

ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АРЦЕЛЛЯРНОГО ХОРДОТОНАЛЬНОГО ОРГАНА В БЕДРЕ У ЖУКОВ

И. Д. Шумакова

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, Киев

В наших предыдущих работах был впервые описан бедренный хордотональный орган (БХО) с дужкой (arcellus), который выполняет функцию сухожильного проприоцептора [1, 2]. Арцеллярный БХО характерен примерно для $1/3$ семейств жесткокрылых и не был обнаружен у представителей других восьми отрядов насекомых [3]. Напоминаем, что обычный БХО, который имеется у всех насекомых, представляет собой группу механорецепторных сенсилл, сколопидиев, прикрепленных к гиподерме бедра и соединенных связкой с голенью или с сухожилием мышцы — разгибателя голени. Рецепторы измеряют деформацию, вызываемую изменением натяжения связки.

В большинстве отрядов насекомых, в том числе и у жесткокрылых, БХО разделен на две неравные части, связки от которых идут рядом и крепятся дистально в одной и той же точке [4]. Мы наблюдали у жуков из подотряда Aderphaga крепление общей связки к концу подвижного склерита, дужки, который опосредует соединение сухожилия и связки. У жуков с арцеллярным БХО из подотряда Polyphaga происходит разделение связок: связка от меньшей группы рецепторов идет к концу дужки, а от большей — непосредственно к сухожилию. Особенность дужки как механического усилителя заключается в том, что в ответ на слабые высокочастотные напряжения, возникающие в области сухожилия по различным причинам, незакрепленный конец дужки отклоняется дистально, растягивая свою связку, что увеличивает чувствительность соединенных с ней рецепторов к этим раздражениям.

Мы попытаемся объяснить, как хитиновая дужка оказалась внутри полости тела жука, почему она поворачивается и за счет чего достигаются функциональные различия между частями БХО.

Для работы использовали следующих жуков: кравчика *Lethrus apterus* Latm., жужелицу *Carabus cancellatus* Ill., скакуна *Cicindela maritima* Latr., коровку *Coccinella septempunctata* L. Нору усыпленного жука отрезали у основания бедра и удаляли часть голени. Препарат помещали в 2.5%-ный глутаральдегид на фосфатном буфере, рН 7.3, на 2—3 ч, постфиксировали в течение $1\frac{1}{2}$ ч в 1%-ном растворе тетроксид осмия на том же буфере, обезвоживали в градуированной серии спиртов, помещали в абсолютный ацетон и заливали в Эпон-812. Выполняли серии продольных и поперечных полутонких (1—1.5 мкм) срезов бедра, часть из которых окрашивали толуидиновым синим. Были также использованы тотальные препараты БХО жужелицы *Anthia mannerheimi* Chd., жука-олени *Lucanus cervus* L. и скарабея *Scarabaeus transcaspicus* Stalfa. Препараты антии и жука-олени были изготовлены до получения Красной книги СССР, в которую эти жуки включены (1984 г.). Препараты исследовали в световом микроскопе МБИ-11 с использованием фазового контраста.

На рисунке (см. вкл. II) показаны особенности строения арцеллярного БХО у различных жуков. Сухожилие (Сж) мышцы-разгибателя голени (М) идет от чашевидного дистального конца аподемы этой мышцы (АМ) к головке голени (ГГ). От сухожилия отходит дужка (Д), прямая у скакунов и жужелиц (см. рисунок, а, б, в), дугообразная, круглая в сечении у скарабеид (г) и пластинчатая с зубренным краем у коровок (д). У плотоядных жуков (а, в)

к концу дужки идет одна общая связка (C), а у разноядных (d) одна связка (C_1) идет к сухожилию, а вторая (C_2) — к краю дужки.

Как мышечная аподема, так и дужка являются хитиновыми образованиями и не могли возникнуть без связи с внешним скелетом насекомого. Внутри сухожилия разгибателя голени у многих насекомых наблюдается продольный канал от голени к мышечной аподеме, который представляет собой впячивание гиподермы голени сквозь сухожилие и далее разрастается в мощную аподему мышцы. У жуков с дужкой такой канал-впячивание проходит и к основанию дужки (см. рисунок, *в*, внутри окружности). На срезах крупных жуков внутри дужки видна полость ($г$, $Д$).

У анарцеллярных жуков дистальная треть общей связки БХО, которая крепится к сухожилию разгибателя голени, нередко содержит кутикулярный стержень, особенно в случае базального положения рецепторов [3]. У других насекомых, например у прямокрылых, длинная связка БХО, проходящая от головки голени до основания бедра, имеет в дистальной части кутикулярную аподему.

