

УДК 574.3, 591.3

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЭКЗОГЕННЫХ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ У ИМАГО ЖЕСТКОКРЫЛЫХ
НАСЕКОМЫХ****ONTOGENETIC MODEL OF EXOGENOUS ORIGIN OF MORPHOLOGICAL
ABNORMALITIES IN ADULTS OF COLEOPTERA****Ю.А. Присный****Yu.A. Prisniy***Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Россия, 308015, г. Белгород,
ул. Победы, 85**Belgorod State National Research University, 85, Pobeda St, Belgorod, 308015, Russia**E-mail: prisniy_y@bsu.edu.ru*

Ключевые слова: онтогенез, аномалии, насекомые жесткокрылые (Coleoptera).
Key words: ontogeny, anomalies, insects, beetles (Coleoptera).

Аннотация. В статье рассматриваются основные этапы морфогенеза в индивидуальном развитии и выделяются критические периоды, определяющие появление морфологических аномалий у имаго жесткокрылых насекомых (Insecta: Coleoptera). Обсуждаются факторы, способные на разных стадиях онтогенеза спровоцировать появление тех или иных видов аномалий, используемых в качестве средств оценки состояния среды обитания.

Resume. The article deals with the main stages of morphogenesis in individual development of beetles and highlights the critical periods that determine the appearance of morphological abnormalities in adults of Coleoptera (Insecta: Coleoptera). The factors are discussed that may at different stages of ontogenesis provoke certain types of abnormalities which are used as tools to assess the state of the environment.

Введение

Различные отклонения от нормы в морфологии насекомых явление не редкое. Многие авторы описывают в своих работах аномалии, встречаемые ими в собранном материале или полученные в экспериментальных условиях [Balazuc, 1947; Balazuc, 1958; Благовещенский, 1969; Schneider, Thoma, 2004; Savini, Furth, 2004; Васильева, 2005; Назаренко, 2006; Roux, Wrase, 2007; и др.]. На сегодняшний день наиболее полная классификация аномалий, отмеченных у насекомых, приведена в работе Ю.А. Присного [2009], который дополнил и систематизировал аномалии, описанные в работах Ж. Балажука [Balazuc, 1947] и А.В. Присного [1983].

На основе частоты встречаемости морфологических аномалий у жесткокрылых насекомых (жужелиц и мертвоедов) разработана методика оценки состояния среды [Присный, 2008, 2010]. В основе ее лежит реакция популяций в ответ на комплексное вредное воздействие, проявляющаяся повышением количества особей с аномалиями. Но различные отклонения возникают под действием разного рода факторов. Поэтому при оценке состояния среды следует выделять и руководствоваться теми видами аномалий, которые могли возникнуть в процессе онтогенеза под действием определенной группы факторов, действие которых и требуется оценить.

Как известно, особенности онтогенеза отличаются у всех живых организмов даже на уровне видов. Поэтому знание особенностей протекания этого процесса очень важно для их практического использования.

Часть насекомых приобрели особенный тип развития, включающий метаморфоз, отличный от такового у других групп животных. У Крылатых насекомых (Pterygota) выделяют следующие основные типы онтогенеза:

- гемиметаморфоз – развитие с неполным метаморфозом: яйцо – личинка – взрослая особь (Hemimetabola), с видоизменениями, обозначаемыми как гипоморфоз и гиперморфоз;
- голометаморфоз – развитие с полным метаморфозом: яйцо – личинка – куколка – взрослая особь (Holometabola), с видоизменением – гиперметаморфозом [Бей-Биенко, 1966].

Индивидуальное развитие жуков, включая жужелиц и мертвоедов, используемых в качестве биоиндикаторов [Присный, 2008, 2010, 2013], относится ко второму типу, то есть цикл их развития включает стадию глубокой перестройки систем органов и изменения внешнего строения.



