

<https://doi.org/10.3176/biol.1977.2.02>

УДК 595.7-11

Ааре КУУЗИК

## ЦИКЛЫ ГАЗООБМЕНА У ДИАПАУЗИРУЮЩИХ КУКОЛОК *PIERIS BRASSICAE* L. И *P. RAPAE* L. (LEPIDOPTERA, PIERIDAE)

Данных об уровне потребления кислорода куколками многих видов насекомых в литературе немало. Исследованы особенности тканевого дыхания во время развития куколки. Значительно меньше сведений имеется о циклах прерывистого диффузного газообмена в стадии куколки. Названные циклы хорошо изучены лишь у некоторых видов тропических шелкопрядов, таких как *Hyalophora cecropia* (Levy, Schneiderman, 1966a). Известно (Punt, 1950, 1956), что у куколок некоторых чешуекрылых циклы газообмена исключительно длинные, а у куколки *Papilio machaon*, например, за одни сутки наблюдался только один выброс  $\text{CO}_2$ . В случае прерывистого диффузного газообмена основное выделение  $\text{CO}_2$  у куколок происходит именно во время этого выброса, причем  $\text{CO}_2$  выделяется в это время в 30—40 раз больше, чем в период между двумя выбросами. Диффузия  $\text{O}_2$  через дыхальца в крупные трахеи происходит примерно в 20 раз быстрее, чем выделение  $\text{CO}_2$  из трахейных стволочков наружу, и поэтому в период между двумя выбросами  $\text{CO}_2$ , когда дыхальца асинхронно приоткрываются на короткие сроки, обычно на долю секунды (так наз. флаттер),  $\text{O}_2$  поглощается практически без выделения  $\text{CO}_2$ . Проникание  $\text{O}_2$  в трахеи через дыхальца во время «флаттера» препятствует диффузии  $\text{CO}_2$  наружу (Buck, 1958; Buck, Keister, 1958).

Предполагают, что периодическое открывание дыхалец в результате повышения парциального давления углекислого газа ( $p\text{CO}_2$ ) вызывает прерывистое дыхание и способствует выделению связанной  $\text{CO}_2$  из тканевой жидкости, одновременно уменьшая потери воды при дыхании.

Доказано (Schneiderman, Williams, 1955), что причиной значительного варьирования дыхательного коэффициента ( $RQ$ ) у куколок *Hyalophora cecropia* является циклическое выделение  $\text{CO}_2$ . Ясно, что, чем продолжительнее интервалы между двумя выбросами  $\text{CO}_2$ , тем больше оснований опасаться ошибок в определении дыхательного коэффициента. Поэтому перед определением  $RQ$  важно вначале выяснить циклы газообмена. Отсюда вытекает необходимость изучения ритмов выделения  $\text{CO}_2$  у насекомых.

Циклы газообмена исследовались нами у куколок капустницы (*Pieris brassicae*) и репицы (*P. rapae*). Для постоянной регистрации ритмов их газообмена использовались газовый хроматограф «Хром 3», приспособленный для работы открытой системой, и самопишущий электротитрический микрореспирометр.

## Методика

Эталоным газом в хроматографе служил атмосферный воздух, а вместо колонки к катарметру, т. е. детектору теплопроводности газов, присоединен стеклянный сосуд с исследуемым объектом (Куузик, 1976).

