

**СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЛИЧИНОК
ЖУКОВ-ДРОВОСЕКОВ (COLEOPTERA, CERAMBYCIDAЕ)**

Л. М. СЕМЕНОВА и М. Л. ДАНИЛЕВСКИЙ

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
Академии наук СССР (Москва)

Наибольшая длина кишечника отмечена для личинок Cerambycinae, что, по-видимому зависит от малой усвояемости пищи. Наиболее короткий кишечник обнаружен у личинок подсемейства Laminae, что связано с употреблением в пищу более питательной свежей древесины. Гистологическое строение эпителия средней кишки у всех личинок дровосеков сходно с таковым личинок насекомых сапрофагов из других семейств. Специфическим приспособлением к питанию древесиной можно считать наличие складок эпителия, образующих полости, заполненные секретом, и крипт где, по всей вероятности, размножаются симбиотические бактерии. Приспособлением к обитанию в очень сухой древесине является сильное развитие задней кишки у личинок подсемейства Cerambycinae. Наоборот, у личинок Laminae, для которых характерно развитие во влажной среде, задняя кишка короткая.

Большинство личинок дровосеков — ксилофаги. Представители примитивных групп питаются разлагающейся древесиной, прогрессивных — живыми тканями растений. Например, личинки подсемейства Parandrinae, Prioninae, Lepturinae развиваются в разрушенной древесине, где и питаются ее разлагающимися частицами. Личинки подсемейства Aseminae, Cerambycinae питаются отмершей, но еще слабо разложившейся древесиной. Личинки многих видов подсемейства Laminae развиваются в свежееотмершей или еще живой древесине. Задача настоящей работы — изучение строения кишечника личинок представителей перечисленных таксонов в связи со спецификой их питания.

Объектами исследования служили личинки дровосеков, собранные в лесах разных районов СССР: подсемейство Prioninae: *Megopis scabricornis* Scop.— Краснодарский край, Убинская, в гнилом стволе ольхи; подсемейство Lepturinae: *Leptura dubia* Scop.— в сосновых пнях — там же; *Strangalia thoracica* Creutz.— Тувинская АССР, Иштии-Хем, в гнилом стволе березы; подсемейство Disteniinae: *Distenia gracilis* Bless — Приморский край, заповедник Кедровая Падь, под корой отмерших корней чозени; подсемейство Aseminae: *Crioccephalus rusticus* L.— Тувинская АССР, Иштии-Хем, в мертвой древесине кедра; подсемейство Cerambycinae: *Xylotrechus rusticus* L.— Тувинская АССР, Иштии-Хем, в древесине мертвого тополя; *Stromatium barbatum* F.— Индия, Дехрадун; подсемейство Laminae: *Saperda alberti* Plav.— Тувинская АССР, Иштии-Хем, под корой мертвого тополя.

Для исследований взяты активно питавшиеся личинки последнего возраста. Живых личинок анестезировали эфиром и вычленили кишечник. Для гистологических исследований кишечник при извлечении из полости тела обильно поливали жидкостью Буэна и затем сразу помещали в этот фиксатор. Фиксированный материал несколько раз промывали в 70°-ном спирте, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации, в метилбензоате, просветляли в бензоле и заливали в парафин. Срезы изготовляли толщиной 7—8 мкм. Окраска — железным гематоксилином по Гайденгайну, гематоксилином Карачи и азановым методом по Гайденгайну.

Сборы материала и анатомические описания строения кишечника личинок усачей проделаны М. Л. Данилевским, а гистологические исследования — Л. М. Семеновой.

Еще Дюфур (Dufour, 1843) описал кишечник личинок дровосеков ряда видов. Позднее строение кишечника было описано у *Tetropium gabrieli* Weise. (Escherich, 1929), *Acanthocinus aedilis* L. (Kontkanen,

