

В. П. Тыщенко

РАЗВИТИЕ СИСТЕМЫ ГИГАНТСКИХ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН ПРИ  
МЕТАМОРФОЗЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (LEPIDOPTERA)[V. P. TYSTCHENKO. DEVELOPMENT OF THE SYSTEM OF GIANT NERVE  
FIBRES AT METAMORPHOSIS OF LEPIDOPTERA]

Для постэмбрионального развития чешуекрылых насекомых, относящихся к группе насекомых с полным превращением, очень характерно исключительно строгое разграничение во времени процессов роста и процессов дифференцировки: рост здесь падает целиком на гусеничный период, а развитие, дифференцировка тканей — на куколочный период. Гусеница любого возраста обладает потенциальной способностью к превращению в бабочку, и лишь определенные гормональные соотношения препятствуют этому превращению. Искусственно изменяя эти соотношения, можно вызвать преждевременный метаморфоз и получить карликовых, но в остальном вполне нормальных яйцекладущих бабочек (Wigglesworth, 1954). Следовательно, в процессе гусеничного развития никакого «развития» и не наблюдается, а целый ряд личиночных возрастов может быть опущен без заметного ущерба для организации бабочки.

Таким образом, биологическое значение куколочной фазы заключается в обеспечении возможно более быстрого и надежного превращения личинки в имаго, и, конечно, само происхождение куколки связано с происхождением этой дивергенции личиночной и имагинальной фазы. Согласно теории Берлезе—Ежикова (Ежиков, 1929; Новак, 1961), личинка *Holometabola*, а следовательно и гусеница чешуекрылых, должна рассматриваться как преждевременно вылупившийся из яйца и приступивший к свободному существованию эмбриональный организм. Гормональный «тормоз» обеспечивает сохранение постоянного эмбрионального характера организации гусеницы на весь период предкулолочного развития. Гусеница и последнего и первого возраста, и уже закончившая рост и еще не приступавшая к питанию фактически одинаково далека от имаго. Следовательно, та часть эмбрионального развития, которую еще не прошла гусеница в силу преждевременного вылупления ее из яйца, переносится на фазу куколки. Следовательно, на фазу куколки переносится и часть эмбриональных рекапитуляций, которые у *Hemimetabola* развертываются и завершаются еще при развитии яйца.

Это справедливо не только в отношении морфологических структур, но и в отношении функций, в частности в отношении нервной функции.

При развитии куколки чешуекрылых, которая должна не столько «достроить» гусеницу до имаго, сколько создать во многом совершенно новый организм из недифференцированных эмбриональных клеток имагинальных дисков, многие личиночные органы — мускулатура, пищеварительный канал, мальпигиевы сосуды — разрушаются полностью, распадаются на отдельные клетки, а затем строятся заново. Нервная система, интегрирующая деятельность всего организма насекомого, не может быть полностью выключена на период кулолочного развития и поэтому здесь имеют место процессы более или менее постепенной дегенерации личиночных нейронов и замены их новыми имагинальными нервными клетками (Bauer, 1904; Титова, 1940, 1949; Панов, 1957, 1961).

Последние возникают также на основе имагинальных дисков нервной системы — нейробластов, впервые описанных Бауэром в 1904 г.

При делении нейробластов на пронимфальной и куколочной фазах развития возникают новые нервные клетки, их отростки — новые нервные волокна, новые синаптические связи этих волокон, которые заменяют, замещают собой старые гусеничные нейронные связи (Бауер, 1904; Панов, 1957, 1961). Нейробласты представляют собой эмбриональные клетки, которые при раннем отрождении личинки не имели возможности дифференцироваться еще при развитии яйца. Процесс возникновения новых нейронов из нейробластов может рассматриваться поэтому как доступная для физиологического исследования модель общего процесса эмбрионального развития нервных клеток. Крайне соблазнительно воспользоваться этой моделью для изучения онтогенетического развития нервной функции, рекапитулирующего, пусть в упрощенной форме, долгий путь ее филогенетического развития.

В отношении мышечной ткани такие факты были уже получены А. К. Воскресенской (1946, 1959). Ею было показано, что формирование крыловых мышц бабочки связано с повторением основных этапов эволюции мышечной функции, как эта эволюция рисуется нам с позиций учения Л. А. Орбели (1961). Как и следовало ожидать, рекапитуляции примитивного состояния мышечной функции в данном случае падают именно на фазу куколки или поздней пронимфы.

В данной работе, которая представляет собой первую попытку изучения формирования функции проведения в новых нейронах, появляющихся на фазе куколки, приводятся результаты электрофизиологического и гистологического исследования брюшного участка нервной цепочки, демонстрирующие процесс постепенного развития системы гигантских нервных волокон при метаморфозе. В работе ставится вопрос о возможности функциональных рекапитуляций при онтогенетическом развитии нервной клетки.

Работа выполнялась в 1960—1961 гг. на кафедре энтомологии Ленинградского государственного университета и в лаборатории эволюционной физиологии Физиологического института им. А. А. Ухтомского. Автор искренне благодарен С. М. Верещагину за большую помощь и постоянный интерес к работе и М. С. Манохиной, помогавшей ему в овладении простейшими гистологическими методами.

## МЕТОДИКА

Изучались все основные фазы метаморфоза (гусеницы старших возрастов, пронимфы, куколки и бабочки) двух видов чешуекрылых — китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* Guér.) и большого ночного павлиньего глаза (*Saturnia pyri* Schiff.). Все постэмбриональное развитие активных фаз проходило при температуре 20° в условиях естественного освещения.