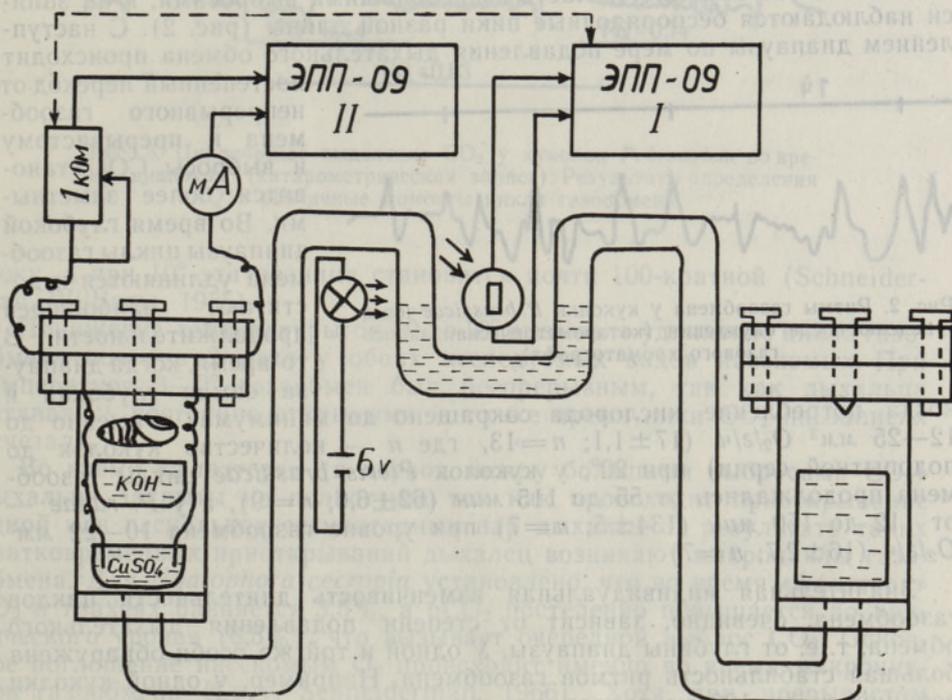


Рис. 1. Схема самопишущего электролитического респирометра.

Для одновременной регистрации как выделения  $\text{CO}_2$ , так и поглощения  $\text{O}_2$  использован самопишущий электролитический респирометр (рис. 1). Стеклянная часть респирометра представляла собой U-образный манометр компенсационной и закрытой системы. Без электрической схемы такой респирометр можно использовать как аппарат Баркрофта, где отсчет производится при помощи стереоскопического микроскопа. Респирометр работал по принципу электролитической компенсации кислорода. Через U-образный капилляр на фотодиод направлялся луч света. Спиртовый мениск в капилляре, попадая на путь луча, усиливал поток света, падающий на фотодиод, который был соединен с выходом электронного потенциометра ЭПП-09 (I). Движущаяся ось реохорда этого потенциометра была кинематически связана с проволочным потенциометром (1 кОм), через который проходил электролизный ток. При помощи такой обратной связи была создана саморегулирующая система, где количество потребляемого насекомым кислорода и количество производимого путем электролиза  $\text{O}_2$  были постоянно уравновешены. На диаграммной ленте электронного потенциометра ЭПП-09 (II), регистрирующего колебания электролизного тока, фиксировались как пики выделения  $\text{CO}_2$ , так и пики поглощения  $\text{O}_2$ . Потребление кислорода измерялось:  $1 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$  на 1 г веса насекомого в 1 ч ( $\text{мм}^3 \text{ O}_2/\text{г}/\text{ч}$ ).

Как рабочий, так и компенсационный сосуды респирометра находились в термосе, обеспечивающем широкий диапазон константной температуры (от  $0^\circ\text{C}$  и выше).

## Результаты и их обсуждение

В ритмах газообмена куколок обнаруживаются макро- и микроциклы. Макроциклы продолжаются от одного большого выброса  $\text{CO}_2$  до другого. Во время развития куколки ритмы газообмена существенно изменяются. Сразу после окукления большие выбросы  $\text{CO}_2$  еще не установились и газ выделяется частыми небольшими выбросами, и на записи наблюдаются беспорядочные пики разной длины (рис. 2). С наступлением диапаузы по мере подавления дыхательного обмена происходит

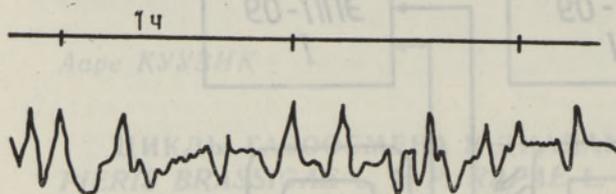


Рис. 2. Ритмы газообмена у куколки *P. brassicae* через 1 неделю после окукления (катарометрическая запись газового хроматографа).

постепенный переход от непрерывного газообмена к прерывистому и выбросы  $\text{CO}_2$  становятся более заметными. Во время глубокой диапаузы циклы газообмена удлиняются и достигают наибольшей продолжительности. В то время, когда диапауза самая глубокая и потребление кислорода сокращено до минимума, а именно до  $12\text{--}25 \text{ мм}^3 \text{ O}_2/\text{г}/\text{ч}$  ( $17 \pm 1,1$ ;  $n=13$ , где  $n$  — количество куколок до подопытной серии) при  $20^\circ$ , у куколок *Pieris brassicae* циклы газообмена продолжались от 55 до 115 мин ( $62 \pm 6,6$ ;  $n=9$ ), а у *P. rapae* — от 112 до 150 мин ( $134 \pm 5$ ;  $n=7$ ) при уровне газообмена  $10\text{--}22 \text{ мм}^3 \text{ O}_2/\text{г}/\text{ч}$  ( $16 \pm 2,7$ ;  $n=7$ ).