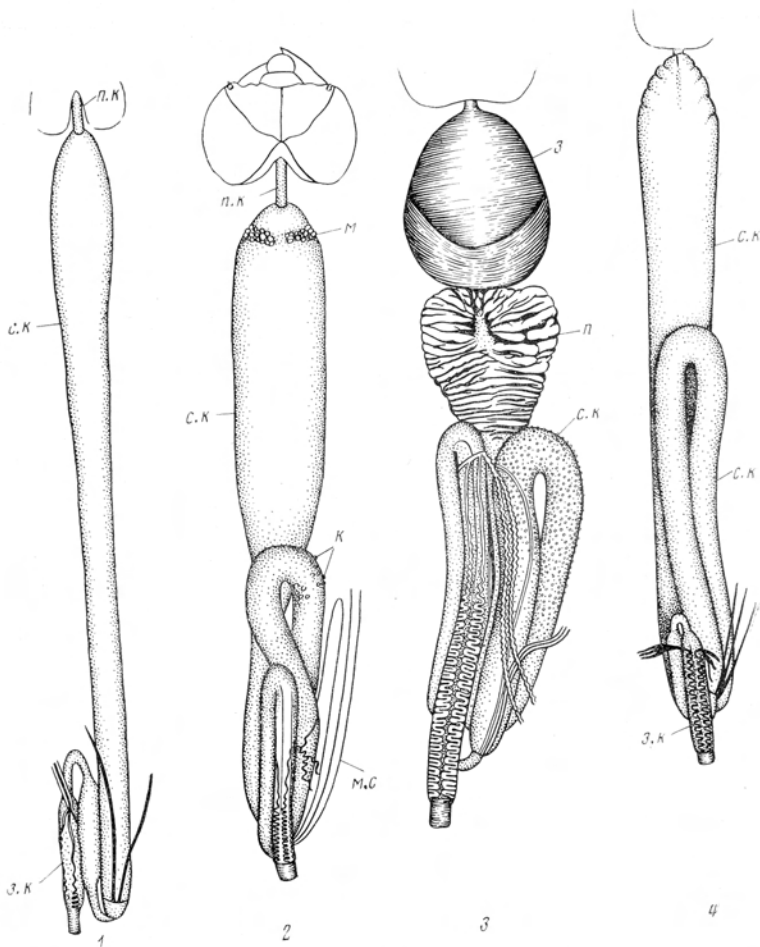


Рис. 1. Кишечники личинок дровосеков

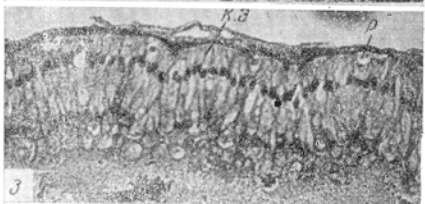
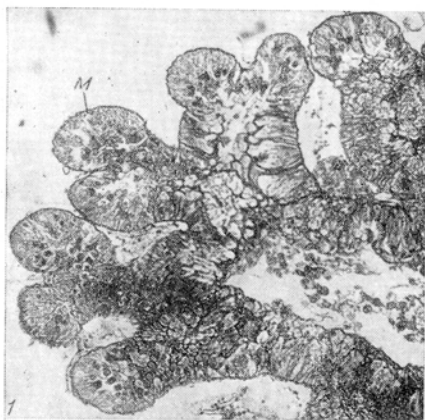
1 — *Distenia gracilis*, 2 — *Leptura dubia*, 3 — *Stromatium barbatum*, 4 — *Saperda scalaris*;
п. к — передняя кишка, с. к — средняя кишка, з. к — задняя кишка, з — зуб, п — провен-
трикулус, м — мицетомы, к — крипты, м. с — мальпигиевы сосуды

1932), *Leptura cordigera* Füssly (Bugnion, 1933), *Prionus laticollis* Drury (Benham, 1970) и *Ergates faber* L. (Dajoz, 1970). Данилевским (1976) описано строение кишечника у 55 личинок разных видов.

Личинки дровосеков имеют кишечный тракт, длина которого у большинства видов в 2—3 раза превосходит длину тела (рис. 1, 1, 2, 3, 4). В полости тела кишечник обычно образует четыре изгиба. У личинок подсемейства *Disteniinae* он короче (рис. 1, 1) и делает два изгиба.

