

В. Л. ЛЕВИН

**К ВОПРОСУ О РОЛИ ГИПОДЕРМЫ ЛИЧИНОК МУХ КАК  
РЕАГИРУЮЩЕЙ СИСТЕМЫ ПРИ ОБРАЗОВАНИИ ПУПАРИЯ**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 14 VI 1947)

Имеется значительная литература, посвященная доказательству гормонального механизма метаморфоза насекомых, в том числе процессов образования пупария личинками мух. Однако о физиологии тканей, реагирующих на гормональные воздействия, известно еще очень мало. Настоящее сообщение является частью работы, предпринятой для выяснения роли гиподермы личинок в морфогенетическом акте образования пупария у мух как частного случая системы, реагирующей на гормональное воздействие. Пупарий мух не гомологичен оболочке куколки *Lepidoptera* (6), однако оба они возникают под воздействием одного и того же гормона (1, 11). Поэтому интересно сравнить, имеют ли место в гиподерме личинок мух перед образованием пупария процессы, наблюдавшиеся в гиподерме других отрядов насекомых перед окуклением.

По мнению некоторых авторов, ткани личинок насекомых должны достигнуть определенной стадии зрелости для того, чтобы проделывать процессы метаморфоза. Копец (7) доказал это в отношении гонад и мальпигиевых трубок *Lepidoptera*. Новые работы позволяют распространить это положение и на гиподерму. Авторы (1, 3, 5, 10) указывают, что реакция гиподермы на гормон, вызывающий окукление или образование пупария, резко усиливается с возрастом. В работах Кюна и Пифо (8, 9) приводятся данные о волне последовательных изменений, проходящей по гиподерме от переднего конца к заднему перед окуклением. Боденштейн (3, 4) делает из этого вывод о наличии какого-то импульса, идущего из клетки в клетку по гиподерме и пускающего в ход те физиологические изменения гиподермы, без которых она не может реагировать на гормон окукления. Он доказывает (4) наличие такого импульса в имагинальном развитии бабочки *Phryganidia californica*. Он сращивал целую куколку и брюшко другой куколки, лишённое торакальной части (так называемый тест-абдомен), либо непосредственно друг с другом либо через капилляр. Выяснилось, что для развития такого тест-абдомена, отпрепарированного сразу после окукления, требовался непосредственный контакт его гиподермы с гиподермой целой куколки. В другой серии опытов молодой куколке наносился кольцевой ожог в области передних сегментов брюшка. У развивающейся бабочки вся область, лежащая каудальнее ожога, была покрыта недифференцированной «эктодермальной кожей».

Данные Боденштейна не кажутся нам вполне убедительными, по-

тому что в опытах по сращиванию через капилляр обсуждению подлежат, строго говоря, всего 6 экземпляров, а кольцевой ожог был произведен на 7 куколках. На таком маленьком материале все отрицательные данные легко могут быть отнесены к результатам повреждающего действия операции и, возможно, не отражают истинного положения вещей. К тому же в одной из предыдущих работ Боденштейн (2) показал, что кольцевой ожог основания ножки гусеницы *Vanessa urticae* не препятствует окукливанию ее под влиянием гормона. Однако работы Кюна и Пифо (8, 9) дают возможность рассматривать не только имагинальный метаморфоз, но и все этапы развития гиподермы в свете данных Боденштейна (4) и предполагать, что, кроме гормона, имеется еще и „экстрагиподермальный фактор“, понимая его как импульс, идущий по гиподерме.

Так как гиподерма гусениц по целому ряду особенностей развития отличается от гиподермы личинок мух, интересно было проверить, могут ли представления Боденштейна быть применимы к последней. Экспериментальным путем надлежало выяснить, имеет ли место распространение какого-либо импульса по гиподерме личинок мух, какой-либо волны физиологических изменений, необходимых для образования пупария.

