

возникает гиперполяризация [6]. Возможно, что подобное торможение соответствует обнаруженному нами тормозному эффекту гемолимфы при несовпадении условных раздражителей у доноров и реципиентов. Следовательно, нейрогуморальное звено может включать в себя три фактора: два облегчающих и один тормозной, т.е. организовано более сложно, чем предполагали предыдущие исследователи, постулировавшие существование одного облегчающего фактора. Специфичность по отношению к условному раздражителю облегчающего влияния гомогенатов мозга была показана для позвоночных животных [7–10]. Нами этот факт впервые получен на моллюске и может быть расценен как наличие филогенетически единого нейрогуморального звена со специфическим элементом в механизме замыкания временной связи.

Научно-исследовательский
институт экспериментальной медицины
Академии медицинских наук СССР,
Ленинград

Поступило
30 XI 1984

ЛИТЕРАТУРА

1. Вартанян Г.А., Лохов М.И., Степанов И.И., Шаулкина О.В. – ДАН, 1982, т. 267, № 6, с. 1504–1508.
2. Ашмарин И.П., Кругликов Р.И. – Нейрохимия, 1983, т. 2, № 3, с. 327–341.
3. Dyal J.A. In: Biology of memory. Budapest: Acad. Kiado, 1971, p. 145–159.
4. Степанов И.И. – Физиол. человека, 1983, т. 9, № 4, с. 686–689.
5. Walters E.T., Byrne J.H. – Science, 1983, vol. 219, № 4583, p. 405–408.
6. Walters E.T., Byrne J.H. – Brain Res. 1983, vol. 280, № 1, p. 165–168.
7. Dyal J.A., Golub A.M. In: Molecular approaches to learning and memory. N.Y.; L.: Acad. Press, 1970, p. 275–284.
8. Domagk G.F., Zippel H.P. In: Chemical transfer of learned information. Amsterdam – L.: North-Holland Publ. Comp., 1971, ch. 10, p. 183–198.
9. Ungar G., Irwin L.N. – Nature, 1967, vol. 214, № 5087, p. 453–455.
10. Oden B.G., Clohisy D.J., Francois G.R. – Psychol. Record, 1982, vol. 32, p. 281–290.

УДК 591.185.2 : 595.76

ФИЗИОЛОГИЯ

Л.И. ФРАНЦЕВИЧ, И.Д. ШУМАКОВА

АРЦЕЛЛЯРНЫЙ ХОРДОТОНАЛЬНЫЙ ОРГАН У ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA)

(Представлено академиком Е.М. Кренсом 23 X 1984)

Хордотональный орган представляет собой группу механорецепторных клеток, прикрепленных к неподвижному участку кутикулы и соединенных связкой с другим, отдаленным участком кутикулы, подвижным относительно первого. Рецепторы измеряют деформацию, вызываемую упругим растяжением или сокращением связки. Хордотональные органы обслуживают различные сочленения и суставы. Хорошо исследован хордотональный орган в бедре у прямокрылых и таракановых насекомых [1–3]. У тараканов, богомолов, палочников, сверчков, в некоторых ногах кобылок и кузнечиков рецепторная часть органа прикреплена в основании бедра, а длинная связка – к верхней головке голени (у прямокрылых) или к сухожилию мускула-разгибателя голени (у таракановых). На большом протяжении связка склеротизована и напоминает струну. При вращении голени в суставе с бедром изменяется расстояние от рецепторной части органа до

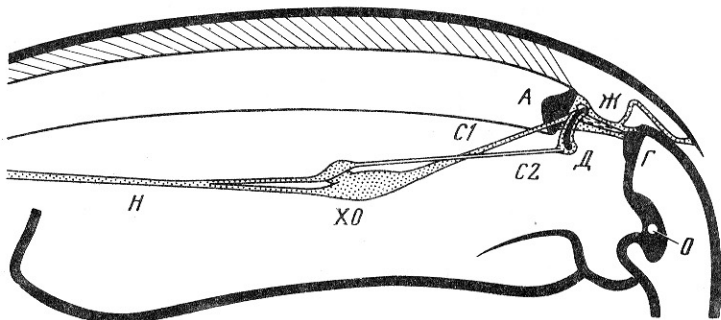


Рис. 1. Схема строения хордотонального органа в бедре кравчика. А — аподема разгибателя, Г — головка голени, Д — дужка, Ж — сухожилие разгибателя, Н — нерв хордотонального органа, О — ось вращения сустава бедро—голень, С1 — связка, соединенная с сухожилием, С2 — связка, соединенная с дужкой, ХО — хордотональный орган