Передняя кишка у большинства личинок имеет вид гладкой узкой трубки. Только у представителей 2 родов подсемейства *Сегамбусинае* (*Stromatium barbatum* и *Hesperophanes sericeus* F.) и у некоторых *Prioniinae* в передней кишке выделяются зуб и проventрикулус (рис. 1, 3) (Mansour, Mansour-Bek, 1933; Данилевский, 1976),

Зуб — объемистое расширение заднего отдела пищевода. В задней части зоба две поперечные складки, отделяющие проventрикулус. У видов, имеющих зуб, последний окружен очень толстым мышечным слоем. Кутикулярная интима эпителия просвета передней кишки у всех личинок толстая и бесструктурная. У видов, имеющих проventрикулус,



кутикулярная интима образует поперечные ряды микроскопических шпиков. У *S. barbatum* шпики очень крупные, заметные и на внутренней поверхности зоба. Выходное отверстие провентрикулуса с многочисленными эпителиальными складками и мощным мышечным сфинктером. В зобе и провентрикулусе происходит интенсивное измельчение пищевых частиц. В провентрикулусе у *S. barbatum* обычно находятся крупные частицы древесины, а непосредственно за кардиальным клапаном в средней кишке — сильно измельченные. Эпителий передней кишки кубический, ядра округлые, границы клеток хорошо различимы.

Средняя кишка у всех личинок дровосеков длинная и делится на два отдела. Передний отдел короткий, сильно расширен или собран в глубокие складки. У личинок подсемейств Parandrinae, Prioninae и у Segambusinae этот отдел характеризуется вздутой формой и глубокими складками.

Передняя часть средней кишки у личинок подсемейств Lepturinae и Aseminae снаружи окружена мицетомами (рис. 1, 2). Клетки мицетомов содержат симбиотические дрожжевые грибы, которые снабжают организм личинок витаминами группы В (Buchner, 1928; Koch, 1960).

У представителей разных родов упомянутых подсемейств форма мицетомов варьирует от маленьких шаровидных до крупных вытянутых, гроздевидных. Особенно большого размера мицетомы достигают у *Necydalis major* L. (Данилевский, 1976). Мицетомы образованы эпители-

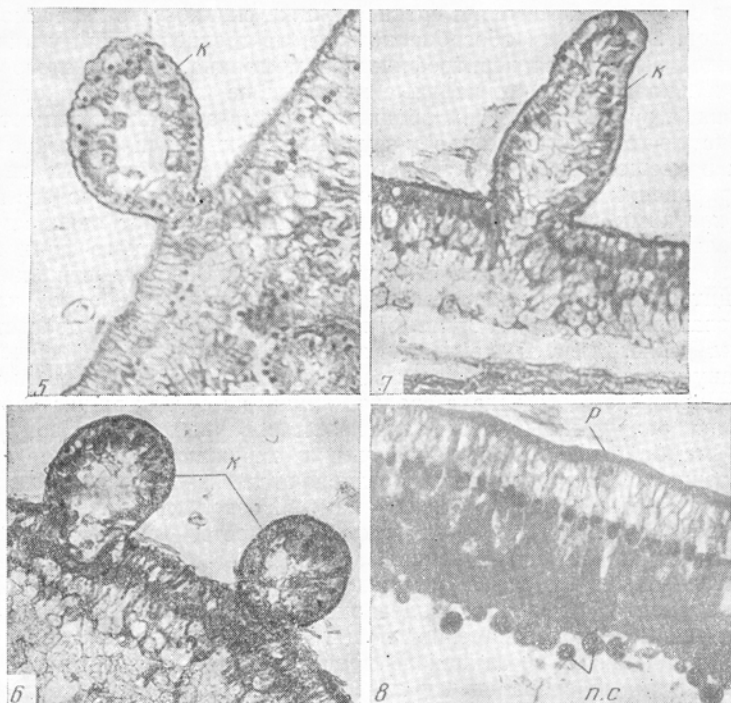


Рис. 2. Эпителий переднего и среднего (1—4) и среднего и заднего (5—8) отделов средней кишки личинок дровосеков

1 — мицетомы в переднем отделе средней кишки у *Strangalia thoracica*; 2 — отделение перитрофических мембран в переднем отделе средней кишки у *Megopis scabricornis*; 3 — выделение пищеварительного секрета клетками эпителия средней кишки у *Distenia gracilis*; 4 — внутренние камеры, образованные эпителием средней кишки у *M. scabricornis*; 5 — *S. thoracica*, 6, 7 — *Xylotrichus rusticus*; 8 — секрция пищеварительного секрета клетками эпителия заднего отдела средней кишки *D. gracilis*; к. э — клетки эпителия, л. с — пищеварительный секрет, р — регенерирующие клетки, м — мицетомы, к — крипты

