

В. И. ОЛИФАН

## О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ В ИЗМЕНЕНИЯХ ГАЗООБМЕНА У КУКОЛОК ANOPHELES

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 24 I 1949)

Изучение дыхания насекомых в период их метаморфоза — на стадии куколки — представляет большой интерес. Полное отсутствие на этой стадии развития физиологической активности, связанной с добыванием и механической переработкой пищи, отсутствие у одних видов и слабое выражение у других затраты энергии на перемещения в пространстве — все это позволяет считать, что изменения в дыхательном метаболизме, наблюдаемые у куколок, являются отражением сложных морфогенетических и физиологических процессов, протекающих при превращении личинок во взрослое насекомое.

Мы провели несколько серий наблюдений над изменениями потребления кислорода при развитии куколок двух подвидов малярийного комара: *Anopheles maculipennis messeae* и *atroparvus* и, частично, *A. bitarsatus*. Как известно, куколки *Anopheles* не питаются и малоподвижны: они обычно находятся в подвешенном к поверхностной пленке воды положении и только при внешних раздражениях отрываются от поверхности и ныряют в толщу воды.

В наших опытах при измерениях в микрореспирометре Драстиха дыхания у куколок *Anopheles* последние находились обычно в неподвижном состоянии. В первых сериях опытов определения потребления кислорода производились через значительные промежутки времени: ежедневно по 1—2 раза в день, в дальнейшем через более дробные интервалы.

По данным наблюдений были построены диаграммы, некоторые из них приведены на рис. 1, 2 и 3.

Ход кривых, построенных на данных измерений газообмена через каждые 6 час. (на рис. 2 и 3 — пунктирные линии) или 1—2 раза в день, позволяет предполагать, что в течение стадии куколки дыхательный метаболизм *Anopheles* изменяется, следуя определенной закономерности: в первое время после окукливания дыхание держится на довольно высоком уровне, близком к уровню дыхания личинок IV возраста; затем наблюдается понижение газообмена, который падает до очень низкого уровня в конце первого — начале второго дня жизни куколки. После непродолжительного периода депрессии интенсивность дыхания снова усиливается, достигая первоначального или даже более высокого уровня. Кривая, выражающая дыхание в первые 2 дня жизни куколок, имеет U-образную форму. Однако сплошные кривые рис. 2 и 3, построенные на основании данных круглосуточных измерений дыхания куколок, свидетельствуют о том, что во вторую половину их жизни нет плавного повышения дыхания и что в течение суток наблюдается чередование максимумов и минимумов газообмена.

Полученные данные позволяют предполагать, что интенсивность дыхания куколок претерпевает во вторую половину их жизни значи-

тельные колебания, возможно, в связи с физиологическими изменениями при метаморфозе.

Обсуждение полученных данных. Характерный ход изменений дыхания, выражающийся U-образной кривой и выявленный в наших наблюдениях над куколками *Anopheles maculipennis* в первую половину их жизни, широко распространен у насекомых с полным превращением. Впервые U-образная кривая газообмена куколок была получена Вейнландом (1), изучавшим газообмен куколок мухи *Calliphora*. Тот же тип кривой дыхания куколок был получен и для других видов мух: для плодовой мушки *Drosophila* (2-4), для двух видов мухи *Phormia*, а также для *Lucilia sericata* и *Sarcophaga sarcapenoides* (5).

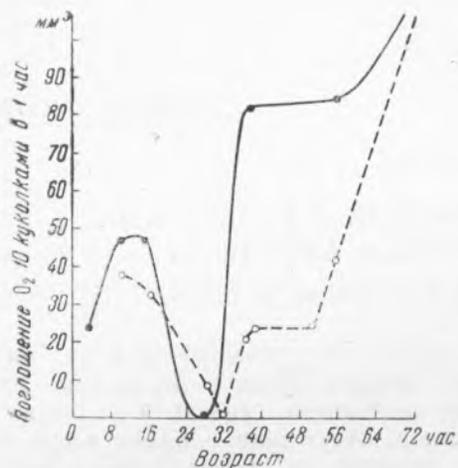


Рис. 1. Изменения дыхания *Anopheles maculipennis atroparvus* при метаморфозе

Исследования над дыханием куколок чешуекрылых обнаружили тот же характер изменений дыхания при метаморфозе. Для этой группы насекомых U-образ-

ная кривая была получена впервые в 1917 г. Н. Голышевым (6) при изучении дыхания куколок шелкопряда *Bombux mori*, что было подтверждено в недавних исследованиях (7). Тот же тип кривой дыхания

