

Katedra i Zakład Biologii Ogólnej. Wydział Lekarski. Akademia Medyczna w Lublinie
Kierownik: doc. dr Wanda Stojalowska

Roman GIERYNG

**Postembrionalny rozwój ośrodkowego układu nerwowego
muchówek (*Diptera*). Cz. I *Calliphora vomitoria* (L) ***

**Постэмбриональное развитие центральной нервной системы
двукрылых (*Diptera*)**

Часть I. *Calliphora vomitoria* (L.)

**Post-Embryonal Development of the Central Nervous System
of *Diptera*. (Part I. *Calliphora vomitoria* (L.)**

Rozwój postembrionalny muchówek zasługuje na uwagę ze względu na duże różnice występujące między poszczególnymi stadiami rozwojowymi. Larwy niektórych muchówek nie mają głowy, która tworzy się dopiero w stadium poczwarki. Również zasługuje na uwagę fakt, że larwy muchówek zwykle posiadają bardziej skoncentrowany układ nerwowy niż owady dorosłe, gdy tymczasem u większości owadów odwrotnie, formy dorosłe mają bardziej skoncentrowany układ nerwowy niż larwy. W związku z tym należy spodziewać się interesujących wyników w badaniach postembrionalnego rozwoju ośrodkowego układu nerwowego (CUN).

Stosunkowo niewiele można znaleźć prac dotyczących postembrionalnego rozwoju CUN owadów, a zwłaszcza poszczególnych części mózgu. Na uwagę zasługują następujące prace: Bauer (1904), Hanström (1926, 1928), Bretschneider (1914), Pflugfelder (1936, 1937), Schrader (1938), Pyle (1945), a z ostatnich Panow (1957, 1959, 1960, 1961), Johansson (1957), Afify Mahmoud (1960). *Diptera* nie należą do rzędów dobrze opracowanych pod tym względem. Częściowe wiadomości z tej dziedziny znajdujemy w pracy Lowna z lat 1893—1895. Hanström (1926), Pflugfelder (1937) opracowali postembrionalny rozwój ośrodków wzrokowych u *Culex pipiens*, a ostatnio Maher Ali (1957) badał układ nerwowy i ośrodki skojarzeniowe w mózgu u *Bibio marci* (L), uwzględniając częściowo ich rozwój.

W pracy tej opracowano budowę morfologiczną CUN i strukturę histologiczną mózgu *Calliphora vomitoria* (L) podczas rozwoju postembrionalnego u larwy, poczwarki i owada dorosłego. Szczególną uwagę zwrócono na powstanie i rozwój takich ośrodków w mózgu jak *corpora pedunculata*, *corpus centrale*, *pons cerebrealis*, *lobi optici*, *lobi olfactorii*.

*) Praca częściowo subsydiowana przez Polską Akademię Nauk.

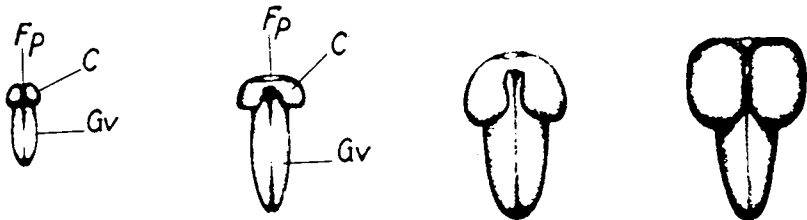
MATERIAŁ I METODY

W celu uzyskania odpowiedniego materiału z poszczególnych stadiów rozwojowych *C. vomitoria*, prowadzono hodowlę much na mięsie w temperaturze od 22 do 24°C. Cały cykl rozwojowy *C. vomitoria* począwszy od wylęgnięcia się larw z jaj, aż do wyjścia owadów dorosłych z poczwarek, przebiegał w ciągu 14—16 dni, przy czym stadium larwy trwało od 8 do 19 dni, a stadium poczwarki od 6 do 8 dni. Larwy żerowały około 5 dni, przez pozostałe 4—5 dni, do momentu przepoczwarczenia się nie pobierały pokarmu i siedziały zagrzebane w piasku.

Wypreparowywano cały CUN z poszczególnych stadiów rozwojowych w jednodniowych odstępach czasu. Było to konieczne, ponieważ rozwój *C. vomitoria* jest stosunkowo szybki i w ciągu jednego dnia zachodzą duże zmiany. Materiał utrwalano płynem Bouina i 97% alkoholem etylowym. Preparaty zatapiano w parafinie i krajano na mikrotomie typu Minota we wszystkich trzech płaszczynach, stosując grubość skrawków od 4—6 μ . Preparaty histologiczne barwiono hematoksyliną żelazistą według Heidenhaina i 5% wodnym roztworem eozyny.

BUDOWA MORFOLOGICZNA CUN

W poszczególnych stadiach rozwojowych *C. vomitoria* istnieją zasadnicze różnice w budowie morfologicznej CUN. U larwy jest on najbardziej skoncentrowany; składa się z mózgu i leżącego tuż za nim zwoju brzuszego, powstałego ewolucyjnie ze zlania się całego łańcuszka brzuszego. L o w n e (1893—1895) podaje, że w rozwoju embrjonalnym *Calliphora erythrocephala* CUN początkowo jest bardziej rozczłonowany, a później ulega skracaniu.



Ryc. I. Ośrodkowy układ nerwowy nowo wylęgłej larwy

Central nervous system of a newly hatched larva

Ryc. II. Ośrodkowy układ nerwowy dwudniowej larwy

Central nervous system of a two-day-old larva

Ryc. III. Ośrodkowy układ nerwowy pięciodniowej larwy

Central nervous system of a five-day-old larva

Ryc. IV. Ośrodkowy układ nerwowy ośmiodniowej larwy

Central nervous system of an eight-day-old larva

C — mózg (brain), Fp — foramen pharyngicum, Gv — zwój brzuszny (ventral ganglion)

U nowo wylęgłej larwy *C. vomitoria* mózg oglądany od strony grzbietowej przedstawia dwa owalnego kształtu płyty (ryc. I C) przylegające ściśle do górnej przedniej części zwoju brzuszego. Oba płyty

mózgowe są ze sobą zrosnięte górną częścią bardzo cienkim spoidłem mierzącym około 15 μ grubości. Zespolenie mózgu z resztą CUN jest tak daleko posunięte, że stwarza to wrażenie jakby cały CUN był jednym zwojem przebitym przez przewód pokarmowy. W miejscu gdzie przechodzi przewód pokarmowy jest niewielki otvorek (*foramen pharyngicum*) mierzący około 10 μ (ryc. I Fp). W następnych dniach rozwoju larwy mózg intensywnie się powiększa, natomiast przyrost masy zwoju brzusznego jest znacznie powolniejszy (ryc. II, III, IV), tak że stosunek ilościowy mózgu do zwoju brzusznego zmienia się stopniowo na korzyść mózgu. Zamieszczona niżej tabela ilustruje stosunek szerokości mózgu (szerokość obu płatów mierzona w najszerszym odcinku) do długości całego CUN (mierzonej od *pars intercerebralis* mózgu do zakończenia zwoju brzusznego) w poszczególnych okresach rozwojowych.

