

Лууле МЕТСПАЛУ, Ааре КУУЗИК, Энок СЕЙН

РИТМЫ СЕРДЦА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ВО ВРЕМЯ ДИАПАУЗЫ И АКТИВНОГО РАЗВИТИЯ

В развитии насекомых отмечается ряд ритмических и циклических изменений — суточные ритмы метаболизма, смена стадий развития, чередование диапаузы и периода размножения и другие. Эти изменения тесно связаны с экзогенными ритмами. Эндогенные ритмы — это чувствительные индикаторы, позволяющие проследить за физиологическим состоянием насекомого проспективно, т. е. еще до проявления изменений в его жизнедеятельности.

Чередование состояний покоя и активного развития, которое регулируется нейрогормональной системой, отражается в ритмах обмена веществ насекомого. Для оценки физиологического состояния насекомых пользуются целым комплексом физиологических показателей (уровень и ритмы дыхательного обмена, ритмы сердца и т. д.).

Число ударов сердца за единицу времени зависит от многих факторов. Частота сердцебиения у насекомых достигает 8—160 ударов в минуту. Сердце у молодых личинок пульсирует быстрее, у более старших медленнее. Частота пульсирования у личинок *Sphinx ligustri* первого возраста достигает 108, а у последнего возраста лишь 55 ударов в минуту (Jones, 1964). По данным некоторых авторов, перед окукливанием и во время куколочной стадии развития пульсирование наиболее медленное, а в стадии имаго ускоряется. Движение, питание и раздражение стимулируют работу сердца. Свое влияние на ритмы сердца оказывают также температура и химические вещества, например, под воздействием некоторых лекарств, солей, ядов, аминокислот и других ритмы ускоряются, причем эти фармакологические вещества влияют на деятельность сердца обычно через нервную систему. По имеющимся данным, важную роль в деятельности сердца играют гормоны. Более подробно изучено влияние секрета кардиальных тел на скорость сокращения и амплитуду сердца. Нейросекреторные клетки латеральных нервов участвуют в передаче гормональных влияний на сердце таракана (Тыщенко, 1976). Часто опыты проводили с неполностью изолированным сердцем или его частью. Но, как известно, разные части сердца могут пульсировать с различной частотой (Jones, 1964). В деятельности сердца куколок чередуются периоды активности и затишья, а по Т. Миллеру (Miller, 1979), такая ритмика свойственна всем куколкам. Выяснено, что сердце куколок *Bombyx mori* пульсирует очень слабо, аритмично и прерывается длительными периодами затишья. Аналогичные данные известны и в отношении куколок *Anopheles*. У *Valucella* сердце временно останавливалось на 8—9 дней (Jones, 1964). Надо отметить, что в литературе мало данных о сравнении ритмики сердца активных и диапаузирующих куколок. С учетом этого целью наших исследований было изучение ритмов сердца куколок разных видов чешуекрылых во время активного развития и в состоянии диапаузы. Кроме того, изучалась динамика деятельности сердца во время прекращения диапаузы у куколок капустной белянки при использовании аналогов ювенильного гормона (АЮГ).

Методика

Электрический сигнал (0,01—10 мВ), возникающий в организме насекомого, передается с помощью электродов из нержавеющей стали, введенных в область спинного сосуда, на усилитель биопотенциалов БУ-1. Для уменьшения шумов в кардиограмме, изучаемое насекомое находится в экранирующей алюминиевой коробке. Усиленный сигнал регистрируется самопишущими приборами. Один из них (Н 3020) служит для непрерывного регистрирования амплитуды и частоты импульсов сердца. Прибор Н 338 позволяет более точно проследить за формой кардиограммы. Этот прибор включается экспериментатором кратко-временно. Для регистрации частоты пульса служит также пересчетный прибор ПП-15А (куда сигнал поступает через триггер Шмидта) с амплитудным анализатором и печатающим устройством ЭУМ-23, которое печатает число импульсов, поступающих в пересчетный прибор в каждые 100 сек (рис. 1).