головки голени и, следовательно, длина связки. В отдельных случаях рецепторная часть органа смещена дистально.

Сходное строение имеют бедренные хордотональные органы у многих жесткокрылых из подотряда Polyphaga. Связка у жуков прикреплена к сухожилию разгибателя голени. Дальнейшее усложнение бедренного хордотонального органа выражается в разделении рецепторной части органа на две группы клеток и в удвоении проксимальной части связки [4]. Вероятно, ветви связки имеют разные вязко-упругие свойства, а соответствующие группы рецепторов — неодинаковые динамические характеристики. Функциональная специализация бедренного хордотонального органа следует за морфологической специализацией связочного аппарата. Мы обнаружили вначале у пластинчатых, а затем и у некоторых других жуков крайне специализированный бедренный хордотональный орган; одна его часть имеет свойства механического усилителя амплитуды смещений и, более того, фильтра верхних частот. Мы опишем строение бедренного хордотонального органа на примере кравчика *Lethrus apterus* Laxm. (Scarabaeidae, Geotruperinae, Lethrini).

Состав бедро—голень у кравчика мышечковый, одноосный; расстояние от оси до места крепления сухожилия разгибателя около 500—700 мкм, что в 10—12 раз меньше длины голени. Плоская аподема мышцы-разгибателя заканчивается склеротизованной воронкой, от которой отходят две ветви сухожилия к головке голени. Рецепторная часть бедренного хордотонального органа прикрепляется к передней стенке бедра на уровне дистальной трети его длины. Она состоит из двух групп сколопидиев на уровне дистальной трети его длины. Она состоит из двух групп сколопидиев. Нижняя группа соединена лентовидной связкой непосредственно с передней ветвью сухожилия. Длина связки в передней ноге составляет около 1100 мкм для сустава, согнутого под прямым углом, и изменяется на 9—10 мкм при изменении угла на -1° . Верхняя, меньшая группа сколопидиев соединена нитевидной связкой с особым образованием — дужкой (arcus). Хитиновая дужка длиной 250 мкм огибает переднюю ветвь сухожилия спереди сверху и прикрепляется к сухожилию в месте расхождения его ветвей. К нижнему, свободному концу дужки прикрепляется нитевидная связка (рис. 1).

При малейшем толчке голени свободный конец дужки отскакивает в сторону смещения сухожилия, буквально как стрелка вольт-метра, и медленно возвращается в новое статическое состояние, соответствующее измененному положению голени. Мы измеряли движение дужки в изолированном препарате ноги кравчика, помещенном в физиологический раствор. В кутикуле вырезали окно над