Stadium rozwojowe	Długość CUN w mm	Szerokość mózgu w mm
nowo wylęła larwa	0,40	0,2
larwa 1/2-dniowa	0,46	0,25
larwa 1-dniowa	0,63	0,29
larwa 2-dniowa	0,73	0,42
larwa 4-dniowa	0,98	0,68
larwa 6-dniowa	0,98	0,77
larwa 8-dniowa	1,05	0,9
poczwarka nowo utworzona	1,10	1,25
poczwarka 1-dniowa	1,50	1,33
poczwarka 1-dniowa z rozchylonymi płatami ocznymi	1,50	1,88
poczwarka 2-dniowa	1,60	2,00
poczwarka 3-dniowa	1,85	2,10
poczwarka 8-dniowa	3,00	2,80
imago	3,20	3,00

Zamieszczone rysunki (ryc. I—X) stanowią graficzną ilustrację ilościowych i jakościowych zmian zachodzących w budowie CUN w poszczególnych okresach rozwoju osobniczego. Są one wykonane w tej samej skali.

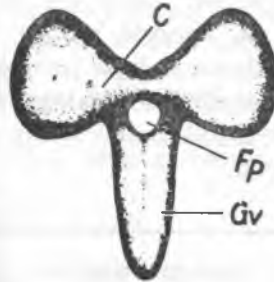
Z danych liczbowych tabeli i z rysunków wynika, że w czasie rozwoju larwy występuje powolne wydłużanie się CUN i szybki wzrost mózgu, którego szerokość dochodzi pod koniec tego stadium do długości całego CUN. Natomiast bezpośrednio po przepoczwarczeniu szerokość mózgu staje się większa od długości całego CUN. U jednodniowej poczwarki CUN zaczyna się intensywnie wydłużać (ryc. VI) z tym,

że głównie zaznacza się wydłużenie konektywy łączącej zwój podprzelykowy z resztą łańcuszka brzuszego. W następnych dniach konektywa ta, zwana konektywą szyjną (cervical connective) jeszcze bardziej się wydłuża (ryc. VII, VIII Ck). W konsekwencji tych przemian mózg ze zwojem podprzelykowym tworzy ściśle połączoną całość, zaś zwój brzuszny odrębną znacznie oddaloną. Zwój ten V a t e r (1962) nazywa u imago niektórych muchówek złożonym zwojem tułowiowym (*ganglion thoracis coniunctum*).



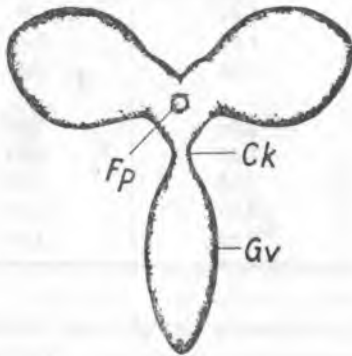
Ryc. V. Ośrodkowy układ nerwowy młodej poczwarki bezpośrednio po przepoczwarczeniu

Central nervous system of a youngest pupa



Ryc. VI. Ośrodkowy układ nerwowy jednodniowej poczwarki; oznaczenia zob. ryc. 1

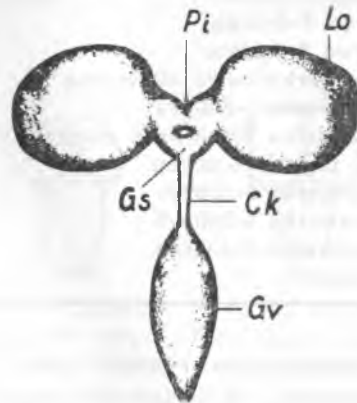
Central nervous system of a one-day-old pupa; explanation as in Fig. 1



Ryc. VII. Ośrodkowy układ nerwowy dwudniowej poczwarki

Central nervous system of a two-day-old pupa

Ck — konektywa szyjna (cervical connective), **Gv** — zwój brzuszny (ventral ganglion), **Fp** — *foramen pharyngicum*

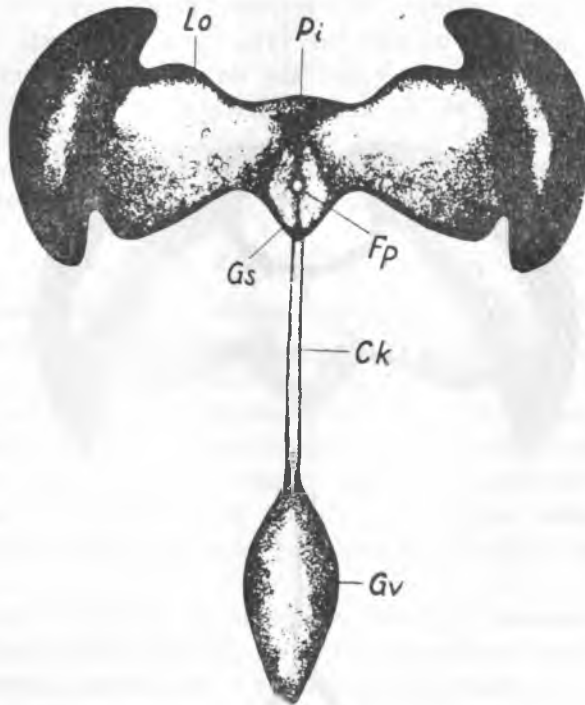


Ryc. VIII. Ośrodkowy układ nerwowy trzydniowej poczwarki

Central nervous system of a three-day-old pupa

Ck — konektywa szyjna (cervical connective), **Gs** — zwój podprzelykowy (suboesophageal ganglion), **Gv** — zwój brzuszny (ventral ganglion), **Lo** — płaty oczne (*lobi optíci*), **Pi** — *pars intercerebralis*