ем кишечника и вначале не утрачивают с ним связь. Затем они отшнуровываются от его стенок и свободно располагаются в полости тела вокруг переднего отдела средней кишки. На поперечных срезах через передний отдел *S. thoracica* видны образующиеся мицетомы (рис. 2, 1). Самые молодые имеют вид бугорков, состоящих из крупных широких цилиндрических клеток с располагающимся в центре ядром. Затем внутри бугорка образуется полость, заполненная жидким секретом. На этой стадии мицетомы напоминают крипты среднего отдела средней кишки. По мере отмирания мицетомов клетки разрыхляются, ядра набухают и деформируются. Границы между клетками исчезают. Такие мицетомы не окрашиваются применявшимися методами. Средний отдел средней кишки личинок подсемейств Lepturinae, Aseminae и Cerambycinae имеет крипты. У Aseminae их значительное число и сами они очень крупные. У Cerambycinae их очень много (рис. 2, 5—7).

Апикальные части клеток эпителия среднего и заднего отделов средней кишки с выраженным палочковидным рабдорием. В толще эпителия различимы цилиндрические клетки, размеры которых неодинаковые в разных отделах средней кишки и зависят от их функционального состояния. В базальной части эпителия четко различимы небольшие регенерационные гнезда треугольной формы и отдельные регенерирующие клетки. Количество таких регенерирующих клеток на поперечных и продольных срезах значительно.

Строение клеток эпителия средней кишки сходно у всех рассмотренных видов. В переднем обособленном отделе средней кишки у личинок всех видов выделяется перитрофическая мембрана. Клетки этого отдела несколько крупнее, апикальные их части не имеют палочковидного рабдория, а окружены четким ободком. Плазма этих клеток имеет тонкозернистую структуру. Ядра у функционирующих клеток овальной формы и смещены в базальную часть. Число регенерационных гнезд и регенерирующих клеток особенно велико в этом отделе. Процесс выделения клетками перитрофической мембраны охватывает одновременно значительный участок эпителия. Клетки в пределах такого функционирующего участка морфологически сходны. Апикальные части их вздуты, и цитоплазма сильно разрыхлена. От плазменных ободков клеток последовательно отделяются мембраны и отодвигаются в просвет кишечника (рис. 2, 2). Затем клетки выделившего перитрофическую мембрану участка дегенерируют и замещаются новыми молодыми клетками. В просвете этого отдела средней кишки на срезах видны большие скопления разрушенных клеток и деформированных ядер. Перитрофические мембраны в просвете кишечника окружают пищевые массы, переваренные остатки которых выталкиваются в заднюю кишку вместе с уплотнившимися старыми мембранами. Поскольку эпителий переднего отдела складчатый, общая его поверхность, выделяющая слой перитрофической мембраны, велика.

Эпителий среднего и заднего отделов средней кишки морфологически однороден. Он выделяет пищеварительные ферменты и в нем происходит всасывание переваренной пищи. Форма и величина клеток этих отделов приблизительно одинаковы. Они образованы узкими, цилиндрическими клетками с овальными ядрами; апикальные части клеток с четко выраженным палочковидным рабдорием. В зависимости от стадии развития клеток эпителия их цитоплазма имеет неодинаковый вид и по-разному воспринимает красители. У регенерирующих она кажется однородной и интенсивно воспринимает красители. У секреторирующих она рыхлая и имеет зернистую структуру. Выделение секрета осуществляется клетками только по мерокринному типу. В клетках вблизи рабдория возникают вакуоли в виде круглых капель, которые просачиваются сквозь палочковидный слой. Выделившаяся в просвет капля имеет сначала сферическую форму, а затем растекается. На срезах (рис. 2, 3) обнаруживаются большие скопления таких выделившихся капель секрета, которые облепляют апикальные части клеток. После многократного выделения секрета клетка дегенерирует и выпадает в просвет кишечника. На срезах видны такие распавшиеся клетки с деформированными ядрами. Процесс разрушения и выпадения старых клеток в просвет кишки в данном случае — не смешение двух типов секреции (голокринного и мерокринного), а следствие дегенерации старых, многократно секреторирующих клеток. Среди функционирующих клеток, особенно в среднем отделе средней кишки, обнаруживаются клетки, имеющие штриховатую исчерченность цитоплазмы; по-видимому, этими клетками осуществляется всасывание продуктов пищеварения.

