

В. И. ОЛИФАН

ИЗМЕНЕНИЯ В МАЛЬПИГИЕВЫХ СОСУДАХ МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА В ТЕЧЕНИЕ ЕГО ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 20 VI 1952)

Постоянство внутренней среды в организме, поддерживаемое путем выделения вредных продуктов метаболизма и удерживания полезных, регулируется у насекомых многими органами и тканями: мальпигиевыми сосудами, перикардialными клетками, жировым телом. Наиболее важная роль принадлежит мальпигиевым сосудам.

Происходит ли у представителей сем. Culicidae при их метаморфозе перестройка мальпигиевых сосудов (м. с.) в связи с тем, что способ питания и обмен веществ у личинок и у взрослых комаров резко отличны, остается до сих пор неясным, несмотря на то, что первые исследования метаморфоза насекомых были проведены на двукрылых — высших и низших (1), и несмотря на наличие многих позднейших работ, описывающих гистологические изменения в ряде систем органов у некоторых представителей Culicidae (2-5). Большинство авторов, наблюдавших изменения м. с. у низших двукрылых при их превращении, приходило к предположению об отсутствии у них какой-либо перестройки этого органа (4-7). А между тем, наличие в их развитии фазы куколки, на которой организм насекомого в течение большей части периода глубоких структурных и физиологических перестроек остается заключенным в плотный, непроницаемый для газов, воды и солей футляр, заставляет предполагать, что на стадии куколки процессы обмена и экскреции должны испытывать очень значительные изменения.

При изучении возрастных морфологических и физиологических изменений у комара *Anopheles maculipennis*, проводимом нами для установления основных закономерностей постэмбрионального развития этого вида, мы занялись также гистологическим исследованием его м. с. на разных этапах развития. Материал фиксировался по Санфеличе и по Карнуа; срезы окрашивались: по Карачи, гематоксилином с эозином, по Унна — Папенгейму и по Малори.

Нашими прежними гистологическими исследованиями развития *A. maculipennis* установлено, что весь его постэмбриональный онтогенез, состоящий из трех биологических фаз развития: личинка — куколка — окрыленный комар, по своим морфо-физиологическим изменениям должен быть разделен на 4 периода, границы которых не совпадают с границами названных биологических фаз развития: 1) период развития ранней личинки от вылупления ее из яйца и до середины II возраста; 2) период личиночного роста до середины IV возраста; 3) период метаморфоза — личинка с середины IV возраста и вся фаза куколки до вылупления комара; 4) период полового созревания комара.

Период личиночного роста. Рядом работ было показано, что рост м. с. у личинок комара осуществляется путем увеличения размеров клеток, а не их числа, которое остается постоянным (6-9). Нами проведены измерения диаметра клеток, ядер и ядрышек в эпителии м. с. в начале, в середине и в конце каждого из четырех возрастов личинок *A. maculipennis*; по этим данным вычислены истинные скорости роста (С) и построены кривые (см. рис. 1). Анализ кривых приводит к заключению, что рост клеток и ядер в эпителии м. с. происходит неравномерно: кривая скорости роста клеток имеет 4 волны соответственно 4 возрастам личинок *A. maculipennis*; депрессии роста приходятся на периоды линек, подъемы — на первую половину каждого

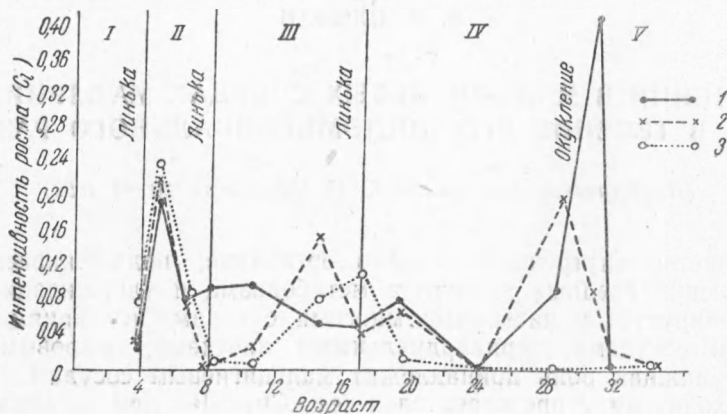


Рис. 1. Возрастные изменения в интенсивности роста клеток, ядер и ядрышек в эпителии мальпигиевых трубочек *Aporhels maculipennis*