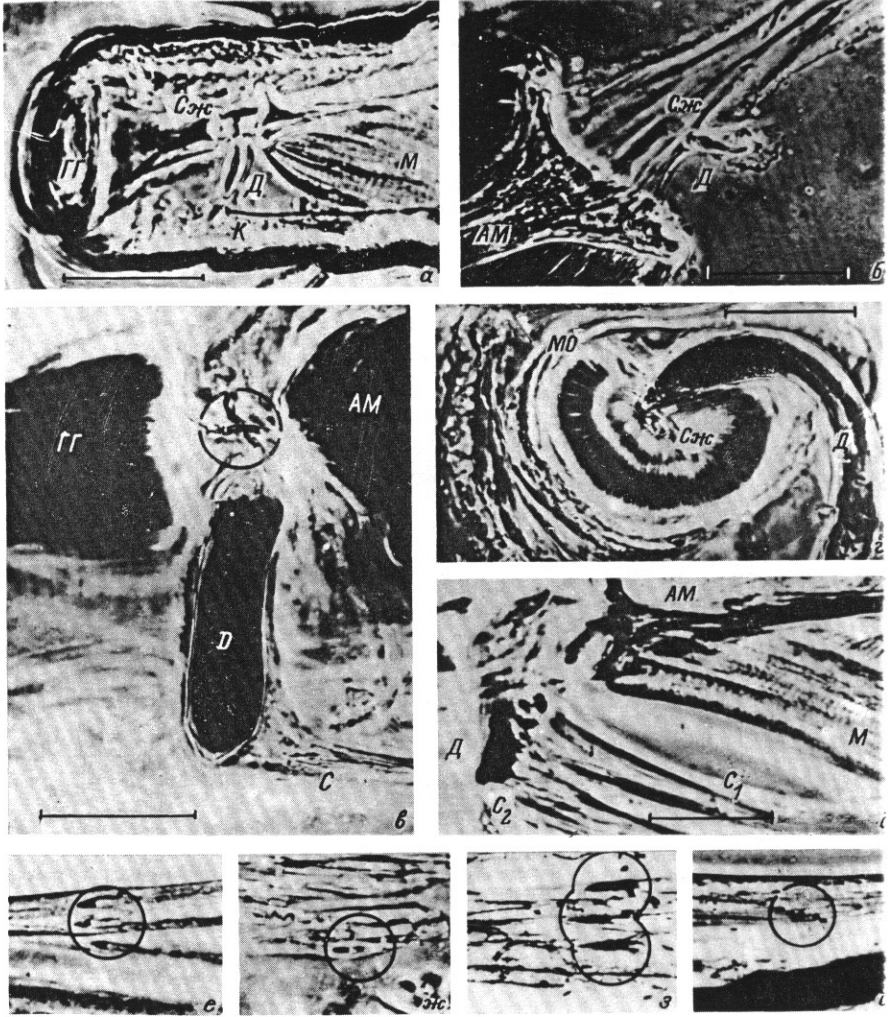
Мы предполагаем, что кутикулярный стержень в связке БХО у анарцеллярных насекомых и дужка имеют общее происхождение и образованы впячиванием внешней кутикулы.

На поперечном срезе через бедро кравчика (см. рисунок, *г*) видно, что пластины, образующие сухожилие, связаны между собой подобно страницам раскрытой книги с корешком в дорсальном положении. Сухожилие и дужка одеты общей мягкой оболочкой ($МО$), которая соединяется с мышечной аподемой. Область крепления основания дужки очень невелика. Трудно допустить возникновение анизотропии между практически параллельными соседними ламеллами и неодинаковое смещение двух точек основания дужки, что могло бы обусловить поворот дужки как некоторого рычага. Мы можем высказать предположение, что при действии силы на систему голень—сухожилие—аподема — мышца возникает упругая деформация чашеобразного основания мышечной аподемы: тонкие края чаши изгибаются сильнее, чем середина, форма чаши становится более плоской. При этом связанная с аподемой общая оболочка сместит область дужки, несколько удаленную от основания, проксимальнее, чем сместится ее основание на сухожилии. Свободный же конец изогнутой дужки переместится в противоположном направлении как длинное плечо рычага. Возможно, сухожилие также принимает участие в этом процессе, но, по нашим наблюдениям, после осторожного удаления оболочки усилительный эффект дужки утрачивается.