В передней части среднего отдела средней кишки у личинок подсемейства *Prioninae* эпителий образует грушевидные складки, обращенные в просвет кишечника (рис. 2, 4).

Внутри складок имеются полости, заполненные секретом. Сами клетки, окружающие эти полости, однотипны, но отличаются от секреторирующих формой и размерами. Они широкие, почти кубические, их ядра округлые и расположены в центре. По-видимому, в таких полостях размножаются симбиотические бактерии. Кроме того, у многих видов, как упоминалось, эпителий образует крипты разной формы и величины. Клетки, окружающие полости таких крипт, однотипны, они широ-

ние, и ядра располагаются в центре (рис. 2, 5—7). Некоторые авторы (Schmidt, Ahlton, 1970) считают эти крипты регенерационными очагами, но это не так: в них не обнаружены ни клетки на разных стадиях развития, ни бесструктурные центральные части с большим количеством ядер. Вероятно, в крипах также живут и размножаются симбиотические микроорганизмы. Клетки эпителия заднего отдела средней кишки у всех рассмотренных видов также однотипны и обильно продуцируют пищеварительный секрет (рис. 2, 8). На срезах видно огромное количество сферических капель секрета. Обильное выделение капель секрета этим отделом, вероятно, связано с необходимостью дополнительного увлажнения грубой древесной пищи и облегчения поступления ее непереваренных остатков в заднюю кишку.

Задняя кишка у всех личинок подразделяется на два отдела: тонкую и прямую кишку. Эти отделы приблизительно равной длины. Но относительная длина всей задней кишки у личинок разных подсемейств неодинакова. Самая короткая задняя кишка обнаружена у личинок подсемейства *Lamiinae*. У видов других подсемейств она длинная. У всех личинок дровосеков имеется 6 криптофрических мальпигиевых сосудов. Строение эпителия задней кишки сходно как во всех отделах, так и у всех исследованных здесь личинок. Клетки эпителия крупные, почти кубической формы, границы их четко различны, цитоплазма имеет штриховатую исчерченность, ядра округлые и располагаются в центре клеток. Эпителий покрыт толстой кутикулой складчатой, как и поверхность эпителия.

Сравнивая кишечники личинок дровосеков, можно отметить следующее. Наибольшая относительная длина кишечника у личинок *Cerambycinae*. Наиболее короткий кишечник отмечен у личинок подсемейства *Lamiinae*, что, вероятно, связано с употреблением в пищу более питательной свежей древесины. Необычно короткий кишечник личинок *Disteniinae* имеет принципиально отличное от других дровосеков строение кишечника (прямая средняя кишка — см. рис. 1, 1); эта группа, своеобразная во всех отношениях, очевидно, не принадлежит к семейству *Cerambycidae* и должна быть выделена в самостоятельное семейство *Disteniidae* (Linsley, 1961).

Гистологическое строение эпителия средней кишки у всех рассмотренных нами личинок не имеет существенных различий. Строение клеток эпителия сходно с таковыми личинок насекомых-сапрофагов из других семейств (Семенова, 1970, 1973, 1974), для которых характерен эпителий, состоящий из узких цилиндрических клеток, выделяющих секрет только по мерокринному типу. Такое строение и функция клеток эпителия отмечены и для многих представителей других групп беспозвоночных-сапрофагов: дождевых червей, мокриц, диплопод, низших насекомых (Семенова, 1969, 1970, 1973, 1974; Wegelin, 1960).

Специфическим приспособлением к питанию древесиной в строении средней кишки дровосеков можно считать наличие многочисленных и глубоких складок эпителия, значительно увеличивающих его поверхность в переднем и обособленном отделе. Складчатость эпителия позволяет выделять большое количество слоев перитрофической мембраны, необходимых для защиты стенок кишечника от грубых частиц древесины.

Интересно, что ряд специфических структур пищеварительного тракта не встречается как среди примитивных групп (*Prioninae*), так и среди прогрессивных (*Lamiinae*). К таким структурам относятся мицеломы в передней части средней кишки (*Lepturinae*, *Aseminae*) и крипты средней кишки (*Lepturinae*, *Aseminae*, *Cerambycinae*). Можно предположить, что эти образования — специфические приспособления личинок к их развитию в мало питательной гниющей древесине. В таких подсемействах, как *Prioninae*, такие адаптации еще не развились. С дру-

гой стороны, у Lamiinae крипты и мицетомы могли исчезнуть, так как развитие в живой или недавно отмершей древесине предъявляет существенно иные требования к морфофизиологической организации пищеварительной системы.