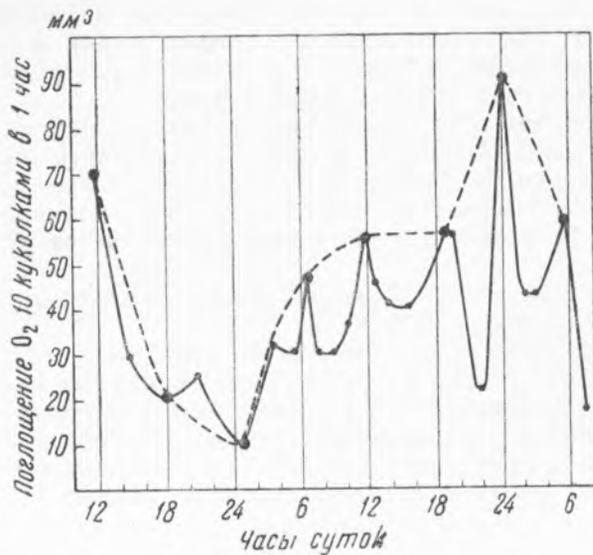


Рис. 2. Дыхание куколок *Anopheles maculipennis messeae*, серия 1

был получен для куколок непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (8) и китайского дубового шелкопряда *Antherea pernyi* (9), а также для куколок озимой совки *Agrotis segetum* и лугового мотылька *Loxostege sticticalis* (10), для хлопковой совки *Chloridea obsoleta* (11) и др. U-образный ход изменений дыхательного обмена при метаморфозе был установлен и для куколок рабочей пчелы и матки *Apis mellifica* (15); для куколок трутня этот тип изменения дыхания выражен значительно

слабее. Кривая дыхания куколок жуков находится на низком уровне уже в первые часы после окукливания, затем следует подъем дыхания; нисходящая ветвь кривой приходится на стадию предкуколки, как это показали исследования газообмена при метаморфозе картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* (12), японского жука *Popillia japonica* (13), жука водолюба *Hydrous smaragdinus* (14) и др. Очевидно, можно говорить о сдвиге процессов, обуславливающих U-образную кривую дыхания жуков, на более ранний срок.

Что же лежит в основе характерных резких изменений в дыхательном метаболизме куколок насекомых с полным превращением?

Большинство авторов, даже в самые последние годы, придерживается объяснения, данного еще в 1906 г. Вейнландом (1), согласно которому интенсивность дыхания куколок является мерой массы находящихся в них в данный момент оформленных тканей: в период, когда куколка имеет еще значительную массу личиночных оформленных тканей, уровень газообмена высок; он падает по мере возрастания гистолиза органов и тканей личинки и достигает минимума в период, когда гистолитические процессы достигли максимума, а имагинальные органы и ткани не получили еще значительного развития. Затем, по мере прогрессирующего развития органов взрослого насекомого, происходит повышение газообмена куколок.

Однако мы не считаем возможным присоединиться к приведенному объяснению характерных изменений дыхания куколок насекомых. Анатомо-гистологическое изучение личинок и куколок *Aporheles maculipennis* на разных этапах его метаморфоза показало нам следующее.

1. Гистолиз личиночных тканей *Aporheles*, начавшись еще в личинке IV возраста, происходит в куколке наиболее интенсивно в первые часы после окукливания, когда дыхание находится еще на высоком уровне, и в период минимального газообмена гистолиз этот в основном уже подходит к концу.

2. Большинство имагинальных органов начинает свое развитие еще на личиночной стадии, в период куколки оно идет одновременно с гистолизом тканей личинки, и ко времени максимальной депрессии дыхания в середине стадии куколки почти все органы взрослого комара анатомически сформированы, а частью и гистологически дифференцированы.

Таким образом, период минимума дыхания в U-образной кривой газообмена куколок *Aporheles* никак нельзя считать периодом минимума массы оформленных тканей и максимального выражения гистолитических процессов.

Сходная картина в соотношениях сроков гистолиза личиночных органов и гистогенеза имагинальных наблюдалась в исследованиях метаморфоза *Drosophila*.

Все это не позволяет нам признать удовлетворительным общепринятое объяснение U-образного хода изменений в дыхании при метаморфозе насекомых.

