

В. И. ОЛИФАН

ПЕРИОДИЧНОСТЬ В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ
КОМАРА *ANOPHELES MACULIPENNIS*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 12 VIII 1946)

Основной задачей работы было выявить путем систематических наблюдений над дыханием и ростом развивающихся личинок и куколок комара *Anopheles maculipennis* характер протекания и основные этапы постэмбрионального развития этого вида.

При изучении раннего постэмбрионального онтогенеза рыб^(1,2) мы установили, что исследования газообмена позволяют выявить стадии, имеющие наибольшее значение в развитии рыб и что весь ранний постэмбриональный онтогенез рыб протекает отдельными этапами, ограниченными один от другого переломными критическими стадиями. Представляло интерес выяснить, существует ли такая периодичность в дыхании, росте и дифференцировке при постэмбриональном развитии насекомых и в каком отношении находится она к той прерывистости развития, которая выражается в линьках личинок.

Первые исследования в этом направлении были мною проведены осенью 1945 г. и зимой 1946 г. с личинками двух подвидов малярийного комара *Anopheles maculipennis: messeae* и *atroparvus*. Опыты проводились с личинками, вылупляющимися из яиц, откладываемых самками *A. maculipennis* в лаборатории. Личинки выращивались в больших кристаллизаторах с часто сменяемой водопроводной водой, кормом для них были дрожжи, а также инфузории и жгутиковые, развивающиеся в кристаллизаторах; температура воды колебалась в пределах 16—19°C.

Опыты по дыханию личинок *Anopheles maculipennis*. Измерения поглощения кислорода проводились манометрическим методом в микрореспирометре Драстиха. Опыты начинались с личинками спустя несколько часов после их вылупления из яиц и заканчивались, когда личинки IV стадии начинали окукливаться. Чтобы избежать влияния суточных колебаний дыхания личинок на его возрастные изменения, опыты ставились в одни и те же часы суток; проводились они ежедневно. Личинки в респирометре во время опыта находились в своем нормальном положении — горизонтально на поверхности воды, поглощая через дыхальца атмосферный кислород; только изредка личинки погружались в воду. В общем, можно сказать, что наши измерения относились к полному метаболизму личинок, совершаемому и за счет стигмального дыхания атмосферным кислородом (основной вид дыхания), и за счет кожно-жаберного дыхания растворенным в воде кислородом.

Температура воды во время опытов была 19—21°C.

Всего было поставлено 4 полных и 3 неполных серии опытов по изучению дыхания личинок. На рис. 1 представлены результаты одной из серий проведенных опытов.

Сходство в общем ходе всех семи кривых дыхания личинок *Anopheles maculipennis* позволяет установить некоторые общие закономерности в возрастных изменениях их газообмена.

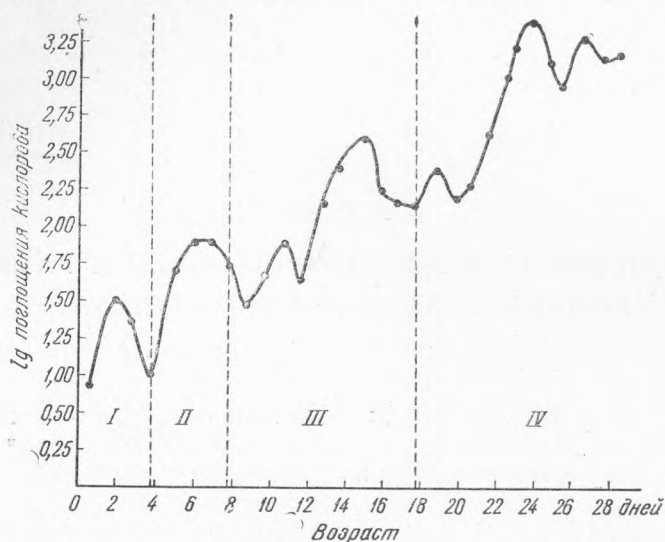


Рис. 1. Возрастные изменения в дыхании личинок *Anopheles maculipennis atroparvus*

1. Несмотря на неуклонное нарастание живой массы личинок с возрастом, их дыхание не усиливается параллельно с ростом, а изменяется волнообразно — то усиливаясь, то ослабляясь.