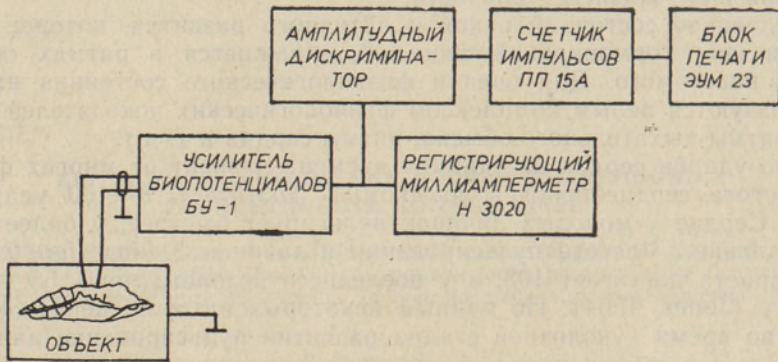


Рис. 1. Блок-схема для определения частоты ритмов сердца.

Результаты

На основе изучения ритмов сердца капустной белянки *Pieris brassicae* L., восковой огневки *Galleria mellonella*, озимой совки *Agrotis segetum* и хлопковой совки *Chloridea obsoleta* мы пришли к выводу, что сердце у развивающихся куколок бьется постоянно. Периоды затишья отсутствуют. Изменяются амплитуда и число ударов сердца, причем эти изменения довольно закономерны. Периоды с малыми амплитудами (до 0,5 мВ) и низкой частотой ударов (5—6 ударов в минуту) кратковременны и длятся обычно несколько минут. При использовании малого усиления удары сердца с незначительной амплитудой могут оставаться незарегистрированными и в результате возникают кажущиеся периоды затишья. Однако у развивающихся куколок капустной белянки уменьшения амплитуды не отмечалось. Изменялась только частота пульсирования. Иная картина наблюдалась у диапаузирующих куколок капустной белянки, у которых периоды активности с большим числом ударов сердца при высокой амплитуде чередовались с периодами затишья. Длительность периодов полного покоя превышала длительность периодов активного сердцебиения. Выяснилось, что сердце диапаузирующих куколок белянки в течение периода активности сокращается 60—80 раз за 100 сек. Период активности продолжается 10—20 мин,

после чего следует период затишья продолжительностью около 40 мин. Используя максимальное усиление во время периодов затишья, мы не обнаружили характерных для сердечных ритмов колебаний, а только нерегулярные колебания с незначительной амплитудой потенциалов (0,01 мВ). Во время активных периодов амплитуда систолы составляла 2—3 мВ. По окончании диапаузы в ритмах сердца начали появляться изменения, причем периоды затишья сократились, а иногда перебивались несколькими ударами сердца. Постепенно периоды покоя исчезали совсем.

Порог перехода куколок из диапаузы в состояние активного развития совпадает с уровнем потребления кислорода 150—200 мм³O₂/г/ч. Выяснилось, что повышение потребления кислорода и изменения в ритмах сердца между собой коррелируются. Были определены также ритмы сердца фартатного имаго (рис. 3).

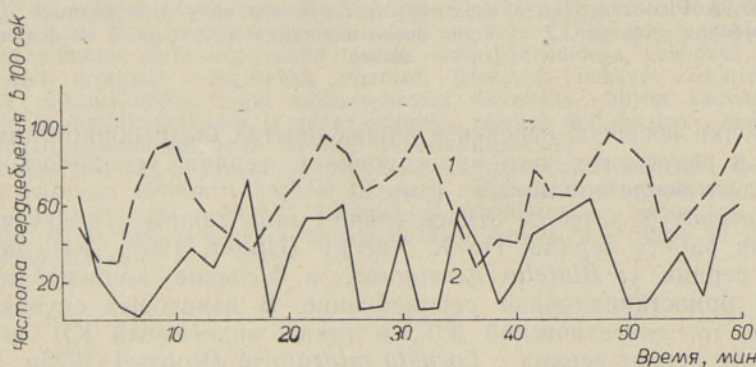


Рис. 2. Ритмы сердца развивающихся куколок восковой огневки. 1 — 3 дня после нанесения альтозара, 2 — контроль.