На рисунке, *е—и* (внутри окружностей) показаны сколопидии в связках БХО у различных жуков в одном масштабе. У огромного жука-олени (*з*), гигантской жужелицы антии (*е*), крупного жука-кравчика (*ж*) сколопидии заметно больше, чем у маленькой коровки (*и*). Различаются они также по форме шапочек.

Что касается различий между двумя частями БХО у одного насекомого, то здесь структурные и функциональные особенности тесно связаны. У анарцеллярных насекомых [4], а также у жуков с общей для двух частей БХО дужечной связкой в большей части органа сколопидиев много (у антии до 30) и они более мелкие, а в малой части их несколько (у антии 4) и они крупнее. Кроме того, у кузнечика *Decticus* в одной из связок БХО была обнаружена трубка с толстыми стенками из хитиноидного вещества, которая может влиять на способность к ответу этой части органа [5].

Если связки полностью разделены, то они имеют разные передаточные свойства благодаря аппарату дужки [2]. Сколопидии из двух частей БХО в этом случае очень похожи по размеру и форме, хотя их количество различно. При раздельной стимуляции каждой из связок БХО скарабея не наблюдали очевидных различий по типу физиологического ответа.



Детали строения арцеллярного БХО у жуков.

а — продольный срез бедра *Cicindela*; *б* — аподема, сухожилие и дужка на продольном срезе бедра *Saga*; *в* — тотальный препарат дужки *Anthia*, показаны трубчатые инвагинации у основания дужки; *г* — область крепления дужки к сухожилию на поперечном срезе бедра *Lethrus*, видна радиально-пластинчатая структура сухожилия; *д* — отхождение связок у *Coccinella*; *е-и* — сколопидии (внутри окружностей) у *Anthia*, *Lethrus* (*ж*), *Lucanus* (*з*), *Coccinella* (*и*). *Д* — дужка; *С*, *С*₁, *С*₂ — связки БХО; *М* — мышца-разгибатель голени; *АМ* — аподема этой мышцы; *Сжс* — сухожилие этой мышцы; *МО* — мягкая оболочка, общая сухожилиям и дужкам; *ГГ* — головка голени. Масштаб: *а-г* — 100, *д-и* — 50 мкм.

Таким образом, разделение функций между частями БХО может обеспечиваться различиями между рецепторами, различием вязкоупругих свойств связочного аппарата и различием в биомеханике передачи стимула.

Автор приносит благодарность сотрудникам лаборатории эволюционной морфологии рецепторов Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР за помощь в освоении методики.

Список литературы

- [1] Францевич Л. И., Шумакова И. Д. Арцеллярный хордотональный орган у жесткокрылых (Coleoptera) // ДАН СССР. 1985. Т. 282, № 2. С. 469—473. — [2] Францевич Л. И., Шумакова И. Д. Биомеханика арцеллярного аппарата в хордотональном органе у жесткокрылых. (Insecta, Coleoptera) // Сенсорные системы. 1987. Т. 1, № 1. С. 39—46. — [3] Францевич Л. И., Шумакова И. Д. Эволюция структуры и функции арцеллярного аппарата у жесткокрылых (Coleoptera) // Энтомологическое обозрение. 1987. Т. 66, № 4. С. 735—745. — [4] Debaïsieux P. Organes scolopidiaux des pattes d'insectes. II // La Cellule, 1938. Vol. 47. P. 77—202. — [5] Theophilidis G. The femoral chordotonal organs of *Decticus albifrons* (Orthoptera; Tettigoniidae). I Structure // Comp. Biochem. Physiol. 1986. Vol. A84, N 3. P. 529—536.

Поступило 24 V 1989

HISTOLOGICAL INVESTIGATION OF THE ARCELLAR CHORDOTONAL ORGAN IN THE FEMUR OF SOME BEETLES

I. D. Shumakova

Institute of Zoology, Ukrainian SSR Academy of Sciences, Kiev

SUMMARY

Arcellar femoral chordotonal organs (FCO) of beetles (7 species) were studied by the methods of light microscopy. Arcellus and the chitinous rod in the chordotonal ligament of unarcellar insects are supposed to have common origin and to be formed by the external cuticle invagination. Hypothetical mechanism of arcellus turning is proposed. Scolopidia of two parts of the FCO usually differ in size and number. In arcellar beetles, if FCO's ligaments are completely bifurcated, they have different transfer characteristics. In this case scolopidia in both parts have similar appearance.