Очень сильное развитие задней кишки у личинок подсемейства Cerambycinae — также приспособление к обитанию в сухой древесине. Наоборот, у личинок Lamiinae, для которых характерно развитие во влажной среде, задняя кишка короткая.

ЛИТЕРАТУРА

- Данилевский М. Л., 1976. Сравнительная анатомия кишечного тракта личинок жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae). Сб. «Эволюционная морфология личинок насекомых».
- Семенова Л. М., 1970. Адаптивные черты строения пищеварительной системы некоторых равноногих ракообразных (Isopoda) в связи с условиями их жизни. Зоол. ж., 59, 6: 831—837.— 1973. Морфо-экологическая характеристика пищеварительной системы ногохвосток (Collembola) с грызущим ротовым аппаратом. Зоол. ж., 52, 3: 379—383.— 1974. Морфо-экологическая специфика пищеварительной системы личинок-долгоножек (Diptera, Tipulidae). Зоол. ж., 53, 3: 394—400.
- Benham G., 1970. Gross morphology and transformation of the digestive tract of *Priomus laticollis* (Coleoptera, Cerambycidae). Ann. Entomol. Soc. Amer., 63, 5: 1413—1419.
- Buchner P., 1928. Holznahrung und Symbiose, Berlin.
- Bugnion E., 1933. La *Leptura cordigera* biologie, anatomie, physiologie. Mem. Soc. Van-douise Sci. Nat., 4, 6: 329—359.
- Dajoz R., 1970. Quelques caractères morphologiques et anatomiques de la larve d'*Ergates jaber* L. (Coleoptera, Cerambycidae). Ann. Soc. Entomol. France, 6, 2: 417—423.
- Dufour L., 1843. Memoire sur les vaisseaux biliaires ou le foie des insectes. Ann. Sci. Nat., 2, 19: 145—182.
- Escherich K., 1929. *Tetropium gabrieli* Weise und *Tetropium fuscum* F. Ein Beitrag zu ihrer Lebensgeschichte und Lebensgemeinschaft. Z. angew. Entomol., 15, 1: 232—334.
- Koch A., 1960. Intracellular symbiosis in insects. Ann. Rev. Microbiol., 14: 121—140.
- Kontkanen P., 1932. On the larval digestive tract of *Acanthocinus aedilis* L. (Coleoptera, Cerambycidae). Ann. Bot. Soc. Zool., 12, 4: 91—98.
- Mansour K., Mansour-Bek J., 1934. On the digestion of wood by insects. Brit. J. Exptl Biol., 11: 243—256.
- Schmidt H., Ahlton M., 1970. Über den Feinbau der Mitteldarmdivertikel der Hausbockkäfer Larve (*Hylotrupes bajulus* L.). Zool. Jb. Anat., 87: 241—247.
- Wegelin R., 1959. Anatomische und histologische Untersuchungen am Darmkanal von *Cylindroiulus teutonius* (Poc) und *Glomeris connexa* (Koch.) Wiss. Z. K. Marz Univ., Leipzig, 8, 5: 1001—1036.

STRUCTURE OF DIGESTIVE SYSTEM IN LARVAE OF LONGHORN BEETLES (COLEOPTERA, CERAMBYCIDAE)

L. M. SEMENOVA and M. L. DANILEVSKY

*Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology,
USSR Academy of Sciences (Moscow)*

Summary

The longest intestine is noted for larvae of the Cerambycinae and appears to correlate with the low food assimilability. The shortest intestine was found in larvae of the Lamiinae which feed on more nutrient fresh wood. The histological structure of mid-gut epithelium in all larvae of longhorn beetles is similar to that in larvae of saprophages from other families. The presence of numerous folds of the epithelium which form cavities filled by the secretory substance where, in all probability, symbiotic bacteria reproduce may be considered as a specific adaptation to feeding on wood. The strong development of hind-gut in larvae of the Cerambycinae is an adaptation to life in a very dry wood. On the contrary, the larvae of the Lamiinae which develop in the humid environment have a short hind-gut.