2. В общем, можно сказать, что в периоды, на которые приходится линьки, наблюдается снижение газообмена. Максимум дыхания приходится примерно на середину каждой стадии.

3. Кроме снижения потребления кислорода личинками в периоды линьки, в некоторых опытах выявлены глубокие депрессии дыхания в середине стадии, перед его подъемом.

4. Очень высокий подъем дыхания отмечен для III стадии развития.

Наблюдения над ростом личинок *Anopheles maculipennis*. Проведены 4 серии измерений длины личинок с первого дня их жизни и до окукливания. Измерения проводились с помощью бинокулярной лупы с окулярмикрометром на одних и тех же растущих в лаборатории 30—40 личинках, ежедневно, в одни и те же часы суток.

Для получения наглядного представления о возрастных изменениях темпа роста личинок мы воспользовались формулой, предложенной И. И. Шмальгаузенем⁽³⁾:

$$C_l = \frac{\lg l_1 - \lg l}{0,4343 (t_1 - t)}$$

где C_l — истинная скорость роста, l и l_1 — средние длины личинок из 2 последовательных измерений, t и t_1 — соответствующие возраста этих личинок.

По данным одной из серий измерений построена диаграмма (рис. 2).

Анализ данных по росту личинок приводит к следующим выводам:

1. Нарастание линейных размеров личинок с возрастом происходит ступенчато.

2. Вычисление истинной скорости роста позволило наглядно представить тот волнообразный ход возрастных изменений темпа роста, который характерен для личиночной фазы развития, начиная с ее I стадии до окукливания.

3. Среди максимумов скорости роста особенно выделяются его подъемы в ранние стадии развития (I стадия и начало III); на более поздних стадиях развития интенсивность роста значительно слабее, что, вероятно, можно поставить в связь с усилением процессов дифференцировки с началом III стадии.

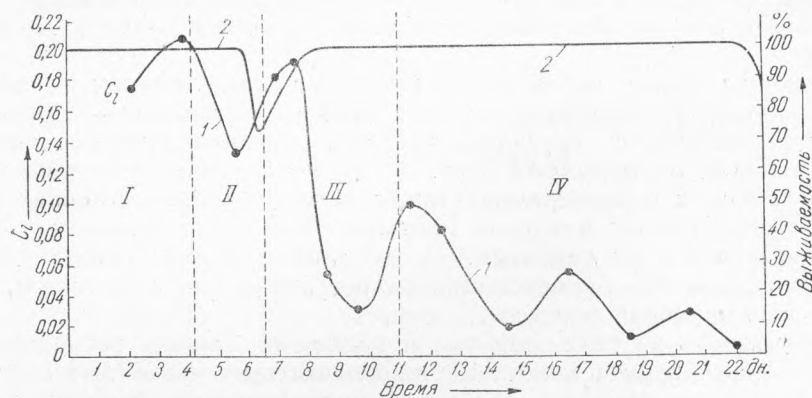


Рис. 2. Возрастные изменения в скорости роста (1) и выживаемости (2) у личинок *Anopheles maculipennis messeae*

Обсуждение полученных данных. Проведенные наблюдения над личинками *Anopheles maculipennis* установили ритмичность в возрастных изменениях дыхания и роста — процессов, которые лучше других показателей отражают изменения, происходящие в организме при развитии.

Возникают два вопроса: 1) имеем ли мы здесь дело с общими закономерностями, свойственными развитию всех насекомых, и 2) что лежит в основе описанной периодичности развития?