С.Р. Стоккард [Stockard, 1921] предложил учение о критических периодах в индивидуальном развитии животных. Он считал, что индивидуальный онтогенез состоит из определенного числа этапов дифференциации и роста. Каждый из них начинается критическим периодом. Именно в эти критические периоды развития отмечается повышенная чувствительность организма к воздействиям вредных факторов внешней среды, которые на ранних эмбриональных стадиях влияют на формирование всего организма в целом, а позднее – оказывают отрицательное влияние на формирование отдельных органов, претерпевающих в данный момент активные формообразовательные процессы.

Различные факторы, действующие в одном и том же критическом периоде, могут вызывать сходные отклонения, и также, один и тот же фактор, действующий на различных этапах, может вызывать различные изменения.

Из этого следует, что тип аномалии определяется сочетанием типа тератогенного фактора и стадии развития, во время которой он оказал действие на организм.

Согласно теории критических периодов аномалии развития возникают в основном в период органогенеза, когда зачатки различных органов наиболее активно развиваются или когда они возникают из группы малоспециализированных клеток, то есть когда устанавливаются их форма и соотношения частей [Балахонов, 1990].

В.И. Олифан [1957], в онтогенезе насекомых выделяет 2 типа критических стадий: периоды, возникающие у личинок в связи с их линьками; периоды, характеризующиеся развитием признаков имаго.

Вероятно, для насекомых с неполным и полным метаморфозом следует выделять разное число критических стадий.

Модель появления морфологических аномалий, и ее обсуждение

С учетом вышеизложенного, наиболее существенные процессы морфогенеза происходят в периоды (рис.):

- 1) группа эмбриональных критических стадий (рис.: «яйцо»):
 - а) закладка презумптивных тканей;
 - б) сегментация зародышевой полоски;
 - в) закладка тканей и органов личинки и имагинальных дисков;
- 2) группа личиночных критических стадий (рис.: «личинка»):
 - а) дифференцировка в развивающихся имагинальных органах (у Hemimetabola);
 - б) линька;
- 3) группа куколочных критических стадий (рис.: «куколка»):
 - а) дифференцировка имагинальных дисков;
 - б) линька с формированием имагинальных структур.

К критическим стадиям, определяющим появление морфологических аномалий у имаго жесткокрылых, относятся периоды: 1в, 3а и 3б, то есть периоды, в которые происходит закладка, дифференцировка и формирование органов взрослого насекомого. Аномалии же, затрагивающие органы личинки, при метаморфозе элиминируются, что подтверждается экспериментами по регенерации органов, ампутированных на личиночных стадиях. Установлено, что у большинства насекомых ампутированные у личинки придатки восстанавливаются после метаморфоза. И чем раньше на личиночной фазе была произведена ампутация, тем полнее происходит восстановление органа у имаго. У некоторых видов придатки могут восстанавливаться уже на стадии личинки. У насекомых с неполным превращением полного восстановления придатка получено не было [Balazuc, 1947]. Последнее подтверждает особую роль полного метаморфоза в регенерации.

На стадии яйца основным фактором, способными вызвать мутации и, как следствие, нарушение развития, является физический (радиационное излучение, электромагнитное излучение в коротковолновом диапазоне). Химическое воздействие, как причину мутаций, здесь исключать нельзя, но, на наш взгляд, оно маловероятно, так как проникновение токсиканта через оболочки яйца насекомого вызывает его гибель.

Генотипические нарушения (унаследованные от родительских особей, а также спонтанные и индуцированные мутации) на этой фазе затрагивают развитие всего организма в целом и могут спровоцировать неблагоприятные изменения в закладывающихся имагинальных дисках, а у имаго проявиться в виде «общих» и некоторых «локальных уродств» (здесь классификация аномалий по: [Присный, 2009]), чаще всего симметричных (расщепления сегментов тела, схистомелии и др.) (рис.: А).