возраста. Сходную форму имеет кривая роста ядер; только в III возрасте подъем роста ядер падает не на первую, а на вторую половину этой стадии

По измерениям диаметров клеток и ядер эпителия м. с. у комара *Aedes aegypti*, проведенным Трегером (6), мы вычислили скорость их роста (Сi) (см. рис. 2). Сопоставление кривых рис. 1 и 2 позволяет сделать заключение о том, что ритмический характер роста клеток и ядер эпителия м. с. с депрессиями в периоды линек, очевидно, отражает общую закономерность развития *Culicidae*.

Цитологическое изучение м. с. показало, что в течение всего периода личиночного роста цитоплазма и ядрышки отличаются высокой базофильностью и не имеют особых возрастных различий. В ядрах в течение этого периода происходят характерные возрастные изменения, наблюдаемые и в других личиночных органах *A. maculipennis* (8, 9): у личинок I возраста в ядрах отсутствуют структуры, красящиеся по Унна — Папенгейму в зеленый цвет, т. е. структуры, содержащие тимонуклеиновую кислоту; во II возрасте эти структуры в ядрах уже появляются в виде небольших хроматиновых гранул, прилегающих к ядерной оболочке; в течение III возраста количество гранул с тимонуклеиновой кислотой все увеличивается, они концентрируются в ядре вокруг ядрышка; для IV возраста характерно преобладание в м. с. ядер типа Бальбиани (спиремных ядер) с гигантскими спирально извитыми хромосомами, имеющими поперечно-полосатое строение. Следует отметить, что, в сравнении с ядрами этого типа в клетках других личиночных тканей, эти извитые ленты в ядрах м. с. значительно более рыхлые и тонкие.

Период метаморфоза. Наши наблюдения показали, что распад личиночных органов у *A. maculipennis* начинается уже у личинок IV возраста на 3—4-й день после их линьки из III возраста. С этого же времени наблюдаются изменения и в м. с.: цитоплазма становится вакуолистой, принимает сетчатую структуру; ее базофильность снижается. Однако в течение всей личиночной стадии края эпителия м. с., обращенные в просвет, сохраняют щетковидную кайму, свидетельствующую о функции выделения этого органа и в конце личиночной фазы развития. В ядрах клеток м. с. также происходят изменения: хроматин в спиремных ядрах личинок принимает вид крупных гранул; на 9-й день после линьки хроматин в виде круглых капель тимонуклеиновой кислоты рассеян в ядре. После окукливания размеры м. с. увеличиваются вследствие разбухания клеток; внутренний просвет сужен, а местами полностью исчезает. Цитоплазма имеет сильно вакуолистую, пенистую структуру, базофильность ее резко падает; вместо красного оттенка она принимает: при окраске по Унна — Папенгейму — бледнолиловый, а при окраске по Малори — бледноголубой. Щетковидная кайма совершенно исчезает. Ядра сохраняют спиремную структуру, однако диски гигантских хромосом уплотняются, и при не очень большом увеличении структуры, содержащие тимонуклеиновую кислоту, имеют вид рыхлых кучек хроматиновых гранул в центре ядра. У куколок возраста 6 час. вакуолизация цитоплазмы достигает максимума. Сильно разбухшие клетки содержат вакуоли, разделенные прослойками плазмы с пенистой структурой. В начале второго дня жизни куколки клетки эпителия м. с. сильно сжимаются, их цитоплазма уплотняется, теряя пенистое строение. Внутри м. с. снова виден просвет, но он не окаймлен щетковидным слоем. Наши наблюдения над дыханием куколок *A. maculipennis* показали, что на этом этапе метаморфоза происходит резкий перелом от снижения интенсивности газообмена к постепенному его повышению.

Перед вылуплением комара клетки эпителия мелких м. с. в куколке приобретают вид функционирующих экскреторных клеток: цитоплазма их загружена гранулами, ясно выраженный внутренний просвет м. с. окружен щетковидной каймой.

