Доклады Академии наук СССР
1955. Том 101, № 4

ФИЗИОЛОГИЯ

Е. М. ШУМАКОВ и Л. А. ЯХИМОВИЧ

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕТАМОРФОЗА ХЛОПКОВОЙ СОВКИ (CHLORIDEA OBSOLETA F.) В СВЯЗИ С ЯВЛЕНИЕМ ДИАПАУЗЫ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 25 XII 1954)

При исследованиях диапаузы у хлопковой совки возникла необходимость найти внешние признаки, по которым можно было бы определить, является ли данная куколка диапаузирующей или она развивается без диапаузы. Как известно, диапауза у данного вида является факультативной и процент диапаузирующих особей сильно меняется в зависимости от поколения и условий предшествующего развития.

Для решения указанной задачи были проведены на воспитанном в лаборатории материале исследование внешних изменений куколки хлопковой совки и изучение гистологических изменений на различных этапах ее развития. Гистологические исследования проводились на материале, фиксированном по Буэну и по Шабадашу, с последующей заливкой в парафин и окраской кислотным фуксином и метиленовым зеленым по методу, описанному нами ранее ([1], [2]). В целях полного выявления белковых резервов этот способ окраски был дополнен применением красителя оранжевого G, что позволило четко дифференцировать особую форму резервов, известную в литературе под названием кристаллоидов ([3], [4]), и четко разграничить наружное и внутреннее жировое тело.

В условиях нашего опыта куколки содержались при температуре около 22° (± 1°), и при этом продолжительность фазы предкуколки и куколки составляла 24 дня, считая от момента прекращения питания гусеницы и ухода ее на окукление в почву и до момента вылупления имаго. Окукление наступало на 5 день, и таким образом фаза собственно куколки длилась 19 дней.

Жировое тело на гусеничной фазе характеризуется наличием лишь жировых вакуолей и полным отсутствием других внутриклеточных включений, а сами дольки представляют собою ленты, состоящие из одного слоя клеток и заполняющие полость тела между внутренними органами. В начале фазы предкуколки в клетках жирового тела выпадают многочисленные и разнообразные включения, сохраняющиеся и на протяжении всей куколочной фазы. Специальными методами гистохимической окраски различными авторами (сводку см. ([4])) установлена природа этих включений, состоящих, главным образом, из белка и гликогена. Жировые резервы в виде более или менее крупных вакуолей заметны на всех этапах куколочного развития, особенно на поздних этапах развития куколки. В клетках внутреннего жирового тела хорошо различимы кристаллоиды, отличающиеся от других включений белковой природы своей гомогенной структурой и специфичностью окраски (они крайне слабо окрашиваются фуксином и интенсивно оранжевым G). Кристаллоиды используются на куколочной фазе непол-

ностью, переходя в значительном количестве в жировое тело имаго. Другие формы белковых включений, окрашивающиеся при нашем методе окраски в малиново-красный, лиловый или зеленоватый цвет и имеющие разнообразную форму и величину, почти полностью расходуются на фазе куколки.

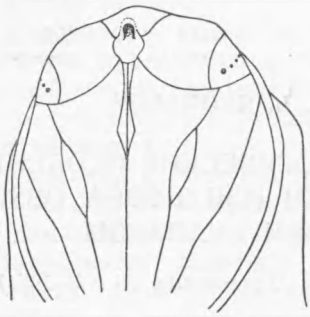


Рис. 1. Передняя часть куколки хлопковой совки на раннем этапе развития. Видны пигментные пятна в области защек

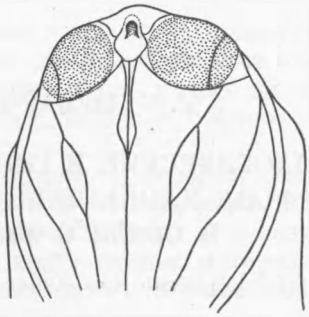


Рис. 2. Передняя часть куколки хлопковой совки в конце среднего этапа развития

Наряду с внутриклеточными изменениями происходит также перестройка всей ткани жирового тела, связанная с процессами гистолиза и гистогенеза. Гистолиз начинается еще на фазе предкуколки, интенсивно идет на первых этапах куколочного развития, причем сначала в груди, а затем в брюшке. Явления гистолиза жирового тела выражаются в диссоциации долек на отдельные клетки округлой формы, заполняющие полость тела и принимающие в дальнейшем участие в перестройке других тканей, в особенности грудной мускулатуры. К концу куколочной фазы жировые клетки группируются в характерные комочки, что резко отличает жировое тело имаго от жирового тела других фаз.

Процессы гистогенеза идут параллельно с процессами гистолиза. Гистогенез тканей начинается вначале, как и гистолиз, в грудной части куколки. Поэтому полный гистолиз личиночных мышц в области груди и появление здесь первых имагинальных крыловых мышечных волокон служит показателем начала гистогенетических процессов имагинальных тканей и органов. Перестройка грудной мускулатуры на фазе куколки имеет большое значение. Это и привело к появлению в литературе столь крайних взглядов, как признание того, что в процессе эволюции насекомых куколка возникла как необходимая стадия перестройки личиночной мускулатуры на имагинальную ([5], [6]).

Период гистогенеза имагинальных органов и тканей, помимо гистогенеза грудных мышц, связан также с перестройкой и формированием других органов (кишечного тракта, мальпигиевых сосудов, полового аппарата и т. д.). Особенный интерес в этот период представляет перестройка головы гусеницы, так как она дает возможность выделить четкий внешний показатель диапаузы.