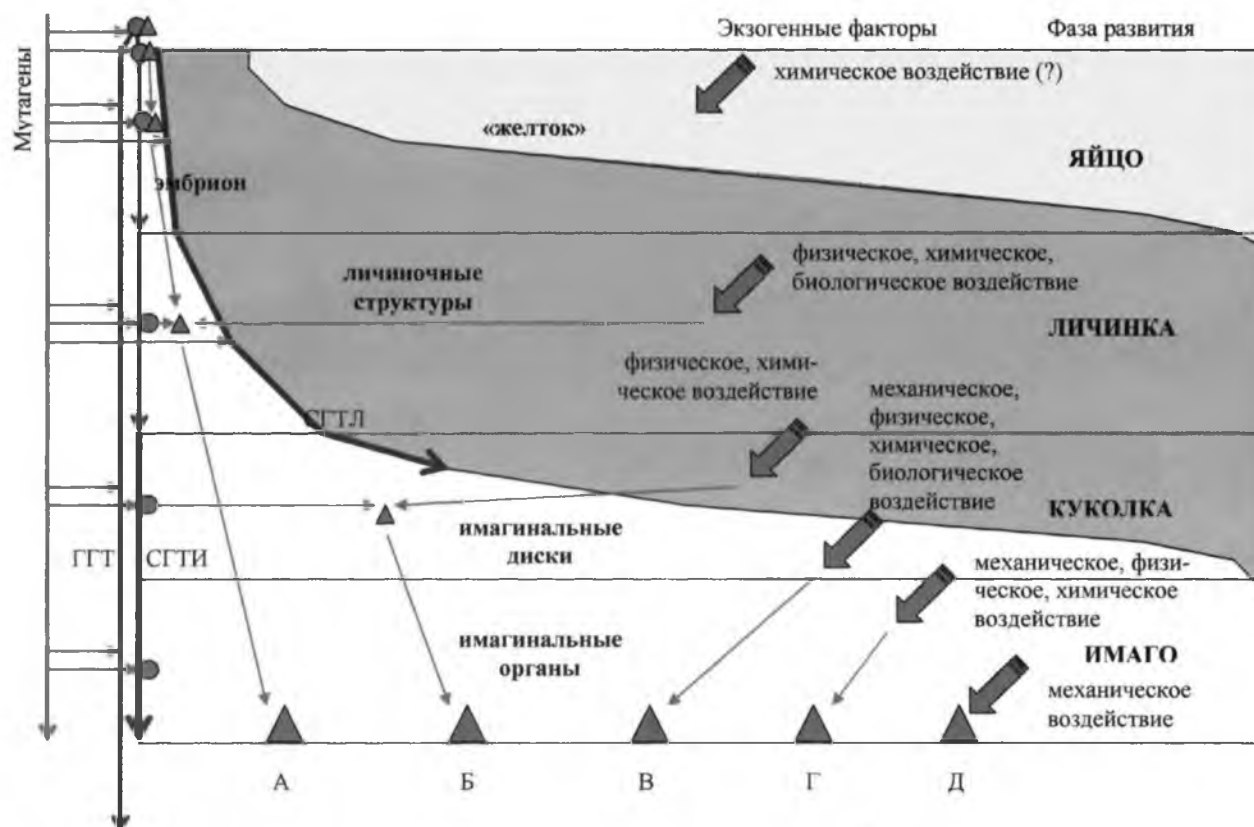


Рис. Общая схема происхождения основных типов экзогенных морфологических аномалий у имаго жуков

Обозначения: ● – аномалии генотипа имаго; ▲ – аномалии имагинальных дисков; ▲ – морфологические аномалии имаго; ГГТ – генеративный генотип; СГТЛ – соматический генотип личинки; СГТИ – соматический генотип имаго. Наследственные, спонтанные и индуцированные мутации и их экзогенные не генотипические гомологи: А – системные (общие) и симметричные; Б – локальные и односторонние. Экзогенные (вызванные механическим, физическим, химическим или биологическим воздействием), не затрагивающие генотип, морфологические аномалии – В, Г, Д.

Fig. The general scheme of exogenous origin of the main types of morphological abnormalities in adults beetles.

Legend: ● – anomalies genotype of adults; ▲ – Anomalies imaginal discs; ▲ – Morphological abnormalities of adults; ГГТ – generative genotype; СГТЛ – somatic larvae genotype; СГТИ – somatic genotype imago. Hereditary, spontaneous and induced mutation and no exogenous genotypic homologs: А – system (general) and symmetrical; В – local and one-sided. Exogenous (due to mechanical, physical, chemical or biological effects) that do not affect the genotype, morphological abnormalities – С, D, E.