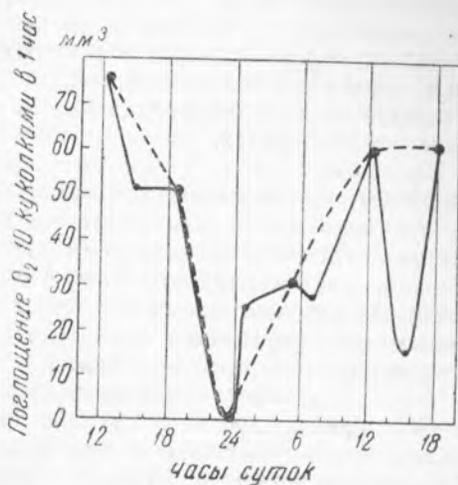


Рис. 3. Дыхание куколок *Aporheles maculipennis messeeae*, серия 2

Глубокую депрессию дыхания на определенном этапе развития куколки с его последующим подъемом мы рассматриваем как явление того же типа, что и все резкие скачкообразные изменения в дыхании, которые неоднократно отмечались при эмбриональном и раннем постэмбриональном развитии многих животных при переходе развивающегося организма от одного этапа развития на следующий, качественно иной этап, и которые очень характерны для критических стадий развития. Только при метаморфозе насекомых с полным превращением эти изменения значительно более резко выражены. На изучаемой критической стадии метаморфоза насекомых происходят еще более глубокие, ближе еще не изученные внутренние физиологические перестройки, которые завершают переход организма из личиночной фазы в фазу взрослого насекомого. Есть некоторые основания считать, что значительную роль в этих перестройках играют глубокие изменения в системе окислительных ферментов. В пользу возможного значения изменений в окислительных ферментах для U-образного хода кривой дыхания куколок высказался А. Вольский на основании данных своих опытов с дыханием куколок *Drosophila* (4). Эти данные позволяют предполагать, что в период наибольшей депрессии дыхания активность или количество окислительных ферментов падает, а во вторую половину жизни куколок снова увеличивается.

Несколько слов о другой закономерности газообмена куколок *Anopheles*, не отмечавшейся никем из авторов, исследовавших изменения дыхания при метаморфозе на других насекомых, — именно, о чередовании подъемов и депрессий дыхания во вторую половину жизни куколок. Доказательством того, что эти колебания не случайны, а отражают внутреннюю динамику процесса, может служить тот факт, что максимумы поглощения кислорода отделены один от другого примерно равными интервалами времени.

Так, по данным круглосуточных опытов, проведенных в июле и в августе, кривые дыхания куколок *Anopheles maculipennis messeae* в течение первой половины жизни куколки имеют оба максимума, разделенных интервалом в 18 час. (U-образная форма кривой с глубоким минимумом, выявляемая при измерениях через длительные промежутки времени), в то время как в течение второй половины жизни куколок все 5 максимумов колебаний поглощения кислорода июльской серии и все 3 максимума серии августовской отстоят один от другого на интервалы, равные 5—7 час.

Очевидно, эти колебания поглощения кислорода куколками *Anopheles* отражают неравномерность в протекании метаморфоза. Характерно, что потемнение куколок, наступающее, когда метаморфоз подходит к концу, отмечалось во всех четырех круглосуточных наблюдениях после резкого повышения газообмена в вечерние часы.

Поступило  
21 I 1949

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> E. Weinland, Z. Biol., 47, 186 (1906). <sup>2</sup> J. Bodine and P. Orr, Biol. Bull., 48, 1 (1925). <sup>3</sup> M. Clare, ibid., 49, 6 (1925). <sup>4</sup> A. Wolsky, J. Exp. Zool., 15 (1938). <sup>5</sup> L. Taylor, J. Morphol., 44, 2 (1927). <sup>6</sup> Н. Гольшев, Тр. Центр. шелк. ст., 1—4 (1928). <sup>7</sup> T. Hsueh and P. Tang, Physiol. Zool., 17, (1), 71 (1944). <sup>8</sup> K. Bialaczewicz, Acta biol., 9, 36 (1937). <sup>9</sup> Е. Золотарев, Н. Лаврова и Л. Токарева, Зоол. журн., 19, 1 (1940). <sup>10</sup> И. Кожанчиков, там же, 16, 1 (1947). <sup>11</sup> Л. Лозина-Лозинский, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3 (1943). <sup>12</sup> D. Fink, J. Gen. Physiol., 7, 309 (1937). <sup>13</sup> E. Ludwig, J. exp. Zool., 60 (1931). <sup>14</sup> F. Squire, Bull. Entom. Research., 27 (1936). <sup>15</sup> И. Л. Кан и Н. П. Лаврова, Уч. зап. МГУ, в. 9, 3 (1937)