Значительная индивидуальная изменчивость длительности циклов газообмена, очевидно, зависит от степени подавления дыхательного обмена, т. е. от глубины диапаузы. У одной и той же особи обнаружена большая стабильность ритмов газообмена. Например, у одной куколки репницы весом 122 мг продолжительность циклов в течение 8 ч варьировала от 150 до 153 мин. Во время окончания диапаузы и повышения уровня газообмена выше  $120 \text{ мм}^3 \text{ O}_2/\text{г}/\text{ч}$  ритм выделения  $\text{CO}_2$  стал менее стабильным.

Продолжительность выброса  $\text{CO}_2$  явно не зависела от длительности цикла газообмена и у обоих видов насекомых при  $20^\circ$  всегда составляла 7—8 мин. При помощи электролитического респирометра определено, что у куколки *P. brassicae* весом 388 мг абсолютный объем выделенного  $\text{CO}_2$  во время одного выброса составлял  $6,1 \text{ мм}^3$ , а количество  $\text{CO}_2$ , выделенного за весь цикл, длившийся 65 мин, —  $7,2 \text{ мм}^3$ . У этой же куколки определен дыхательный коэффициент при  $20^\circ$  для различных отрезков времени цикла газообмена (рис. 3). Если определение  $RQ$  совпадало с моментом выброса  $\text{CO}_2$ , то результат был реальным ( $0,42\text{--}0,46$ ), если же определение проводили между двумя выбросами  $\text{CO}_2$ ,  $RQ$  был значительно занижен ( $0,13\text{--}0,15$ ), а если измерение попадало на два выброса — показатель был завышен ( $0,62\text{--}0,65$ ). Ясно, что у куколки репницы, у которой один цикл газообмена длится более 2 ч, методические ошибки определения  $RQ$  более вероятны.

Из сказанного следует необходимость выяснения циклов газообмена перед определением  $RQ$  во избежание описанных методических ошибок. Очень малые значения  $RQ$  при низких температурах можно объяснить и другой причиной. Известно, что при температуре  $25^\circ$  кислород входит в трахеи в 5—20 раз быстрее, чем углекислый газ диффундирует на-

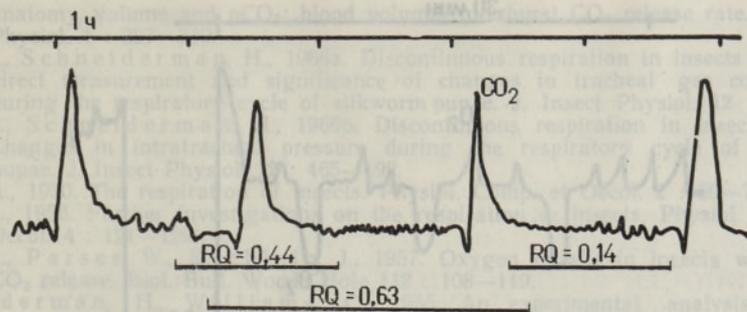


Рис. 3. Циклическое выделение  $\text{CO}_2$  у куколок *P. brassicae* во время диапаузы (катарометрическая запись). Результаты определения  $RQ$  в различные моменты цикла газообмена.

ружу, а при  $10^\circ$  эта разница становится почти 100-кратной (Schneiderman, Williams, 1955).

Понижение температуры от  $20$  до  $10^\circ$  вызывало удлинение цикла газообмена почти в 2 раза у обоих исследуемых видов насекомых. При температуре  $3-0^\circ$  газообмен был непрерывным, так как дыхальца оставались постоянно открытыми, в то же время пики  $\text{CO}_2$  на записях исчезали.

Во время «флаттера» (в период между большими выбросами  $\text{CO}_2$ ) дыхальца закрыты не полностью, так как происходит приоткрывание одной или нескольких сегментарных пар дыхалец. В результате таких кратковременных приоткрываний дыхалец возникают микроциклы газообмена. Для *Hyalophora cecropia* установлено, что во время «флаттера»  $p\text{O}_2$  в трахеях равняется  $3,5\%$ , а  $p\text{CO}_2$  постепенно повышается до критического уровня ( $6,5\%$ ), что вызывает очередной выброс  $\text{CO}_2$ . Основное поглощение насекомым  $\text{O}_2$  происходит именно во время микроциклов газообмена (Levy, Schneiderman, 1966). Хотя при прерывистом выделении  $\text{CO}_2$  потребление  $\text{O}_2$  остается на более или менее постоянном уровне, все же обнаруживаются и здесь периоды повышенного потребления  $\text{O}_2$ , а именно после полного открывания дыхалец перед выбросом  $\text{CO}_2$  (Punt и др., 1957).