Мутагены, вызывающие мутации на фазе куколки, а также токсические вещества, проникающие в тело в фазе личинки, могут спровоцировать появление «локальных уродств», чаще – односторонних или асимметричных (рис.: Б).

Воздействия (механические, физические, химические или биологические) на куколку до начала схождения экзuvia, не затрагивающие генотип, способны вызвать появление у имаго нарушений, отнесенных в группы «общие аномалии» (деформации, атрофии, ампутации и др.) и «локальные уродства» (рис.: В).

Механические, физические и химические воздействия на имаго в период между схождением куколочного экзuvia и полным затвердением кутикулы вызывает часть «общих аномалий» (рис.: Г).

Механические воздействия на имаго на более позднем этапе вызывает более или менее выраженные «травмы» (рис.: Д).

Эксперименты по влиянию бромистого этидия (химический мутаген) и минеральной пыли с гидроотвалов горно-обогатительных комбинатов (субстрат, накапливающий в небольших количествах некоторые токсические вещества, образующиеся в процессе горячего брикетирования железа, и быстро цементирующийся при намокании-высыхании) на развитие личинок и куколок *Tenebrio molitor* L. и появление морфологических аномалий у взрослых особей позволили подтвердить появление групп аномалий, обозначенных на рисунке как Б, В и Г, при системном действии этих факторов (наличие в пище и субстрате), а также аномалий групп Г и Д, при специальном нанесении точечных травм на куколок и групповом содержании личинок и куколок и «запечатывание» куколок в субстрат.

Список литературы

1. Балахонов А.В. 1990. Ошибки развития. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 278.
Balahonov A.V. 1990. Oshibki razvitiya [Errors of the Development]. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 278.
2. Бей-Биенко Г.Я. 1980. Общая энтомология. М.: Высшая школа, 416.
Bej-Bienko G.Ja. 1980. Obshhaja jentomologija [General entomology]. Moscow: Vysshaja shkola, 416.
3. Благовещенский Д.И. 1969. К вопросу о структурных аномалиях у Вшей (Siphunculata). Энтомологическое обозрение, 48 (3): 507–510.
Blagoveshenskij D.I. 1969. On the question of structural abnormalities in Lice (Siphunculata). Jentomologicheskoe obozrenie [Entomological Review], 48 (3): 507–510.
4. Васильева Л.А. 2005. Изменение системы жилкования крыла *Drosophila melanogaster* под действием температурного шока и селекции. Журнал общей биологии, 66 (1): 68–74.
Vasil'eva L.A. 2005. Changing wing venation of *Drosophila melanogaster* under the influence of temperature shock and selection. Zhurnal obshhej biologii [Journal of General Biology], 66 (1): 68–74.
5. Назаренко В.Ю. 2006. Случай тератоза у долгоносика *Hypera transylvanica* (Coleoptera, Curculionidae). Вестник зоологии, 40 (2): 181–183.
Nazarenko V.Ju. 2006. Case teratoza from weevil *Hypera transylvanica* (Coleoptera, Curculionidae). Vestnik zoologii [Zoological Herald], 40 (2): 181–183.
6. Олифан В.И. 1957. Критические стадии в индивидуальном развитии насекомых. В кн.: Третье совещание Всесоюзного энтомологического общества (г. Тбилиси, 4–9 октября 1957 г.). Тезисы докладов. Ч. 1. М.–Л., Изд-во АН СССР: 201–202.
Olifan V.I. 1957. The critical stages in the development of the individual insects. In: Tret'e soveshhanie Vsesojuznogo jentomologicheskogo obshhestva (g. Tbilisi, 4–9 oktjabrja 1957 g.). Tezisy dokladov. Ch. 1 [The third meeting of the All-Union Entomological Society (Tbilisi, 4–9 October 1957). Abstracts. Part 1]. Moscow–Leningrad, Izd-vo AN SSSR: 201–202.
7. Присный А.В. 1983. Морфологические аномалии колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). Этомологическое обозрение, 52 (4): 690–701.
Prisnyj A.V. 1983. Morphological abnormalities Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). Jentomologicheskoe obozrenie [Entomological Review], 52 (4): 690–701.
8. Присный Ю.А. 2008. К вопросу о возможности использования частот появления морфологических аномалий у насекомых для оценки качества среды. В кн.: Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях. Сборник материалов III региональной конференции. Липецк, ЛГПУ: 107–113.
Prisnyj Ju.A. 2008. On the possibility of using the frequency of occurrence of morphological abnormalities in insects to assess the quality of the environment. In: Jekologo-faunisticheskie issledovanija v Central'nom Chernozem'e i sopredel'nyh territorijah. Sbornik materialov III regional'noj konferencii [Ecological and faunal studies in the Central Black Earth and adjacent territories. The collection of materials III Regional Conference]. Lipetsk, LGPU: 107–113.
9. Присный Ю.А. 2009. Классификация морфологических аномалий жесткокрылых насекомых (Coleoptera). Научные ведомости БелГУ. Естественные науки, 9-1 (11): 72–81.
Prisnyj Ju.A. 2009. Classification of morphological abnormalities of beetles (Coleoptera). Nauchnye vedomosti BelGU. Estestvennye nauki [Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences], 9-1 (11): 72–81.