Między pierwszym i drugim dniem rozwoju poczwarki następuje przekształcanie się mózgu. Jego płaty protocerebralne i płaty oczne, które do tej pory były odchylone ku tyłowi, przemieszczają się na boki. Moment rozchylania się płatów protocerebralnych odzwierciedlają dane liczbowe tabeli. U poczwarki jednodniowej, której płaty protocerebralne jeszcze się nie rozchyliły, szerokość mózgu (1,33 mm) jest mniejsza od długości CUN (1,50 mm), ponieważ w tym czasie rozpoczęło się już wydłużanie łańcuszka brzuszego. Natomiast u jednodniowej poczwarki,



Ryc. IX. Ośrodkowy układ nerwowy samicy

Central nervous system of the imago ♀

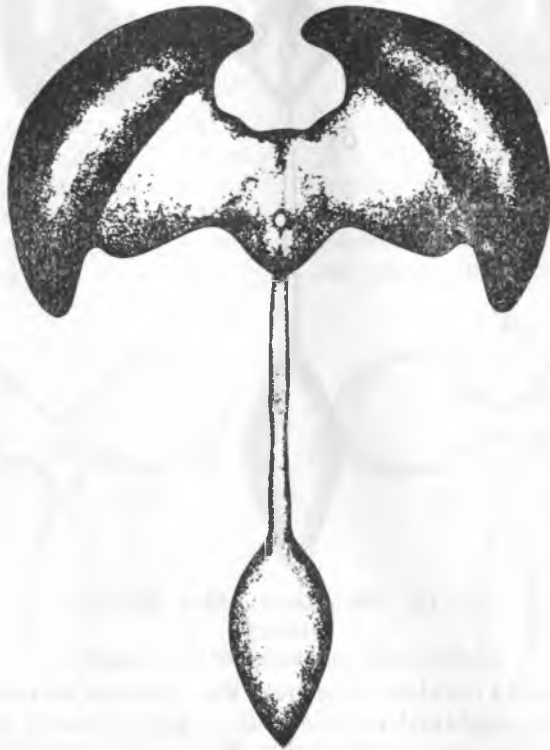
Ck — konektywa szyjna (cervical connective), **Fp** — *foramen pharyngicum*, **Gs** — zwój podprzelykowy (subesophageal ganglion), **Gv** — zwój brzuszny (ventral ganglion),

Lo — płaty oczne (*lobi optici*), **Pi** — *pars intercerebralis*

u której płaty oczne już się rozchyliły (ryc. VI) szerokość mózgu jest większa (1,88 mm) od długości CUN (1,50 mm). Takie rozchylanie się płatów protocerebralnych i płatów ocznych występuje niewątpliwie i u innych owadów. Osobiście proces ten obserwowałem u poczwarki *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Giering, 1959). Po tych przemianach CUN zaczyna upodabniać się do CUN imago. Ze względów

technicznych, aby łatwiej przedstawić cały CUN i mózg, począwszy od ryc. VI—X mózg rysowany jest od przodu, zaś zwój brzuszny i konektywa łącząca go z mózgiem — od dołu.

Interesująco przedstawiają się zmiany w bezwzględnych wymiarach otworu *foramen pharyngicum* w mózgu podczas rozwoju osobniczego. U nowo wylęglej larwy ma on około 0,25 mm średnicy i podczas dalszego rozwoju zaznacza się powolny jego wzrost. Największe rozmiary osiąga u jednodniowej poczwarki (około 2,20 mm — ryc. VI Fp). Po tym okresie szybko maleje. Po upływie doby, czyli u dwudniowej poczwarki średnica jego wynosi już tylko około 0,90 mm (ryc. VII Fp) i bezpośrednio po tym zmniejsza się do 0,60—0,70 mm przy czym rozmiary te utrzymują się do końca rozwoju.



Ryc. X. Ośrodkowy układ nerwowy samca
Central nervous system of the imago ♂

Dane w tabeli dotyczą tylko długości CUN i szerokości mózgu. Natomiast jeśli chodzi o masę mózgu to pod koniec stadium larwy znacznie przewyższa ona masę zwoju brzusznego i w miarę dalszego rozwoju znacznie szybciej wzrasta. U imago masa mózgu kilkakrotnie przewyższa masę zwoju brzusznego.

Jak więc widzimy, podczas całego rozwoju larwy CUN jest ściśle skoncentrowany, natomiast w stadium poczwarki rozwój jego idzie w kierunku rozczłonowania się, tak że u imago CUN jest mniej skoncentrowany niż u larwy. Jest to więc odwrotne zjawisko do oligomeryzacji u owadów. Zjawisko to znane jest u niektórych gatunków owadów; na przykład u larwy *Stratomys sp.* istnieje jeden zwój, a u imago jeden zwój tułowiowy i pięć zwojów odwłokowych. Podobnie u niektórych gatunków pluskwiaków u larw CUN jest bardziej skoncentrowany niż u imago (Pflugfelder 1936—1937, Johansson 1957).

Istnieją pewne różnice w budowie morfologicznej mózgu samca i samicy *C. vomitoria*. Płaty oczne samca (ryc. X) są większe od płatów ocznych samicy (ryc. IX). W związku z tym masa całego mózgu samca jest większa. Wiąże się to ściśle z lepiej rozwiniętymi oczami u samców. Innych różnic płciowych, dotyczących tak budowy morfologicznej, jak i cytoarchitektoniki nie udało się stwierdzić.

BUDOWA WEWNĘTRZNA MÓZGU

Głębokie przeobrażenia zachodzą również w budowie wewnętrznej mózgu *C. vomitoria*. U nowo wylęgłej larwy mózg ma bardzo prostą budowę (ryc. I C). Zewnętrzna warstwa, zbudowana z komórek jest bardzo gruba zaś wewnątrz jest niewielkie skupienie neuropilu. Neuropil mózgu wykazuje ściśle zespolenie z neuropilem zwoju brzuszego (ryc. I Gv). W tym okresie neuropil mózgu nie ma wyraźnie zróżnicowanych struktur, brak tu zasadniczych elementów mózgu takich, jak: ciało łożyskowate, ciało centralne, most protocerebralny, płaty oczne i glomerule antenalne.