На раннем этапе развития куколки в области защек хорошо заметны 4 пигментных пятна, весьма характерных по виду и расположению (см. рис. 1). Они представляют собою редуцирующиеся глаза гусеницы (так называемые стеммы). Количество и расположение их характерно для каждого вида. Неудивительно поэтому, что на раннем этапе развития куколки их всегда можно находить в одинаковом состоянии. У хлопковой совки они расположены друг за другом в центральной части защек. Одно пятно (ближайшее к брюшной стороне

куколки) несколько крупнее и слегка отодвинуто от трех других более мелких, расположенных на равном расстоянии друг от друга. Признак этот очень хорошо заметен при просмотре куколки через лупу.

На 3—4 день развития куколки при 22° эти пигментные пятна исчезают, сначала смещаясь несколько назад, в сторону усика, и принимая расплывчатые очертания. Взамен их появляется легкое побурение формирующихся в это время сложных глаз бабочки (см. рис. 2).

Как известно, куколки хлопковой совки в зависимости от условий развития могут впадать в диапаузу, причем в природных условиях процент диапаузирующих особей закономерно возрастает к осени. Изучение развития куколок хлопковой совки показало, что диапауза у этого вида наступает на раннем этапе развития куколки, т. е. до момента исчезновения стемм. Поэтому отсутствие описанных выше пигментных пятен в области защек у куколки служит надежным признаком того, что куколка развивается, и следовательно, не диапаузирует. При содержании куколок при температуре 22° и выше по этому признаку уже на 4 день можно безошибочно отличать диапаузирующих куколок от недиапаузирующих.

Учитывая приведенные выше особенности развития куколки и предкуколки, весь этот период метаморфоза хлопковой совки можно разбить на следующие этапы.

1. Предкуколка. Внешние изменения ушедшей в землю гусеницы (укорачивание, сморщивание покровов, втягивание брюшных ног и пр.) отражают начало процессов гистолиза. Исчезает червеобразно-лентовидная структура долек жирового тела; они укорачиваются и округляются. В клетках жирового тела выпадают характерные для куколочной фазы включения: ацидофильная зернистость, «зернистые шары», а в клетках внутреннего жирового тела еще и «кристаллоиды». Изменяется характер движения: предкуколка, подобно куколке, при раздражении покачивается из стороны в сторону. Таким образом, изменения, происходящие при переходе гусеницы в предкуколку, гораздо значительнее, чем при переходе от предкуколки к куколке.

2. Этап раннего развития куколки начинается с момента сбрасывания экзувия и образования куколки и оканчивается моментом исчезновения пигментных пятен в области защек (остатков стемм). В это время интенсивно идут процессы гистолиза. В груди дольки жирового тела полностью диссоциированы на отдельные округлые клетки, заполняющие всю полость тела. В брюшке жировое тело еще полностью не гистолизировано и видно через покровы куколки в виде «ватных» долек, сплошь подстилающих покровы сегментов брюшка, оставляя свободной только «дорожку» вдоль спинного сосуда. На этом этапе имеет место диапауза куколок хлопковой совки.

3. Средний этап развития куколки начинается с момента исчезновения стемм и заканчивается моментом появления интенсивно бурой пигментации сложных глаз и полным формированием всех придатков (ног, усиков, ротового аппарата). Если в конце этого этапа вскрыть оболочку куколки, внутри ее можно видеть вполне сформированную бабочку с изумрудно-зелеными глазами. На этом этапе интенсивно идут процессы гистогенеза, тогда как в брюшке еще идут процессы гистолиза жирового тела. Через покровы брюшка куколки видна однородная мелкозернистая масса диссоциированного жирового тела, подстилающая лишь переднюю половину каждого сегмента брюшка, в то время как задняя половина сегмента, оставаясь свободной от жирового тела, кажется темной.

4. Этап окончательного формирования бабочки заканчивается вылуплением последней. Почернение глаз, а также резкое потемнение крыльев, а затем и всей передней части куколки (за счет скопления «линочной» жидкости) служат сигналом близкого от-

рождения бабочки. В области брюшка жировое тело принимает вид комочковидных долек, характерных для имагинального жирового тела, отличаясь от последнего лишь обилием внутриклеточных включений типа фуксинофильной зернистости и шаров. В отличие от этого жировые клетки отродившейся бабочки содержат лишь обильные включения вакуолей жира и значительное количество кристаллоидных телец.

В условиях развития при 22° ранний этап развития куколки продолжается обычно 4 дня (при развитии без диапаузы), средний этап развития 8 дней и этап окончательного формирования бабочки 7 дней, причем за 1—2 дня до вылета бабочки появляется характерное потемнение куколки.

Изложенные выше особенности метаморфоза хлопковой совки имеют значение не только для этого вида, но и многих других бабочек, диапаузирующих на фазе куколки.

Институт защиты растений
Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук
им. В. И. Ленина

Поступило
22 XII 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] Е. М. Шумаков, Л. А. Яхимович, Зоол. журн., **29**, № 4 (1950). [2] Е. М. Шумаков, Н. М. Виноградова, Л. А. Яхимович, Зоол. журн., **33**, № 1 (1954). [3] В. П. Поспелов, Постэмбриональное развитие и имагинальная диапауза у чешуекрылых, Киев, 1911. [4] L. Pardi, Redia, 25 (1939). [5] Э. Ф. Поярков, Тр. Русск. энт. общ., **41**, № 1 (1913). [6] H E. Hinton, Trans. R. Ent. Soc. London, **99**, pt. 12 (1948).