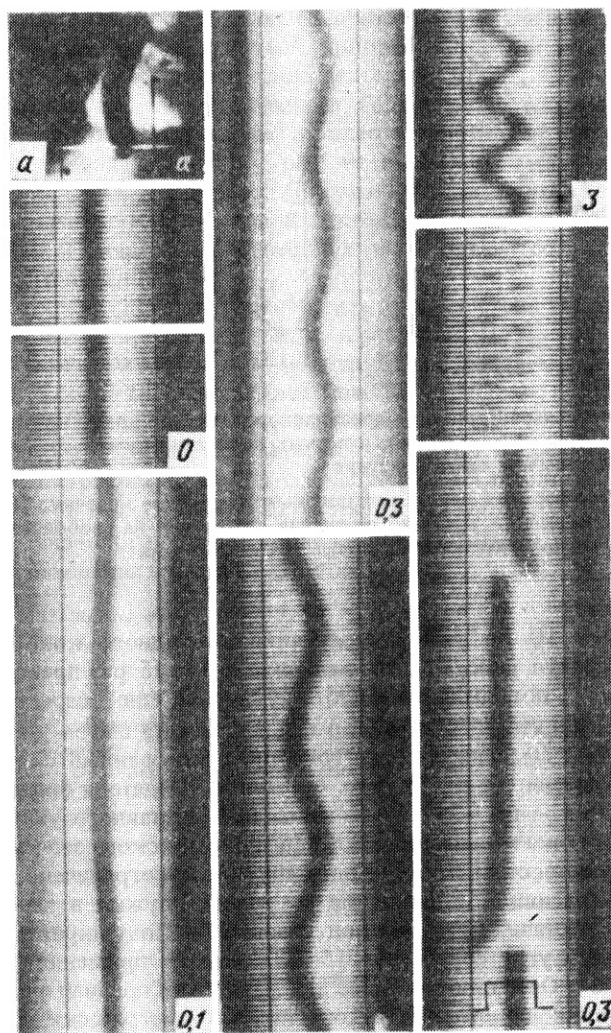


Рис. 2. Телевизионная демонстрация движений дужки у кравчика. В контрастном изображении дужки выделена строка (*a-a*); осциллограммы – движение дужки вдоль строки в ответ на колебания голени с размахом $0,4^\circ$ с указанной частотой, Гц

дужкой и наблюдали ее движения в микроскоп. Движения голени возбуждали генератором механических колебаний (генератор Г6-27, усилитель и измерительный механизм самописца Н338-1П, полоса частот 0–150 Гц). Амплитуду движений дужки измеряли окуляр-микрометром; с помощью второго микроскопа с микрометром контролировали амплитуду колебаний генератора. Для демонстрации движений дужки на первый микроскоп устанавливали миниатюрную телекамеру "Электроника-Л150". Изображение дужки на экране телевизора ориентировали так, чтобы свободный конец дужки начался вдоль строки развертки. Одну строку выделяли шелевой диафрагмой и с помощью фоторегистратора ФОР-2 снимали положение дужки на строке на непрерывно протягиваемую киноплёнку (рис. 2).

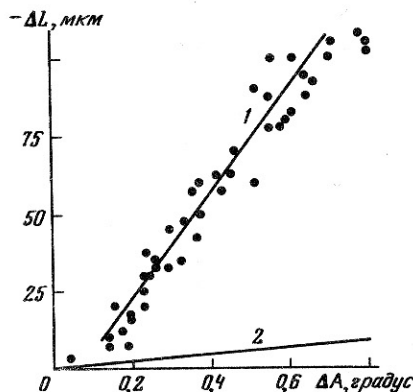


Рис. 3. Амплитудная характеристика арцеллярного аппарата кравчика. ΔA — размах колебаний сустава бедро—голень; ΔL — размах ответных колебаний дужки. 1 — характеристика на частоте 10 Гц. 2 — статическая характеристика

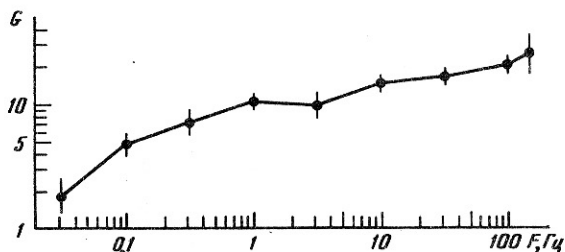


Рис. 4. Фильтрация верхних частот арцеллярным аппаратом кравчика. F — частота колебаний голени; G — механическое усиление смещений сухожилия на свободном конце дужки. Риска показывает 95%-ный доверительный интервал. 101 регистрация

На частоте 10 Гц размах колебаний свободного конца дужки составляет 150–170 мкм/градус (рис. 3). Эта величина в 12–15 раз превосходит статическую характеристику. С повышением частоты усиление еще возрастает, вплоть до предельных для стимулятора 150 Гц. Нормальная частота шагов у кравчика 2 с^{-1} . В ответ на ступенчатое смещение дужка совершает мгновенный скачок и возвращается с постоянной времени 0,4–0,5 с (рис. 4). Для наблюдателя более наглядны угловые отклонения дужки — до -25° на 1° изменения суставного угла при частоте 10 Гц, но эта характеристика не имеет прямого физиологического значения для насекомого.