Rzeczywisty rozwój tych ośrodków przebiega w różnych okresach ontogenezy owadów. Istnieje ogólna reguła, że u *Hemimetabola* rozwijają się one znacznie wcześniej, nawet już w rozwoju embrionalnym i bardzo często nowo wylęgłe larwy posiadają zasadnicze elementy mózgu (Panow 1957, 1959, Johansson 1957, Afify Mahmoud 1960). Natomiast u *Holometabola* ośrodki te pojawiają się w różnych okresach czasu, na ogół jednak później niż u *Hemimetabola*. Zazwyczaj wszystkie te ośrodki powstają podczas rozwoju larwy, ale są też wyjątki; Schradler (1938) stwierdza, że ciało centralne u *Ephestia kühniella* rozwija się dopiero w stadium poczwarki, a Panow (1961) podaje, że glomerule antenalne u *Apis mellifica* pojawiają się u dwudniowej poczwarki.

W rozwoju osobniczym *C. vomitoria* stosunkowo najwcześniej powstają ciała łożyskowate. U jednodniowej larwy w grzbietowej części *protocerebrum* pojawiają się neuroblasty. U dwudniowej larwy liczba ich wzrasta, a obok nich produkowane są komórki zwojowe kielicha (*globuli*). W tym też czasie pojawia się *pedunculus* i niewielkie skupienie

neuropilu o strukturze glomeruli, które jest zaczątkiem kielicha (ryc. 2 **CG, P**). Bezpośrednio po tym pojawiają się łądźki przednie (*cauliculus*) i łądźki środkowe (*Balken*) (ryc. 3 **R, B**), tak więc u trzydniowej larwy są już wszystkie elementy tworzące *corpora pedunculata*. Jednak w stosunku do całego mózgu ciała łądźkowate w tym okresie są bardzo małe, a ich bardzo cienkie łądźki przypominają raczej szlaki nerwowe łączące poszczególne części mózgu i z trudem tylko dają się wyróżnić z reszty neuropilu. *Corpora pedunculata* larwy w odróżnieniu od imago, wykazują mniejsze powinowactwo do hematoksyliny, barwią się znacznie jaśniej od reszty neuropilu mózgu, tak że wyraźnie zaznacza się delikatniejsza struktura tych elementów u larwy (ryc. 3, 4 **CG, B, R, P**).

U czterodniowej larwy *corpora pedunculata* są wyraźniejsze, a ich poszczególne elementy wyodrębniają się od reszty *protocerebrum*. W miarę dalszego rozwoju powiększają się one w związku ze wzrostem całego mózgu. Jest rzeczą charakterystyczną, że łądźki środkowe prawego i lewego ciała łądźkowatego u larw nie zbliżają się do siebie jak to ma miejsce u imago, lecz zakończenia ich znacznie są od siebie oddalone (ryc. 3 **B**). U młodych larw to oddalenie jest większe niż u starszych. Zakończenia te mają charakterystyczne podwójne zgrubienia, natomiast zakończenia łądźek przednich są tylko nieco zgrubiałe (ryc. 3 **R**). Pod koniec stadium poczwarki następuje intensywny rozwój łądźek środkowych. Zbliżają się one do siebie od przedniej strony ciała centralnego i na ich zakończeniach rozwijają się bulwowe zgrubienia, które na przekrojach wykazują strukturę dużych glomerul, oddzielonych od siebie neuropilem o delikatnej strukturze (ryc. 22 **B**). Podobnie łądźki przednie podczas rozwoju poczwarki znacznie się zmieniają, a mianowicie ich końcowe zgrubienia, jakie widzimy u larwy, powiększają się i ku przodowi mózgu rozwijają się charakterystyczne odgałęzienia. Podobne odgałęzienia, tylko jeszcze bardziej skomplikowane widziałem u imago *Leptinotarsa decemlineata* (S a y) (G i e r y n g, 1959).

U imago *C. vomitoria* ciała łądźkowate podobnie jak u innych muchówek są stosunkowo słabo rozwinięte. Dotyczy to głównie kielichów, które nie mają charakterystycznego kształtu kielichów jak u błonkówek, lecz tworzą pojedyncze, owalnego kształtu skupienia drobnych glomerul (ryc. 5 **CG**). J a w ł o w s k i (1963) nazywa takie skupienia glomerul „pedunculate glomeruli”. Odchodzący od kielicha *pedunculus* składa się z kilku cienkich wiązek włókien, które bezpośrednio po opuszczeniu kielicha łączą się w jeden *pedunculus* (ryc. 5 **P**). Łoźdźka przednia dość gruba jest zakończona charakterystycznym rozgałęzieniem biegnącym ku przodowi. Najlepiej rozwinięta jest łądźka środkowa w związku z występowaniem bulwowatego zgrubienia na jej zakończeniu (ryc. 6 **B**). Jeśli przyjąć dane V o w l e s a (1955), że łądźki środkowe (według jego

określenia β płaty) są połączone z ośrodkami ruchowymi, a łodyżki przednie (według jego określenia α płaty) i kielichy są połączone z ośrodkami czuciowymi, to u *C. vomitoria* istnieją bardzo silnie rozwinięte ośrodki ruchowe. Ma to swoje uzasadnienie, ponieważ jak wiadomo owad ten należy do dobrze latających.

Ciało centralne (*corpus centrale*) u imago *C. vomitoria* jest stosunkowo dobrze rozwinięte (ryc. 6 CC) i składa się z trzech elementów: 1) części przedniej mniejszej w kształcie rogalika o bardziej zwartym neuropilu, 2) części większej tylnej, 3) guzków brzusznych. Charakterystyczne jest to, że u *C. vomitoria* dwie pierwsze części ciała centralnego nie są położone jedna nad drugą jak u większości owadów, lecz jedna za drugą. Dlatego też zamiast ogólnie przyjętych określeń część dolna i górna ciała centralnego, będę używał określeń część przednia i tylna. Podobne ułożenie tych obu elementów ciała centralnego zauważył Pflugfelder (1936—1937) u badanych przez siebie *Cicadina*.