10. Присный Ю.А. 2010. Методика экспресс-оценки состояния среды на основе частоты появления морфологических аномалий у жуужелиц. В кн.: Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Материалы XI Международной научно-практической конференции (г. Белгород, 20–25 сентября 2010 г.). Белгород, ИПЦ «ПОЛИТЕРРА»: 220.

Prisnyj Ju.A. 2010. Methods of rapid assessment of the state of the environment on the basis of frequency of occurrence of morphological abnormalities in the ground beetles. In: Vidovye populjicii i soobshhestva v antropogenno transformirovannyh landshaftah: sostojanie i metody ego diagnostiki. Materiala XI Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoj konferencii (g. Belgorod, 20–25 sentjabrja 2010 g.) [Species populations and communities in the anthropogenically transformed landscapes: the status and methods of diagnosis. Materials of the XI International scientific-practical conference (Belgorod, 20–25 September 2010)]. Belgorod, IPC «POLITERRA»: 220.

11. Присный Ю.А. 2013. Оценка состояния особо охраняемых природных территорий Белгородской области на основе частот встречаемости аномалий у жуужелиц (Carabidae). Научные ведомости БелГУ. Естественные науки, 24 (7): 72–76.

Prisnyj Ju.A. 2013. Assessment of the status of protected areas of the Belgorod region on the basis of frequency of occurrence of abnormalities in the ground beetles (Carabidae). Nauchnye vedomosti BelGU. Estestvennye nauki [Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences], 24 (7): 72–76.

12. Balazuc J. 1948 (1947). Memoires Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. Vol. 25. La teratologie des coleopteres et experiences de transplantation chez *Tenebrio molitor* L. Paris, Editions du Museum, 294.

13. Balazuc J. 1958. La teratologie des Hymenopteroides. Annales de la Societe Entomologique de **France**, 127: 167–203.

14. Roux Ph., Wrase D.W. 2007. Description d'une espece et d'une sous-espece nouvelles de *Nebria* Latreille, 1804 provenant d'anatolie (Coleoptera, Nebridae, Nebrini). Biococme Mesogeen, Nice, 24 (2): 41–49.

15. Savini V., Furth D. 2004. Teratology in Coleoptera: a case in *Gioia bicolor* (Blake 1969) (Chrysomelidae, Alticinae) from Jamaica. Entomotropica, 19 (3): 165–167.

16. Schneider N., Thoma J. 2004. Malformation antennaire observee chez *Callichroma velutinum* (Fabricius, 1775) (Coleoptera, Cerambycidae). Bulletin Society Natural Luxembourg, 105: 105–108.

17. Stockard C.R. 1921. Development alrate and structural expression; an experimental study of twins «double monsters» and single deformities and interaction among embryonic organs during their origin and development. The American Journal of Anatomy, 28: 115–226.