Личинке *Drosophila melanogaster* наносился кольцевой ожог в обл. сти одного из абдоминальных сегментов. Ожог производился с помощью особого термокаутера, существенной частью которого была натянутая нихромовая проволочка около 0,1 мм в диаметре, длиной 3—4 см, нагреваемая электрическим током. Личинка под контролем бинокля прокатывалась с помощью нагретой проволочки термокаутера. Возраст личинки с момента вылупления из яйца был известен с точно-

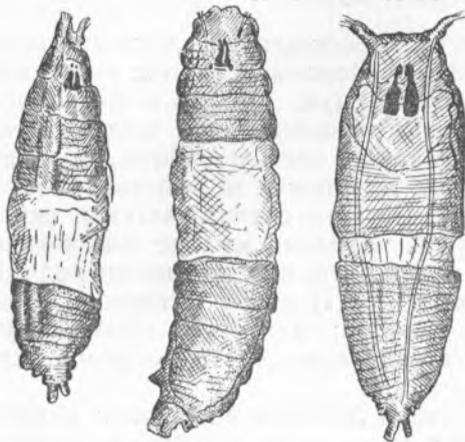


Рис. 1

стью до 1—2 час. Для опыта были взяты личинки в возрасте от 28 час. после вылупления до предкуколичного возраста. После опыта они содержались поодиночке на предметных стеклах со средой. Было сделано 226 опытов над личинками второй и третьей личиночных стадий. Контролем каждого служили 3—5 личинок того же возраста, прокатанные под той же, но холодной проволочкой. Все контрольные личинки образовали нормальный пупарий.

Если обжигались личинки третьей стадии, то образовывался вполне нормальный пупарий как на передних, так и на задних сегментах, разделенный в месте ожога белым пояском (рис. 1). Хитин этого пояска имел совершенно личиночный характер. Таким образом, с помощью ожога удается получить поясок недействительных, мертвых клеток гиподермы. Полутно выяснилось, что поясок ожога на пупарии шире в случаях ожога на близких к пупаризации возрастах, чем в случаях ожога на ранних возрастах. Личиночная гиподерма в целом как-то регулирует повреждение. Иногда (чаще на вентральной стороне) эта регуляция была настолько совершенна, что передний и задний участки пупария смыкались, образуя, правда, хорошо заметный шов (рис. 2, а). Даже мухи (рис. 2, б), вылетевшие из таких пупариев, носят отчетливые следы отрегулированного повреждения дисков имагинальной гипо-

дермы в виде резкого нарушения характерного рисунка тергитов абдоминальных сегментов\*.

Таким образом, по крайней мере для средних и старших возрастов третьей стадии, наличие перерыва между передними и задними участками гиподермы не является препятствием для дальнейшего развития гиподермы обоих участков и ее способности к образованию пупария.

Однако можно представить себе, что и импульс к развитию или волна физиологических изменений, как это часто бывает, распространилась

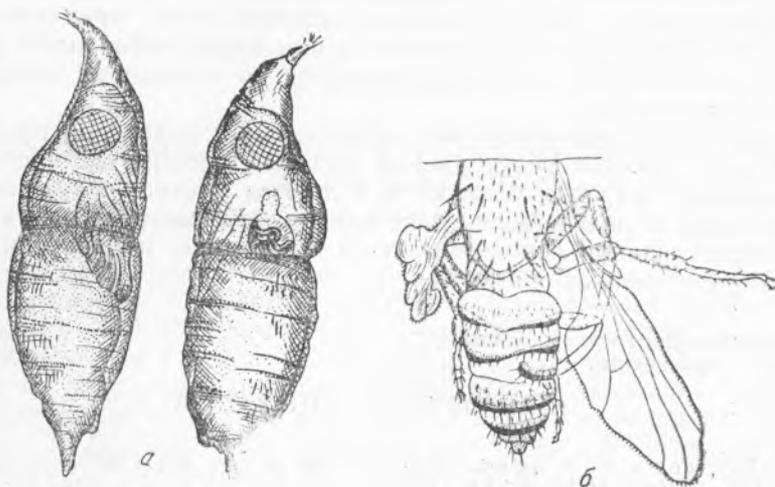


Рис. 2

по гиподерме раньше, чем был произведен ожог. Для решения этого вопроса были поставлены опыты кольцевой термоаутеризации над личинками во второй личиночной стадии. В этих опытах личинки линяли на третью стадию уже после опыта. Линька переднего участка гиподермы происходила нормально, но не шла дальше хорошо заметного пояса ожога; последний в линьке участия не принимал, клетки его мертвы. Экзувий передних сегментов был прочно скреплен с хитином после ожога и волочился за личинкой (рис. 3, а). Линька происходила и в задних сегментах. Отделившийся хитин второй личиночной стадии образовывал чехол на заднем отделе личинки, и его пришлось с помощью иголок отрывать от пояса ожога.