W rozwoju osobniczym *C. vomitoria* ciało centralne pojawia się bardzo późno. U larwy ciało centralne nie występuje. W ostatnich dniach stadium larwy, tuż przed przepoczwarczeniem w miejscu, gdzie powinno znajdować się ciało centralne możemy wyróżnić bardzo delikatny splot włókien wyodrębniających się nieco od reszty neuropilu. Być może, że włókna tego splotu wejdą w dalszym rozwoju w skład ciała centralnego, czyli że stanowią one zawiązek przyszłego ciała centralnego. Podobny splot włókien, mogący być zaczątkiem ciała centralnego opisał też Jawłowski (1936) u larw *Oryctes nasicornis*. Ciało centralne zaczyna kształtować się dopiero u młodej poczwarki. Bezpośrednio po przepoczwarczeniu w centrum mózgu widać splot włókien, który prawdopodobnie jest zaczątkiem ciała centralnego, zaznaczającego się już wyraźniej u jednodniowej poczwarki (ryc. 7 CC). Niewątpliwie jest to część tylna, a u dwudniowej poczwarki pojawia się druga część, część przednia ciała centralnego (ryc. 8 CC). U trzydniowej poczwarki powstają guzki brzuszne (*tubercula ventralia*) jako trzecia część składowa ciała centralnego (ryc. 9 TV). Przez następne dni rozwoju poczwarki ciało centralne powiększa się i zmienia swój kształt, staje się mniej wydłużone w kierunku poprzecznym. Pod koniec tego stadium przybiera powoli postać, jaką widzimy u imago (ryc. 6 CC).

Podobnie i most protocerebralny (*pons cerebralis*), leżący w części międzymózgowej (*pars intercerebralis*) za ciałem centralnym rozwija się stosunkowo późno w ontogenezie *C. vomitoria*. U larwy i w pierwszych dniach rozwoju poczwarki most protocerebralny nie występuje. Zaczyna się on rozwijać u czterodniowej poczwarki. Ma tu wygląd

cienkiego splotu włókien, położonego poprzecznie i wygiętego łukowato ku dołowi. Tylko zakończenia jego są nieco zgrubiałe i mają strukturę glomerul. Lepiej rozwinięty jest most widziany u sześciodniowej poczwarki (ryc. 10 **PC**), ponieważ struktura glomerul występuje już na całej długości mostu. Podczas dalszego rozwoju obydwie końce mostu protocerebralnego wydłużają się, jednocześnie skręcając ku dołowi i ku tyłowi mózgu. U badanej przeze mnie *Leptinotarsa decemlineata* (S a y), most protocerebralny rozwija się pod koniec stadium larwy (G i e r y n g 1959). P o w e r (1943) podaje, że u *Drosophila melanogaster* most protocerebralny jest podzielony na dwie części. U *C. vomitoria* takiego podziału mostu nie stwierdziłem, co zgadza się z wynikami uzyskanymi przez J a r n i c k ą (1959) w badaniach nad różnymi muchówkami.

U nowo wylętych larw brak ośrodków wzrokowych oczu złożonych (*lobi optici*) jak również ośrodków oczu larwalnych, ponieważ larwy są ślepe. Po upływie jednej doby zaczyna się stopniowy rozwój ośrodków oczu złożonych. W tym okresie pojawia się niewielkie skupienie neuroblastów, które w odróżnieniu od innych komórek nerwowych barwią się ciemniej hematoksyliną żelazistą (ryc. 11 **N**). Skupienie to jest położone w tylnej części *protocerebrum*, a więc rozwój ośrodków oczu złożonych rozpoczyna się nie z boku mózgu, lecz od tyłu, a dopiero w dalszym rozwoju u jedno-dwudniowej poczwarki płaty oczne odchylają się w kierunku bocznym.

W samym centrum tego skupienia neuroblastów, pojawia się w tym okresie niewielki twór o strukturze neuropilu w kształcie wałeczka (ryc. 12 **MI**). Jest to niewątpliwie zaczątek *medulla interna*. Początkowo skupienie neuroblastów ma kształt kulisty. U dwudniowej larwy powiększa się nieco i zaczyna wykazywać zróżnicowanie na dwa skupienia zewnętrzne i wewnętrzne (ryc. 13 **N**). Trudno stwierdzić, czy to drugie skupienie neuroblastów powstało z rozszczepienia pierwszego, czy też niezależnie od niego. W dalszym etapie rozwoju oba skupienia neuroblastów intensywnie się powiększają w związku z ciągle zwiększającą się liczbą neuroblastów, zwiększa się również liczba pojawiających się obok tych skupień komórek zwojowych. Największa ilość komórek zwojowych zostaje przemieszczana ku centrum rozwijającego się płatu ocznego (ryc. 14).

U pięciodniowej larwy skupienie neuropilu wykazuje dwudzielną budowę, ponieważ obok pierwszego skupienia od strony brzuszno-bocznej pojawia się drugie skupienie (*medulla externa*). Na ryc. 15 widzimy obie płytki rdzeniowe u sześciodniowej larwy (**MI**, **ME**). W tym stadium pierwsze skupienie neuroblastów ma kształt półpięścienia (na przekroju frontalnym), drugie natomiast płytki ustawionej pionowo, przebitej w centrum przez włókna łączące *protocerebrum* z neuropilem płatów

ocznych. W ostatnich dniach rozwoju larwy następuje intensywny rozwój obu płytek rdzeniowych (ryc. 16 **MI**, **ME**). *Medulla externa* składa się z dwu warstw i ma kształt soczewki wypukłowlęślej, stroną wklęsłą zwróconej na zewnątrz, a więc odwrotnie niż u imago. *Lamina ganglionaris* pojawia się najpóźniej w rozwoju osobniczym *C. vomitoria*. Pod koniec stadium larwy widzimy ją na przekrojach frontalnych w postaci małej smużki neuropilu, otoczonej licznymi komórkami (ryc. 17 **LG**). W pierwszych dniach rozwoju poczwarki jest ona zagłębiona w płacie ocznym (ryc. 18 **LG**) i leży tuż przy *medulla externa* (**ME**), a *chiasma externum* jest mała. Natomiast włókna nerwowe, biegnące z *lamina ganglionaris* w kierunku zawiązków oczu złożonych są bardzo wydłużone. Stopniowo w miarę rozwoju *lamina ganglionaris* przesuwa się w kierunku bocznym i oddala się od *medulla externa*, a *chiasma externum* rozszerza się. U czterodniowej poczwarki *lamina ganglionaris* wyodrębnia się całkowicie od reszty płatów ocznych (ryc. 20 **LG**), a *chiasma externum* jest tu dość dobrze rozwinięta. Pod koniec stadium poczwarki następuje intensywny rozwój *chiasma externum*, a *lamina ganglionaris* coraz bardziej oddala się od *medulla externa*. Z drugiej strony włókna oczne biegnące z *lamina ganglionaris* ku siatkówce oka złożonego, skracają się i *lamina ganglionaris* zbliża się znacznie ku siatkówce. W wyniku tych procesów u imago *lamina ganglionaris* jest bardzo oddalona od *medulla externa* i leży w bezpośrednim sąsiedztwie siatkówki (ryc. 19 **LG**). H a n s t r ö m (1928) podaje, że układ ten jest charakterystyczny dla owadów należących do rzędu *Diptera*.