Нами сделана попытка применить экспресс-метод для предварительного испытания АЮГ, основанного на влиянии аналогов на общий обмен веществ. Предполагалось, что АЮГ стимулирует обмен веществ как непосредственно, действуя на дыхательные ферменты, так и косвенно, стимулируя рост тканей и процессы дифференцирования (Куузик, Когерман, 1979; Куузик и др., 1980; Метспалу, 1980). У диапаузирующих куколок капустной белянки интенсивность дыхания возрастала быстро (на 2—3-й день после аппликации ювеноида). Затем следовал некоторый спад уровня дыхания. Второй подъем происходил медленно и достигал максимума спустя 10—14 дней (Куузик и др., 1980). Параллельно с изучением обмена дыхания мы определяли влияние некоторых ювеноидов (альтозар, АЮГ-1979/5, тимилметилловый эфир гераниола) на ритмы сердца диапаузирующих куколок капустной белянки. Обнаружено, что высокоактивные ювеноиды (альтозар) вызывали существенное ускорение ритма сердца уже на 2—3-й день после аппликации, причем максимум сердечной деятельности совпадал с первым подъемом потребления кислорода, полностью исчезли периоды затишья и сердце пульсировало 80—150 раз за 100 сек. В течение последующей недели частота сокращения сердца уменьшилась (до 40—80 раз в 100 сек), совпадая с периодом уменьшения потребления кислорода. Периоды тишины не повторились (рис. 3). Частота пульсирования сердца увеличилась вновь через неделю. В то же время возросла интенсивность дыхания до 400 мм³O₂/г/ч. Это доказывает возможность реактивирования куколок капустной белянки с применением АЮГ. При сравнении ритмов сердца у искусственно и естественно закончивших диапаузу куколок обнаруживается большое сходство.

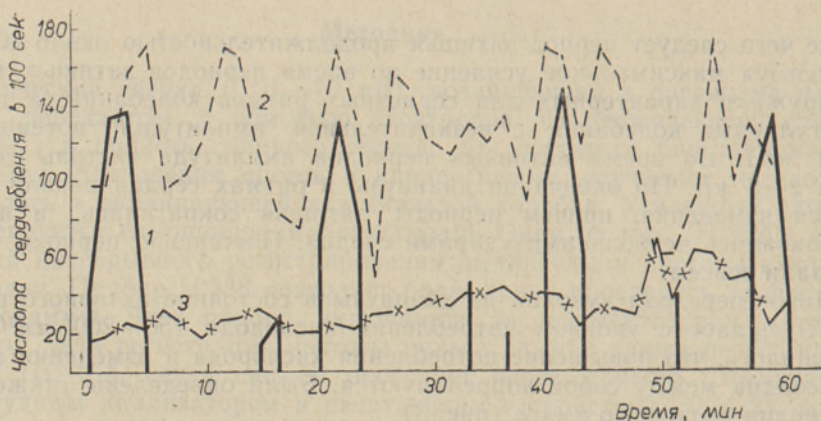


Рис. 3. Ритмы сердца диапаузирующих куколок капустной белянки. 1 — глубокая диапауза, 2 — 3 дня после нанесения альтозара, 3 — фартное имаго.

Куколки восковой огневки в наших опытах были обработаны альтозаром, в результате чего пульсирование сердца ускорилось уже на 2—3-й день после аппликации (рис. 2).

В литературе имеется относительно мало данных о действии ЮГ и АЮГ на работу сердца. По Х. Унгеру (Unger, 1957), ЮГ замедляет ритмы сердца у *Blatella germanica*, а большие концентрации ЮГ вообще приостанавливают сердцебиение. В некоторых случаях обнаружено, что синтетический ЮГ, а также эндогенный ЮГ вызывают ускорение ритмов сердца у *Locusta migratoria* (Roussel, 1975a, б). Влияние АЮГ на сердце проявляется лишь через несколько дней после аппликации, и поэтому его можно считать косвенным (Tuszynski и др., 1978a, б).

Из наших опытов следует, что АЮГ оказывает на сердце не прямое кардиотропическое действие, а косвенное, вызывая ускорение ритмов по мере реактивации диапаузы.