Такое же явление обнаружено и нами у куколок *P. brassicae* и *P. rapae*. В начале синхронного открывания всех дыхалец наблюдается резкое увеличение поступления  $\text{O}_2$  в трахеи, которое четко отмечается на записи респирометра (рис. 4), а затем следует выделение  $\text{CO}_2$ . Таким образом, можно считать, что не только выделение  $\text{CO}_2$ , но и газообмен в целом носит циклический характер.

Пользуясь самопишущим респирометром мы установили ритмы упомянутых микроциклов газообмена у куколок исследуемых видов насекомых. Как известно, активная трахейная вентиляция у куколок отсутствует, однако на приведенных записях (рис. 4) довольно отчетливо видны пики продолжительностью  $1-3$  сек. Пики вверх означают резкое поглощение  $\text{O}_2$ , а также уменьшение объема куколки, пики вниз — малые выбросы  $\text{CO}_2$ . Трудно объяснить причину столь резких и длинных пиков вверх лишь одной диффузией  $\text{O}_2$  в трахеи. Вероятнее всего, что во «флаттере» участвует пассивная трахейная вентиляция (без помощи мускулатуры), которая впервые была обнаружена у куколки *Hyalophora cecropia*.

Пассивная трахейная вентиляция — это результат частичного вакуума (отрицательного давления), возникшего внутри трахей, который

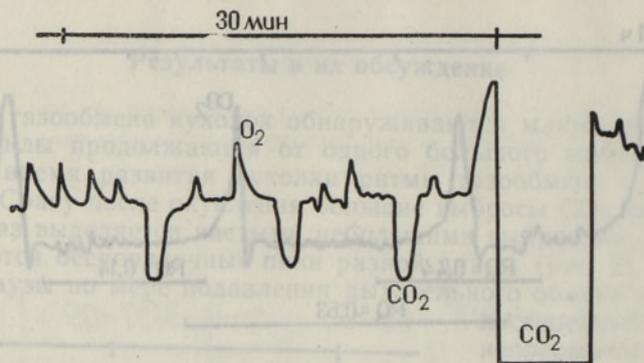


Рис. 4. Микроциклы газообмена у куколки *P. brassicae*. Приведен также пик одного большого выброса  $\text{CO}_2$  с предварительным резким поглощением  $\text{O}_2$  (запись электролитического респирометра).

вызывает сокращение трахей и уменьшение их объема. После приоткрывания дыхалец во время микроциклов газообмена воздух резко всасывается в трахеи, после чего внутритрахеальное давление выравнивается почти до атмосферного, и дыхальца снова закрываются (Schneiderman, Schechter, 1966; Brockway, Schneiderman, 1967).

Длительность микроциклов при  $20^\circ$  у обоих исследованных видов варьировала от 30 сек до 3 мин, но в основном отмечались малые пики поглощения  $\text{O}_2$  через 1,5—2-минутные интервалы. У некоторых особой малые пики выделения  $\text{CO}_2$  во время «флаттера» не наблюдались, и соответствующее определение действительно показало очень незначительное выделение  $\text{CO}_2$  в тот период. В таком случае большие выбросы  $\text{CO}_2$  отмечаются относительно длинными пиками на записи, а это указывает на значительное количество  $\text{CO}_2$ , выделенного во время одного выброса. У некоторых куколок обоих видов обнаружены четкие пики вниз, обозначающие микроциклы выделения  $\text{CO}_2$ , а в этом случае большими выбросами  $\text{CO}_2$  было выделено относительно малое количество этого газа.

Микроциклы иногда обладали очень четким ритмом, который происходил, вероятно, в результате синхронного приоткрывания одной или нескольких сегментарных пар дыхалец. Беспорядочный ритм микроциклов свидетельствовал, очевидно, об асинхронном приоткрывании различных пар дыхалец. Последний тип микроциклов наблюдался обычно в период реактивации диапаузы.