Porównując powyższe wyniki rozwoju ośrodków oczu złożonych u *C. vomitoria* z badaniami innych autorów nad rozwojem płatów ocznych u różnych owadów, należy stwierdzić, że najbardziej zbliżone są do wyników uzyskanych przez P a n o w a (1960) u *Apis mellifica*. Zgadzam się zupełnie z tym autorem, jak też z P f l u g f f e l d e r e m (1937), że ośrodki oczu złożonych (*lamina ganglionaris*, *medulla externa* i *medulla interna*), rozwija się niezależnie od siebie. Rozwój poszczególnych ośrodków oczu złożonych *C. vomitoria* różni się tylko co do czasu i kolejności powstania poszczególnych ośrodków. U pszczoły (P a n o w 1960) u trzydniowej larwy pojawia się *medulla externa*, natomiast *lamina ganglionaris* i *medulla interna* pojawiają się u czterodniowej larwy. Tymczasem według moich wyników u jednodniowej larwy *C. vomitoria* pojawia się *medulla interna*, następnie *medulla externa* u pięciodniowej larwy, a *lamina ganglionaris* dopiero po 3 dniach rozwoju larwy, czyli bezpośrednio przed przepoczwarczeniem.

Płaty węchowe (*lobi olfactorii*) u imago *C. vomitoria* są dobrze rozwinięte; dotyczy to głównie dużych rozmiarów glomerul antenalnych (ryc. 5, 19 **AG**). Różnic płciowych w strukturze płatów węchowych.

jakie występują u innych owadów (Jawłowski 1948, 1953) nie stwierdziłem. U larwy płaty węchowe są małych rozmiarów, a w ich neuropilu nie ma glomerul (ryc. 21 D). Jest to zupełnie zrozumiałe, ponieważ larwy mają bardzo małe czułki. Jednak szlak antenalno-globularny, łączący płaty węchowe z kielichem ciał łądźkowatych zaczyna być widoczny bezpośrednio po powstaniu zaczątków kielicha (ryc. 21 OG). W związku z tym należy przypuszczać, że zmysły czułkowe i ich ośrodki w mózgu mają niewątpliwy wpływ na tak szybki rozwój ciał łądźkowatych.

Glomerule antenalne płatów węchowych rozwijają się bardzo późno w ontogenezie *C. vomitoria*. U pięciodniowej poczwarki zaczynają się wyodrębniać częściowo, ale są jeszcze słabo widoczne. U sześciodniowej poczwarki są one już bardziej widoczne (ryc. 22 AG), ale dopiero w ostatnich dniach rozwoju poczwarki przybierają swoją ostateczną postać.

Wyniki

Istnieją duże różnice w budowie CUN u larwy i postaci dorosłej *C. vomitoria*. Przeobrażanie się CUN nie ogranicza się tylko do stadium poczwarki, ale przebiega podczas rozwoju larwy i poczwarki. W mózgu nowo wylęgłej larwy nie ma zasadniczych ośrodków jakie widzimy u imago, ale już w pierwszych dniach jej życia zaczyna się ich rozwój. Najwcześniej pojawiają się zawiązki ośrodków oczu złożonych (u jednodniowej larwy) i zawiązki *corpora pedunculata* (u dwudniowej larwy). Najistotniejsze zmiany w przeobrażaniu się CUN zachodzą w pierwszej połowie rozwoju poczwarki. W tym czasie następuje oddzielenie się zwoju brzuszno od mózgu oraz uformowanie się imaginalnego mózgu, jak również rozwój ciała centralnego (od pierwszego do trzeciego dnia rozwoju poczwarki). Stosunkowo późno w rozwoju osobniczym *C. vomitoria* pojawia się most protocerebralny (u czterodniowej poczwarki) i glomerule antenalne (u pięciodniowej poczwarki).

Panu prof. dr H. Jawłowskiemu dziękuję za cenne uwagi podczas wykonywania tej pracy. Panu J. Gryniwiczowi, studentowi medycyny dziękuję za wykonanie rysunków.

PIŚMIENNICTWO

1. Afify Mahmoud: Zool. Jb. Anat. 78, 1—38, 1960.
2. Bauer V.: Zool. Jb. Anat. 26, 123—152, 1904.
3. Bretschneider F.: Jen. Zeitschr. Naturw. 52, 269—362, 1914.
4. Gieryng R.: Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sec. C. 14, 141—159, 1959.
5. Hanström B.: Ent. Tidskr. 45—52, 1925.
6. Hanström B.: Svensk. Vetensk. Ak. Handl. 4, 1—176, 1926.

7. Hanström B.: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Verlag von Julius Springer Berlin 1928, 498—578.
8. Jarnicka H.: Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sec. C. 14, 161—167, 1959.
9. Jawłowski H.: Z. Morphol. Ökol. 32, 67—91, 1936.
10. Jawłowski H.: Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sec. C. 3, 1—38, 1948.
11. Jawłowski H.: Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sec. D. 12, 307—323, 1957.
12. Jawłowski H.: Acta anat. 53, 346—359, 1963.
13. Johansson A. S.: Trans. Amer. Ent. Soc. 83, 119—183, 1957.
14. Lowne B. T.: The Anatomy, Physiology, Morphology and Development of Blow-fly *Calliphora erythrocephala* 2, 433—495, R. H. Porter, London 1893—95.
15. Maher Ali A.: Bull. Soc. ent. Egypte, 41, 489—523, 1957.
16. Panow A. A.: Revue d'Entomologie de l'URSS, 36, 269—284, 1957.
17. Panow A. A.: Revue d'Entomologie de l'URSS, 37, 301—311, 1959.
18. Panow A. A.: Revue d'Entomologie de l'URSS, 39, 86—105, 1960.
19. Panow A. A.: Revue d'Entomologie de l'URSS, 40, 259—271, 1961.
20. Pflugfelder.: Zoologica, 34, 93, 1—102, 1956, 1937.
21. Pflugfelder O.: Zool. Anz. 117, 31—36, 1937.
22. Power M. E.: J. Morph. 72, 517—560, 1943.
23. Pyle R. W.: Summ. Theses Harvard Univ. Cambridge, Mass. 55—57, 1945.
24. Schrader K.: Biol. Zbl. 58, 52—90, 1938.
25. Vater G.: Z. wiss. Zool. 167, 137—196, 1962.
26. Vowles D. M.: Quart. J. Microsc. Sci., 96, 239—255, 1955.