В результате этих опытов с самого начала третьей стадии гиподерма личинок была разделена на два участка полным кольцом мертвых клеток. Этот поясок мертвых клеток был хорошо заметен в виде широкой перетяжки с темными краями в течение всей третьей стадии. Передний и задний участки тела продолжали расти, а перетяжка, казалось, все резче углублялась, перешнуровывая тело личинки. Пройдя (несколько за медленно) третью стадию, личинки образовывали пупарий. И в этих случаях и передний, и задний участки

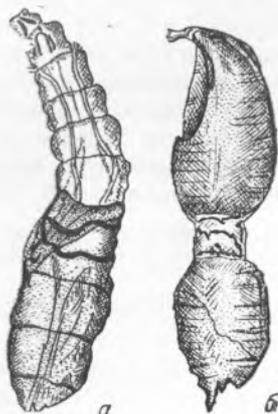


Рис. 3

\* Интересно также, что в 8 опытах (из 33), произведенных над личинками в возрасте 44—46 час., удалось отметить появление у мух в пупарии киноварного цвета глаз (мухи погибли при вылуплении). При обжигании личинок другого возраста изменения цвета глаз у мух не наблюдалось.

гиподермы оказались способными к образованию нормального пупария, хотя с самого начала третьей стадии они были отделены друг от друга пояском мертвых клеток. Образовавшиеся передний и задний участки пупария были разделены пояском мертвых клеток гиподермы, покрытым хитином еще второй личиночной стадии (рис. 3, б). Куколки гибнут в таком пупарии в первые 24 часа после пупаризации.

Вышеприведенные опыты с кольцевой термокаутеризацией личинок *Drosophila melanogaster* заставляют предполагать, что любой участок гиподермы развивается у названных личинок по принципу независимой дифференцировки. Таким образом, опровергается предположение о необходимости какого-либо импульса или какой-либо волны физиологических изменений, распространяющихся по гиподерме личинок мух перед пупаризацией.

Результаты более обширного исследования о физиологии гиподермы личинок мух как реагирующей системы в морфогенетическом акте образования пупария публикуются в другом месте. Заслуживают также внимания и дальнейшей разработки наблюдавшиеся явления регуляции имагинальной гиподермы, хотя бы в плане проявления генетически обусловленных признаков.

Ленинградский государственный  
университет

Поступило  
14 VI 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> E. Becker u. E. Plagge, Biol. Zbl., 59, H. 5/6, 326 (1939). <sup>2</sup> D. Bodenstein, Arch. Entw. Mechanik, 133 (1935). <sup>3</sup> D. Bodenstein, Roux'Arch., 137, 474 (1933). <sup>4</sup> D. Bodenstein, ibid., 137, 636 (1938). <sup>5</sup> G. Fraenkel, Proc. Roy. Soc., London, B, 118, No. 807 (1935). <sup>6</sup> G. Fraenkel, Proc. Roy. Ent. Soc., London, A, 13, 158 (1938). <sup>7</sup> St. Копец, Biol. Bull., Marine Biol. Labor. Woods Hole, Mass., 42, 323 (1922). <sup>8</sup> A. Kühn u. H. Piepho, Gesellschaft d. Wissenschaften zu Göttingen, Nachrichten aus der Biologie, 2, No. 9 (1936). <sup>9</sup> A. Kühn u. H. Piepho, Biol. Zbl., 58, H. 1—2 (1938). <sup>10</sup> E. Plagge, ibid., 58, H. 1—2 (1938). <sup>11</sup> V. B. Wigglesworth, The Principles of Insect Physiology, London, 1942.