ЛИТЕРАТУРА

- Куузик А., Когерман А. Разнообразие эффектов, вызываемых аналогом ювенильного гормона у некоторых видов насекомых, и возможности их применения на практике. — Изв. АН ЭССР, Биол., 1979, 28, 314—325.
- Куузик А., Метспалу Л., Хийесаар К., Когерман А., Лээтс К., Халдре Ы., Рейма Т. Предварительная оценка биоактивности аналогов ювенильного гормона с использованием их прямого и косвенного действия на дыхательный обмен диапаузирующих куколок капустной белянки. — Изв. АН ЭССР, Биол., 1980, 29, 198—211.
- Метспалу Л. Прекращение кукольной диапаузы у капустной белянки воздействием ювеноида. — Изв. АН ЭССР, Биол., 1980, 29, 306—312.
- Тыщенко В. П. Основы физиологии насекомых. Л., 1976.
- Jones, J. C. The Circulatory System of Insects. — In: The Physiology of Insects, 1964, III, 2—167.
- Miller, T. Nervous versus neurohormonal control of insect heartbeat. — Amer. Zool., 1979, 19, 77—86.
- Roussel, M. Action cardiotrope de l'hormone juvénile en C_{17} (JH-II) chez *Locusta migratoria* L. — C. R. Acad. Sci., 1975a, 281, 1741—1744.
- Roussel, M. Action cardiotrope de l'hormone juvénile synthétique en C_{18} de *Hyalophora cecropia* chez *Locusta migratoria*. — C. R. Acad. Sci., 1975b, 280, 2579—2582.
- Tuszynski, J., Pleszewicz, K. Different aspects of the cardiac rhythm in the house cricket (*Acheta domestica* L.). — Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. sci. biol., 1978a, 26, 187—194.
- Tuszynski, J., Pleszewicz, K. Influence of sex hormones on the cardiac rhythm

in the house cricket (*Acheta domesticus* L.). — Bull. l'Acad. Polon. Sci., 19786, XXVI, 195—200.

Unger, H. Untersuchungen zur neurohormonalen Steuerung der Herztätigkeit bei Schaben. — Biol. Zentralbl., 1957, 76, 204—225.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
14/1 1982

Luule METSPALU, Aare KUUSIK, Enok SEIN

MÖNEDE DIAPAUSIS JA ARENEVATE LIBLIKALISTE NUKKUDE SÜDAMERÜTMID

Uurimusest ilmneb, et suure kapsaliblika (*Pieris brassicae* L.), vahaleediku (*Galleria mellonella*), oraseõölase (*Agrotis segetum*) ja puuvillaõölase (*Chloridea obsoleta*) arenevate nukkude süda lööb pidevalt, muutub ainult amplituud. Diapausis nukkudel vahelduvad südamerütmide aktiivsuserioodid täielike vaikusperioodidega, kusjuures viimased on esimestest tavaliselt märgatavalt pikemad. Diapausis nukkude reaktiveerumisel muutub ka südamerütmika: algul vaikusperioodid lühenevad, hiljem kaovad hoopis. On esitatud ka hapnikutarbimise ja südamerütmika vaheline korrelatsioon: mida madalam on hingamisintensiivsus, seda pikemad on vaikusperioodid.

Katsetest selgus ka, et juvenoidid mõjutavad südamerütmikat oluliselt: kolm päeva pärast juvenoididega töötlemist kadusid diapausis nukkudel vaikusperioodid ja nende süda löi nagu arenevatel nukkudel. Edaspidi südamelöökide arv mõnevõrra vähenes, kaks nädalat hiljem aga sarnanes arenevate nukkude omaga, mis näitab, et juvenoidid olid lõpetanud diapausi.

Luule METSPALU, Aare KUUSIK, Enok SEIN

CARDIAC RHYTHMS IN DIAPAUSING AND DEVELOPING PUPAE OF SOME BUTTERFLY SPECIES

On the basis of the study of cardiac rhythms in developing pupae of *Pieris brassicae* L., *Galleria mellonella*, *Agrotis segetum*, and *Chloridea obsoleta*, a conclusion was drawn that their heartbeat pattern is regular, without any stopping periods, only the heartbeat amplitude and the number of heartbeats per 100 sec change rather regularly. In the developing pupae of *Pieris brassicae* a reduction of the amplitude was not recorded, only the frequency of systoles changed. In the diapausing pupae of *P. brassicae*, however, the cardiac rhythm was entirely different: the periods of the high frequency and wide amplitude of heartbeats were punctuated by periods of complete stopping, and the latter were of a considerably longer duration. At the end of the diapause, the stopping periods became shorter, and gradually they disappeared altogether.

It appeared that the active juvenoids (such as altozar) caused an acceleration in the cardiac rhythms already in 2—3 days after the treatment, while the maximum coincided with the increase of O₂ consumption. The stopping periods disappeared completely. In the course of the following week, the cardiac rhythms slowed down, but no stopping periods were recorded. From that week on, however, the cardiac rhythms accelerated, being similar to those of the developing pupae. The developing pupae of *Galleria mellonella* were treated with altozar, as a result of which the rate of pupae heartbeats increased already in 2 days after treatment.