OBJAŚNIENIA TABLIC

Ryc. 1. Przekrój strzałkowy przez centralny układ nerwowy nowo wylęgłej larwy. Pow. 200 ×.

Ryc. 2. Przekrój frontально-horyzontalny przez mózg dwudniowej larwy. Pow. 280 ×.

Ryc. 3. Przekrój frontalny mózgu trzydniowej larwy. Pow. 160 ×.

Ryc. 4. Przekrój frontalny mózgu sześciodniowej larwy. Pow. 180 ×.

Ryc. 5. Przekrój strzałkowy mózgu samca. Pow. 130 ×.

Ryc. 6. Przekrój horyzontalny przez środkową część mózgu samca. Pow. 130 ×.

Ryc. 7. Przekrój frontalny przez środkową część mózgu jednodniowej poczwarki. Pow. 150 ×.

Ryc. 8. Przekrój horyzontalny przez środkową część mózgu dwudniowej poczwarki. Pow. 130 ×.

Ryc. 9. Przekrój frontalny przez środkową część mózgu trzydniowej poczwarki. Pow. 150 ×.

Ryc. 10. Przekrój frontalny przez tylną część mózgu sześciodniowej poczwarki. Pow. 150 ×.

Ryc. 11. Przekrój horyzontalny mózgu jednodniowej larwy. Pow. 220 ×.

Ryc. 12. Przekrój w przybliżeniu strzałkowy przez połowę mózgu jednodniowej larwy. Pow. 325 ×.

Ryc. 13. Przekrój frontalny przez tylną część mózgu trzydniowej larwy. Pow. 150 ×.

Ryc. 14. Przekrój frontalny przez połowę mózgu czterodniowej larwy. Pow. 160 ×.

- Ryc. 15. Przekrój frontalny przez tylną część mózgu sześciodniowej larwy. Pow. 125 ×.
 Ryc. 16. Przekrój frontalny przez płat oczny ośmiodniowej larwy. Pow. 130 ×.
 Ryc. 17. Przekrój frontalny przez płaty oczne ośmiodniowej larwy. Pow. 120 ×.
 Ryc. 18. Przekrój przez płat oczny trzydniowej poczwarki. Pow. 105 ×.
 Ryc. 19. Przekrój horyzontalny przez mózg samca. Pow. 70 ×.
 Ryc. 20. Przekrój frontalny przez płat oczny czterodniowej poczwarki. Pow. 110 ×.
 Ryc. 21. Przekrój frontalny przez mózg trzydniowej larwy. Pow. 180 ×.
 Ryc. 22. Przekrój frontalny przez mózg sześciodniowej poczwarki. Pow. 160 ×.

OBJAŚNIENIA DO MIKROFOTOGRAFII
 EXPLANATIONS OF MICROPHOTOGRAPHS

- AG — glomerule antenalne — antennal glomeruli
 B — łączyzka środkowa — median stalk (Balken)
 C — mózg — brain
 CC — ciało centralne — *corpus centrale*
 CG — glomerule kielicha — *calyx glomeruli*
 D — płaty węchowe — *lobi olfactorii*
 GV — zwój brzuszny — ventral ganglion
 LG — *lamina ganglionaris*
 ME — *medulla externa*
 MI — *medulla interna*
 N — neuroblasty — neuroblasts
 OG — szlak antenalnie globularny — antenno-globular tract
 P — *pedunculus*
 PC — most półocercerbalny — *pons cerebralis*
 R — łączyzka przednia — *cauliculus*
 TV — guzki brzuszne — *tubercula ventralia*

РЕЗЮМЕ

Развитие центральной нервной системы от личинки до окончательной формы не ограничивается только стадией куколки. Оно происходит на протяжении всего периода развития как личинки так и куколки. У новорожденных личинок нет таких центров как *corpora pedunculata*, *corpus centrale*, *pons cerebralis*, *lobi optici*, гомемерулы антенальные.

Раньше всего из упомянутых центров появляются зачатки центров сложных глаз (*lobi optici*). У однодневной личинки появляются первые скопления нейробластов и тотчас же после этого появляется зачаток *medulla interna*. *Medulla externa* появляется у пятидневной личинки, в то время как *lamina ganglionaris* появляется непосредственно перед преобразованием личинки в куколку. Также очень рано развиваются *corpora pedunculata*. У двухдневной личинки появляется уже *pedunculus* и *calix*. *Cauliculus* и перекладина (Balken)

появляются тотчас после них. Самые значительные изменения центральной нервной системы происходят в первой половине развития куколки. В это время происходит отделение мозга от брюшной нервной системы, отклонения зрительных и протоцеребральных долей. Центральное тело появляется и развивается между первым и вторым днем жизни куколки.

Позже всего у *C. vomitoria* появляется *pons cereбрalis* (у четырехдневной куколки) и антенальные гломерулы — у пятидневной куколки.

Рис. I. Центральная нервная система новорожденной личинки: С — мозг, **Fr** — *foramen pharyngicum*, **Gv** — вентральный ганглий.

Рис. II. Центральная нервная система двухдневной личинки.

Рис. III. Центральная нервная система пятидневной личинки.

Рис. IV. Центральная нервная система восьмидневной личинки.

Рис. V. Центральная нервная система самой молодой куколки.

Рис. VI. Центральная нервная система однодневной куколки: С — мозг, **Fr** — *foramen pharyngicum*, **Gv** — вентральный ганглий.

Рис. VII. Центральная нервная система двухдневной куколки.

Рис. VIII. Центральная нервная система трехдневной куколки.

Рис. IX. Центральная нервная система imago ♀: **Ск** — конектива шейная, **Fr** — *foramen pharyngicum*, **Gs** — подглоточный ганглий, **Gv** — вентральный ганглий, **Lo** — *lobi optici*, **Pi** — *pars intercereбрalis*.

Рис. X. Центральная нервная система imago ♂.

Рис. 1. Сагитальный разрез через центральную нервную систему новорожденной личинки. Увеличение 200 X.