Описанные гистологические изменения м. с. *A. maculipennis*, отмеченные во всех 4 сериях исследований, заставляют сделать вывод, что во время метаморфоза в этом органе происходит перестройка, осуществляемая при закономерной смене процессов частичной дегенерации и процессов их обновления. Этот вывод находится в некотором противоречии с прежними работами, авторы которых приходили к заключению, что м. с. у изученных низших двукрылых переходят от личинок во взрослое насекомое без видимых изменений (6-9). Это противоречие, очевидно, может быть объяснено отсутствием у авторов необходимого для этого числа последовательных цитологических картин состояния клеток м. с. на различных этапах метаморфоза.

Гистологические исследования метаморфоза высших двукрылых показали, что несмотря на то, что м. с. их куколок являются единственным органом, сохраняющимся оформленным среди той кашицы, в которую превращаются личиночные органы мух, в клетках эпителия м. с. протекают процессы дедифференцировки, сменяющиеся процессами ре-

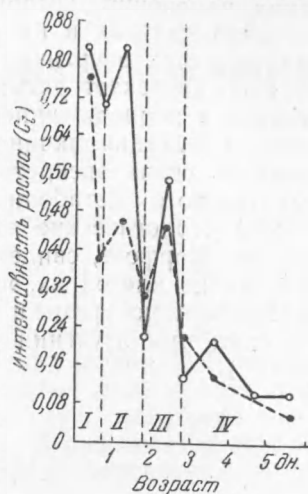


Рис. 2. Рост клеток и ядер в эпителии мальпигиевых сосудов у *Aedes* (по данным Тререпа)

дифференцировки (¹¹, ¹²). В одной старой работе говорится даже о полном обновлении м. с., происходящем при метаморфозе мухи (*Musca vomitoria*) вследствие дегенерации старых личиночных м. с. и размножения регенерационных клеток, мигрирующих в м. с. из закладок в стенке пищеварительного канала (¹³).

Приводимые в некоторых работах описания и рисунки гистологических изменений, происходящих в м. с. мух при их метаморфозе, очень близко напоминают те изменения, которые наблюдаются в м. с. *A. maculipennis* при его метаморфозе.

Подводя итоги результатам проведенных исследований, можно сделать следующие выводы.

1. В период личиночного роста *A. maculipennis* его м. с. не имеют таких изменений, которые свидетельствовали бы о возрастных биохимических сдвигах в их функции. М. с. только растут за счет увеличения размеров энергично функционирующих клеток. Этот рост клеток и их ядер протекает ритмически — с депрессиями, закономерно повторяющимися в периоды линек. Аналогичная ритмичность отмечена нами для роста и дыхания личинок *A. maculipennis*, что отражает тесную внутреннюю связь экскреторной деятельности личинок с процессами их дыхательного метаболизма и роста.

2. Гистологические изменения, происходящие в м. с. *A. maculipennis* при метаморфозе, свидетельствуют о том, что в этот период происходит обновление клеток их эпителия. Этот процесс протекает по этапам, совпадающим по времени с основными стадиями метаморфоза, описанными нами при изучении изменений газообмена куколок *A. maculipennis* (¹⁴).

Поступило
22 IV 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. Kowalewsky, Zs. wiss. Zool., 45 (1887). ² A. Imms, J. Hygiene, 7 (1907). ³ B. Samtleben, Zool. Anz., 81, 5/6 (1929). ⁴ C. Vaney, Ann. Univ. Lyon, 9 (1902). ⁵ M. Thomson, Proc. Bost. Soc. Nat. Hist., 32 (1905). ⁶ W. Traeger, J. Exp. Biol., 76, 3 (1937). ⁷ В. В. Алмазова, Сборн. Вопросы физиол. и экол. маляр. комара, 1940. ⁸ К. Vогоjavlensky, Zs. Zellforsch., 22, 1 (1935). ⁹ Ch. Berger, Nature, 141, 3575 (1938). ¹⁰ В. И. Олифан, ДАН, 65, № 4 (1949). ¹¹ С. Perez, Arch. Zool. exp. et gén., 4, 1 (1910). ¹² K. Strassburger, Drosophila melanogaster, 1935. ¹³ Van Rees, Zool. Jahrb., 3 (Anatomie), 1889. ¹⁴ В. И. Олифан, ДАН, 55, № 2 (1947).