРОМА КОСТНОГО МОЗГА У РЕПТИЛИЙ

В сравнительном ряду наземных позвоночных — от амфибий до млекопитающих — наблюдается последовательно прогрессирующее развитие костномозговой ткани — основы дефинитивного кроветворения. Из этого следует, что у представителей различных классов гемопоэтическая функция костного мозга проявляется далеко не в равной мере и это свойство, по-видимому, имеет прямую связь с уровнем его структурной организации. И хотя в паренхиме костного мозга, начиная уже с земноводных, обнаруживаются клетки основных кроветворных рядов (эритроцитарного и миелоцитарного), даже чисто количественный их показатель свидетельствует в какой-то мере о различной степени его гемопоэтической активности. К сожалению, более достоверных сведений о кроветворной функции костного мозга в сравнительном ряду позвоночных очень мало. Сейчас уже известно, что гемопоэз теснейшим образом связан с микроокружением, его нельзя отделить от той части кроветворной ткани, которой обычно отводилась лишь роль механической опоры (Трентин, 1982; Фриденштейн, 1982). Новые исследования в этой области все более убеждают в том, что именно обстановка микроокружения в костном мозге может определять состояние и интенсивность гемопоэза (Старостин, 1986; Хрущов и др., 1988). К тому же до сих пор остается неясным значение костномозговой стромы в сохранении исходных клеточных состояний для кроветворения, то есть тех функциональных единиц, которые в последнее время принято называть стволовыми кроветворными клетками. С учетом таких предпосылок появилась необходимость более обстоятельно разобраться в структурной организации костного мозга и, в частности, в устройстве так называемой стромальной части. Такая именно задача была поставлена в нашей работе. Для изучения устройства стромальной части костного мозга мы решили использовать принцип сравнительногистологических сопоставлений, исходя из уже известного факта, что у представителей земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих костный мозг существенно отличается по уровню своей тканевой организации и по участию в дефинитивном кроветворении. К тому же подобные исследования на наземных позвоночных еще никем не проводились.

Материал и методы. Для гистологического исследования использовали костный мозг из бедренной кости взрослых особей *Lacerta agilis*, *Lacerta saxicola*, *Emys orbicularis*, *Testudo horsfieldi*, отобранный в весенне-летний период. После фиксации в 10 % нейтральном формалине и заливки в парафин изготавливали гистологические срезы. Их окрашивали гематоксилин-эозином, пикрофуксином, ШИК-реакцией. Ретикулярный каркас выявляли импрегнацией серебром (Волкова, 1971). Для электронно-микроскопических исследований образцы фиксировали в 2,5 %-м глютаральдегиде и 2 %-й четырехокиси осмия, заключали в аралдит. Ультратонкие срезы обрабатывали по методу Рейнольдса и исследовали под электронным микроскопом Тесла БС-500.