Рис. 2. Фронтально-горизонтальный разрез через мозг двухдневной личинки. Увеличение 280 X.

Рис. 3. Фронтальный разрез через мозг трехдневной личинки. Увеличение 160 X.

Рис. 4. Фронтальный разрез через мозг шестидневной личинки. Увеличение 180 X.

Рис. 5. Фронтальный разрез через мозг imago ♂. Увеличение 130 X.

Рис. 6. Горизонтальный разрез через центральную часть мозга imago ♂. Увеличение 130 X.

Рис. 7. Фронтальный разрез через центральную часть мозга однодневной куколки. Увеличение 150 X.

Рис. 8. Горизонтальный разрез через центральную часть мозга двухдневной куколки. Увеличение 130 X.

Рис. 9. Фронтальный разрез через центральную часть мозга трехдневной куколки. Увеличение 150 X.

Рис. 10. Фронтальный разрез через каудальную часть мозга шестидневной куколки. Увеличение 150 X.

Рис. 11. Горизонтальный разрез через мозг однодневной личинки. Увеличение 220 X.

Рис. 12. Сагитальный разрез через половину мозга однодневной личинки. Увеличение 325 X.

Рис. 13. Фронтальный разрез через каудальную часть мозга трехдневной личинки. Увеличение 150 X.

Рис. 14. Фронтальный разрез через половину мозга четырехдневной личинки. Увеличение 160 X.

Рис. 15. Фронтальный разрез через каудальную часть мозга шестидневной личинки. Увеличение 125 X.

Рис. 16. Фронтальный разрез через зрительную долю восьмидневной личинки. Увеличение 130 X.

Рис. 17. Фронтальный разрез через зрительные доли восьмидневной личинки. Увеличение 120 X.

Рис. 18. Фронтальный разрез через зрительную долю трехдневной куколки. Увеличение 105 X.

Рис. 19. Горизонтальный разрез через мозг imago ♂. Увеличение 70 X.

Рис. 20. Фронтальный разрез через зрительную долю четырехдневной куколки. Увеличение 110 X.

Рис. 21. Фронтальный разрез через мозг трехдневной личинки. Увеличение 180 X.

Рис. 22. Фронтальный разрез через мозг шестидневной куколки. Увеличение 160 X.

AG — антенальные гломерулы

B — перекладина (Balken)

C — мозг

CC — центральное тело

CG — гломерулы чашечки

D — обонятельная доля

GV — вентральный ганглий

LG — *lamina ganglionaris*

ME — *medulla externa*

MI — *medulla interna*

N — нейробласты

OG — антенноглобулярный тяж

P — *pedunculus*

PC — *pons cerebrealis*

R — *cauliculus*

TV — *tubercula ventralia*

SUMMARY

The development of the central nervous system of the larva into imago is not restricted to the pupa stage, but it takes place throughout the whole period of development of the larva and pupa. The brain of newly hatched larvae still lacks such centres as *corpora pedunculata*, *corpus centrale*, *lobi optici*, *pons cerebrealis*, and antennal glomerules. Among the above mentioned centres the earliest in development are origins of *lobi optici*. In one-day-old pupa the first agglomeration of neuroblasts appears, the *medulla interna* being developed next. *Medulla externa* appears in a five-day-old larva and *lamina ganglionaris* just before the pupation stage.

Corpora pedunculata also develop relatively early. In a two-day-old larva the *pedunculus* and the *calyx* appear first, the *cauliculus* and the anterior stalk (Balken) being the next in development. The most important changes in the central nervous system take place in the first half of the pupation stage. At that time the ventral ganglion is separated from the brain; then optic and protocerebral lobes open, in turn the *corpus centrale* appears and develops (between the first and the second day of the pupa stage). The latest in development of *C. vomitoria* are *pons cerebrealis* (in four-day-old pupa) and antennal glomerules (in five-day-old pupa).

Fig. 1. Sagittal section through the central nervous system of a newly hatched larva. Magn. 200 ×.

Fig. 2. Frontal and horizontal section of the brain of a two-day old larva. Magn. 280 ×.

Fig. 3. Frontal section of the brain of a three-day-old larva. Magn. 160 ×.

Fig. 4. Frontal section of the brain of a six-day-old larva. Magn. 180 ×.

Fig. 5. Sagittal section of the brain of the imago ♂. Magn. 130 ×.

Fig. 6. Horizontal section of the middle of the brain of the imago ♂. Magn. 130 ×.

Fig. 7. Frontal section of the middle of the brain of a one-day-old pupa. Magn. 150 ×.

Fig. 8. Horizontal section of the middle of the brain of a two-day-old pupa. Magn. 130 ×.

Fig. 9. Frontal section of the middle of the brain of a three-day-old pupa. Magn. 150 ×.

Fig. 10. Frontal section of the caudal part of the brain of a six-day-old pupa. Magn. 150 ×.

Fig. 11. Horizontal section of the brain of a one-day-old pupa. Magn. 220 ×.

Fig. 12. Sagittal section through the half of the brain of a one-day-old larva. Magn. 325 ×.

Fig. 13. Frontal section through the caudal part of the brain of a three-day-old larva. Magn. 150 ×.

Fig. 14. Frontal section through the half of the brain of a four-day-old larva. Magn. 160 ×.

Fig. 15. Frontal section through the caudal part of the brain of a six-day-old larva. Magn. 125 ×.

Fig. 16. Frontal section of the optic lobe of an eight-day-old larva. Magn. 130 ×.

Fig. 17. Frontal section of the optic lobe of an eight-day old larva. Magn. 120 ×.

Fig. 18. Frontal section of the optic lobe of a three-day-old pupa. Magn. 105 ×.

Fig. 19. Horizontal section of the brain of the imago ♂. Magn. 70 ×.

Fig. 20. Frontal section of the optic lobe of a four-day-old pupa. Magn. 110 ×.

Fig. 21. Frontal section of the brain of a three-day-old larva. Magn. 180 ×.

Fig. 22. Frontal section of the brain of a six-day-old pupa. Magn. 160 ×.

Papier druk. sat. III kl. 80 g.

Format 70 × 100

Druku str. 17 + 4 tabl.

Annales UMCS Lublin 1964

LZGraf. im. PKWN, Lublin, Unicka 4

Zam. 2777. 28.VIII.64

800 + 50 egz. H-3

Manuskrypt otrzymano 28.VIII.64

Data ukończenia 11.IX.65