Наблюдения над возрастными изменениями дыхания личинок насекомых проводились на чешуекрылых: над луговым мотыльком *Agrotis segetum* и мотыльком *Loxostege sticticalis* (4), над тутовым шелкопрядом *Bombyx mori* (5,6), над непарным шелкопрядом *Lymantaria dispar* (7). Во всех этих работах отмечено чередование подъемов и депрессий в поглощении кислорода личинками в течение развития — с минимумами в периоды линек и максимумами в середине каждой стадии. Некоторые авторы связывают подъемы дыхания между линьками с максимумами активности в питании личинок в это время. Наши же наблюдения заставляют предполагать, что ритмические колебания интенсивности дыхания личинок *A. maculipennis*, в основном, отражают глубокие изменения их метаболизма в связи с процессами роста на более ранних этапах развития и роста, усложненного процессами дифференцировки, — на более поздних. Подъем дыхания на III стадии позволяет нам предполагать, что этот период имеет особо важное значение. В полном согласии с этими предположениями находятся данные наших опытов, установивших периодичность подъемов и депрессий в скорости роста, а также высокую интенсивность роста в начале III стадии и повышение смертности при линьке в III стадии (рис. 2). Приведем здесь также ряд наблюдений над биологией и морфологией личинок комара, проведенных разными авторами в разное время. Мною и другими авторами отмечалась повышенная смертность личинок при переходе из II стадии в III (8). В. Н. Беклемишев с

Ю. Д. Митрофановой⁽⁹⁾ и Г. Д. Гончаров⁽¹⁰⁾ нашли, что, начиная с III стадии, в составе пищи личинок животные организмы получают преобладание над растительными. Замтлебен⁽¹¹⁾ установил, что у личинок *Culicidae* между 2-й и 3-й линьками происходит замена отмерших личиночных клеток кишечника новыми. Наконец, А. Мончадский⁽¹²⁾, установив при изучении роста анальных жабр личинок *Anopheles maculipennis* в период линьки из II стадии в III вместо падения резкий подъем роста, объясняет это явление „причинами внутреннего порядка, — возможно, началом роста имагинальных дисков в этот период“. Дальнейшие гистологические и экспериментальные исследования должны пролить свет на этот интересный этап развития личинок *A. maculipennis*.

Многочисленные наблюдения над ростом личинок насекомых устанавливают ступенчатый характер кривой увеличения размеров их тела, что связано с наличием твердых хитинизированных частей, затрудняющих непрерывный рост. За последние годы проведено много гистологических и экспериментальных исследований, пытающихся доказать гормональный механизм прерывистости роста личинок насекомых, связанной с их линьками. В настоящее время можно считать установленным, что процессы линьки регулируются, в основном, фактором гормональной природы.

Основываясь на этих работах, а также на наших исследованиях периодичности в раннем постэмбриональном онтогенезе рыб (которая, как нам удалось показать, связана с периодическим функционированием щитовидной железы), мы считаем возможным предположить, что ритмичность возрастных изменений дыхания и роста личинок *Anopheles maculipennis* является отражением периодичности в их общем метаболизме, регулируемом продукцией гормонов на определенных этапах развития. Какие железы регулируют рост и развитие личинок *A. maculipennis* — должны показать дальнейшие исследования.

В заключение выражаю благодарность проф. П. Г. Сергиеву, проф. В. Н. Беклемишеву и проф. Г. К. Хрущеву за интерес и внимание к моей работе.

Поступило
12 VIII 1946

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. И. Олифан, Изв. АН СССР, сер. биол., 1 (1945). ² В. И. Олифан, ДАН, 46, 6 (1945). ³ J. J. Schmalhausen, Roux'Arch., 113 (1928). ⁴ И. Кожанчиков, Зоол. журн., 16, 1 (1937). ⁵ Голышев, Тр. Центр. шелков. ст., 1 (1928). ⁶ T. J. Hauck and P. S. Tang, Physiol. Zool., 17, 1 (1944); ⁷ K. Bialoczewicz, Acta Biolog., 11, 36 (1926). ⁸ В. И. Олифан, Тр. тропич. ин-та, стр. 141 (1934). ⁹ В. Н. Беклемишев и Ю. Д. Митрофанова, Изв. биол. н.-и. ин-та Пермск. ун-та, 4, 7 (1926). ¹⁰ Г. Д. Гончаров, Русск. журн. троп. мед., № 8 (1928). ¹¹ В. Samtleben, Zool. Anz., 81, 5/6 (1929). ¹² А. Мончадский, Паразитол. сб. Зоол. музея АН СССР, 1 (1930).