Свободное пространство для движений дужки ограничено, поэтому в мертвом препарате при пассивной стимуляции колебания дужки в максимальной степени проявляются в суставе, согнутом под углом 75° . Полуширина зависимости усиления от суставного угла составляет $15\text{--}20^\circ$. Мы не применяли колебаний голени, больших $0,5\text{--}0,6^\circ$. Очевидно, в норме аппарат дужки призван измерять прежде всего быстрые изменения напряжения сухожилия в изометрически сокращенной мышце при фиксированном положении голени, например, во время движения в плотном субстрате.

Несомненно, фильтрация верхних частот аппаратом дужки связана с вязкоупругим соединением дужки и сухожилия. В динамической фазе дужка усиливает смещение сухожилия, сохраняя знак смещения и действуя как рычаг второго рода. Детали соединения, обеспечивающего динамическое усиление, пока не ясны.

Бедренные хордотональные органы одинаково устроены и работают во всех ногах и у самцов, и у самок. Такие же бедренные хордотональные органы, как у кравчика, имеют хрущи, например *Melolontha*, *Amphimallon*, бронзовки *Cetonia*, *Potosia*, жуки-носороги *Pentodon*. У навозников *Geotrupes* широкая связка из полутора десятков волокон соединена с дужкой по всей длине последней. У настоящих навозников из нескольких подсемейств наблюдаются три связки (*Aphodius*, *Copris*, *Gymnopterus*). У рогачей *Lucanus cervus* L., *Dorcus paralleloripedus* L. (*Lucanidae*) свободный конец дужки направлен не вниз, а вбок. Дужка обнаружена в коллекционном экземпляре сахарного жука *Passalus punctiger* Serv. (*Passalidae*). Таким образом, арцеллярный бедренный хордотональный орган харак-

терен для надсемейства пластинчатоусых (Scarabaeoidea). Очевидно, у сахарных жуков, навозников и кравчиков сложный проприоцепторный аппарат послужил преадаптацией к строительной и скульптурной деятельности.

Кроме того, такие же, как у кравчика, бедренные хордотональные органы обнаружены нами у златок (Buprestidae). Более примитивные арцеллярные хордотональные органы (односвязочные) с тем же свойством механического усилителя верхних частот имеются у коровок (Coccinellidae) и жуков подотряда Aderphaga: плавунцов (Dytiscidae), скакунов и настоящих жужелиц (Cicindelinae, Carabidae). У плавунцов и скакунов рецепторная часть органа сохраняет примитивное расположение в основании бедра.

Конвергентное возникновение рецепторных органов столь высокой сложности и из одних и тех же частей представляется невероятным. Поэтому мы вправе связать общностью происхождения жуков подотряда Aderphaga с частью семейства подотряда Polyphaga (коровки, златки, все пластинчатоусые), отделив последних соответственно от листоедов, шелкоунов, водолюбов и карапузиков, с которыми их нередко сближают, но которые, как выяснилось, имеют бедренный хордотональный орган с обычным строением. Жуков с арцеллярным аппаратом мы предлагаем объединить в группу скрытнодужечных (Cryptarcellata gr. nov.).

Морфология, физиология, биомеханика, пути эволюции арцеллярного аппарата будут подробно освещены в отдельных публикациях.

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена
Академии наук УССР, Киев

Поступило
29 X 1984

ЛИТЕРАТУРА

1. Usherwood P.N.R., Runion H.I., Campbell J.I. — J. Exp. Biol., 1968, vol. 48, № 2, p. 305–323.
2. Brodfuehrer P., Fournier C.R. — Comp. Biochem. Physiol., 1983, vol. 74A, № 1, p. 169–174.
3. Bässler U. Neural basis of elementary behavior in stick insects. B.: Springer, 1983. 169 p.
4. Debaisieux P. — Cellule, 1938, vol. 47, p. 77–202.