По окончании диапаузы границы между макро- и микроциклами газообмена постепенно стирались, и на записи появлялись двусторонние пики без строгого ритма, как и в начале развития куколки.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Куузик А. Э., 1976. Изучение цикличности газообмена у жуков (*Coleoptera*) при помощи постоянной записи газового хроматографа. Изв. АН ЭССР. Биол. 25 (2) : 97—105.
- Brockway, A., Schneiderman, H., 1967. Strain-gauge transducer studies on intratracheal pressure and pupal length during discontinuous respiration in diapausing silkworm pupae. *J. Insect Physiol.* 13 : 1413—1451.
- Buck, J., 1958. Cyclic  $\text{CO}_2$  release in insects. IV. A theory of mechanism. *Biol. Bull. Woods Hole* 114 : 118—140.
- Buck, J., Keister, M., 1958. Cyclic  $\text{CO}_2$  release in diapausing pupae — II. Tracheal

anatomy, volume and  $pCO_2$ ; blood volume; interburst  $CO_2$  release rate. *J. Insect Physiol.* 1 : 327—340.

- Levy, R., Schneiderman, H., 1966a. Discontinuous respiration in insects — II. The direct measurement and significance of changes in tracheal gas composition during the respiratory cycle of silkworm pupae. *J. Insect Physiol.* 12 : 83—104.
- Levy, R., Schneiderman, H., 1966b. Discontinuous respiration in insects — IV. Changes in intratracheal pressure during the respiratory cycle of silkworm pupae. *J. Insect Physiol.* 12 : 465—492.
- Punt, A., 1950. The respiration of insects. *Physiol. Comp. et Oecol.* 2 : 59—74.
- Punt, A., 1956. Further investigations on the respiration in insects. *Physiol. Comp. et Oecol.* 4 : 121—129.
- Punt, A., Parser, W., Kuchlein, J., 1957. Oxygen uptake in insects with cyclic  $CO_2$  release. *Biol. Bull. Woods Hole* 112 : 108—119.
- Schneiderman, H., Williams, C., 1955. An experimental analysis of the discontinuous respiration of the cecropia silkworm. *Biol. Bull. Woods Hole* 109 : 123—143.
- Schneiderman, H., Schechter, A., 1966. Discontinuous respiration in insects V. Pressure and volume changes in the tracheal system of silkworm pupae. *J. Insect Physiol.* 12 : 1143—1170.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
28/VI 1976

Aare KUUSIK

**SUUR-KAPSALIBLIKA JA VÄIKE-KAPSALIBLIKA (*PIERIS BRASSICAE* L.,  
*P. RAPAE* L.; *LEPIDOPTERA*, *PIERIDAE*) DIAPAUSEERIVATE NUKKUDE  
GAASIVAHETUSTSÜKLID**

Resümees

Uuritavate liikide nukkude gaasivahetuse rütme registreeriti gaasikromatograafi ja isekirjutava elektrolüütilise respiromeetri abil. Tuvastati perioodilisus nii  $CO_2$  eraldumises kui ka  $O_2$  neeldumises (toimusid sünkroonselt). Suur-kapsaliblika diapauseerivate nukkude gaasivahetustsükkel välitas 55—115 minutit, väike-kapsaliblika nukkude oma 112—150 minutit. Suured gaasivahetustsüklid koosnevad väikestest (vältus 0,5—3 minutit), mida on samuti võimalik registreerida elektrolüütilise respiromeetriga.

Tõestatakse, et hingamiskoefitsiendi määramisel võib tekkida viga, kui ei arvestata gaasivahetuse tsüklilist iseloomu.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saabunud  
28. VI 1976

Aare KUUSIK

**CYCLIC GAS EXCHANGE IN DIAPAUSING PUPAE OF *PIERIS BRASSICAE* L.  
AND *P. RAPAE* L. (*LEPIDOPTERA*, *PIERIDAE*)**

Summary

The gas exchange in pupae of *Pieris brassicae* and *P. rapae* was continuously recorded by means of the gas chromatograph and the electrolytic respirometer. In the diapausing pupae the carbon dioxide output and oxygen uptake was found to be periodical. The pikes of  $O_2$  in the potentiometrical records were exactly synchronous with the  $CO_2$  bursts. It was demonstrated that the source of the variability in the respiratory quotient ( $R. Q.$ ) was a discontinuous release of  $CO_2$  from the pupal tracheal system. In *Pieris brassicae* each burst of  $CO_2$  was separated by 55—115 minutes, and in *P. rapae* by 112—150 minutes.

An examination of the interburst period revealed that it consists of many abbreviated respiratory cycles. Each of these microcycles lasted for 0.5—3 minutes, and at times terminated in a miniature burst of  $CO_2$ .

The frequency of bursts was a lesser one at low temperature.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,  
Institute of Zoology and Botany

Received  
June 28, 1976