Развитие гусеницы, начиная с яйца, продолжалось примерно 25—30 дней. Сразу после окукливания у обоих видов наступала диапауза — временная приостановка формообразовательных процессов на период зимнего сезона. Реактивация куколок и возобновление развития наблюдалось только после выдерживания их в течение 2—3 месяцев в низких положительных температурах (около 5°). Реактивированные куколки вновь переносились в температуру 20° и спустя 20—25 дней развитие завершалось вылетом бабочки.

Для гистологического исследования нервная цепочка фиксировалась в жидкости Буэна и после спиртово-ксилоловой проводки заливалась в парафин. Поперечные срезы через брюшную нервную цепочку толщиной в 5  $\mu$  окрашивались гематоксилином Гейденгайна.

Рисунки с препаратов изготовлялись с помощью рисовального аппарата.

Для регистрации потенциалов использовался двухпроцессный катодный осциллограф ОК-25, к которому были присоединены два канала реостатномкостного усилителя переменного тока. Раздражение нервной цепочки осуществлялось прямоугольными импульсами электронного стимулятора, снабженного радиочастотным выходом для уменьшения петли раздражающего тока. Амплитуда импульсов, применявшихся для раздражения, составляла 1—1.5 вольт, длительность — 0.5 м/сек.

Потенциалы действия регистрировались с помощью кинокамеры.

Насекомые препаровались под бинокляром на пробковой пластинке. Обнажалась нервная цепочка, под которую подводились серебряные электроды для раздражения и отведения потенциалов действия. Во всех опытах и раздражающие и регистрирующие электроды располагались только на коннективах.

Применялся физиологический раствор для насекомых следующего состава: 4.5 г NaCl, 0.35 г KCl, 0.21 г CaCl<sub>2</sub> на 1000 мл дистиллированной воды (Ephrussi a. Beadle, 1936). Чтобы избежать влияния подсыхания цепочки, все опыты повторялись на нервной цепочке, залитой вазелиновым маслом. Определение скорости проведения проводилось, однако, на нервной цепочке, свободно висящей в воздухе.

Опыты ставились при температуре 20°.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ГИСТОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ НЕРВНЫХ КОННЕКТИВ

В настоящей работе гистологическое изучение брюшной нервной цепочки не было окончательной целью. Оно лишь дало возможность понять некоторые особенности совершенствования функции проведения возбуждения в нервной системе чешуекрылых при метаморфозе. Поэтому строение ганглиев нервной цепочки здесь не рассматривается; нас интересовал только процесс развития наиболее длинных и толстых аксонов в нервной системе насекомых, так называемых «гигантских нервных волокон» (Roeder, 1953).

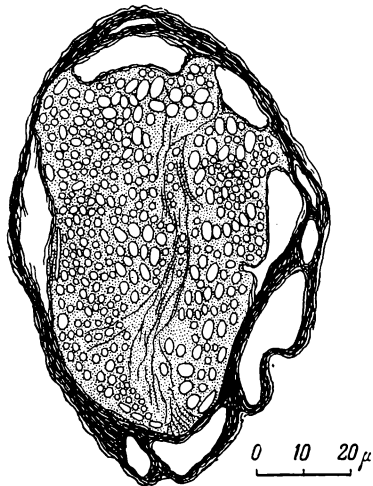


Рис. 1. Поперечный срез через брюшную коннективу гусеницы *Antheraea pernyi* Guér.

На поперечных срезах через брюшные коннективы гусениц *A. pernyi* и *S. pyri* гигантские нервные волокна не обнаруживаются (рис. 1). Все нервные волокна гусеницы имеют диаметр не более 5  $\mu$ , причем наиболее крупные из них расположены в дорсальной части коннективы. У пронимфы на 5—6 день после начала коконирования впервые появляются крупные нервные волокна — до 10  $\mu$  и более. Среди этих новых имагинальных нервных волокон 4—6 наиболее толстых аксонов занимают постоянное положение в коннективе и рассматриваются нами как аналоги гигантских нервных волокон таракана (Pumphrey a. Rawdon-Smith, 1937; Roeder, 1948; Hess, 1958), саранчи (Cook, 1951) и личинок стрекозы (Hughes, 1953). А. А. Заварзин (1925) в нервной системе личинок стрекозы подобные прямые волокна были описаны как «волокна С».

В нервной системе пронимфы чешуекрылых эти волокна вначале появляются в коннективах между 6-м и 7-м брюшными ганглиями и затем поднимаются вверх по брюшной нервной цепочке. Как показано на рис. 2, на шестой день развития пронимфы эти волокна уже достаточно хорошо выражены в задних коннективах (а и б), в то время как в вышележащих отделах нервной системы они еще отсутствуют. Примерно на 8-й день развития пронимфы, за 1—2 дня до окукливания, гигантские нервные волокна достигают второго брюшного ганглия. После этого рост гигантских нервных волокон прекращается.

Гигантские аксоны, следовательно, представляют собой отростки новых имагинальных нейронов, возникающих при делении нейробластов последнего брюшного ганглия. Поднимаясь вверх по нервной цепочке, они формируют у пронимфы прямой восходящий нервный путь от 7-го до 2-го брюшного ганглия. Процесс роста гигантских нервных волокон завершается уже у пронимфы.

У куколки *A. pernyi* и *S. pyri* гигантские нервные волокна имеют диаметр от 8 до 15  $\mu$  и распадаются на две группы — дорзальную и вентральную (рис. 3, а, б). В состав каждой группы входят три крупных

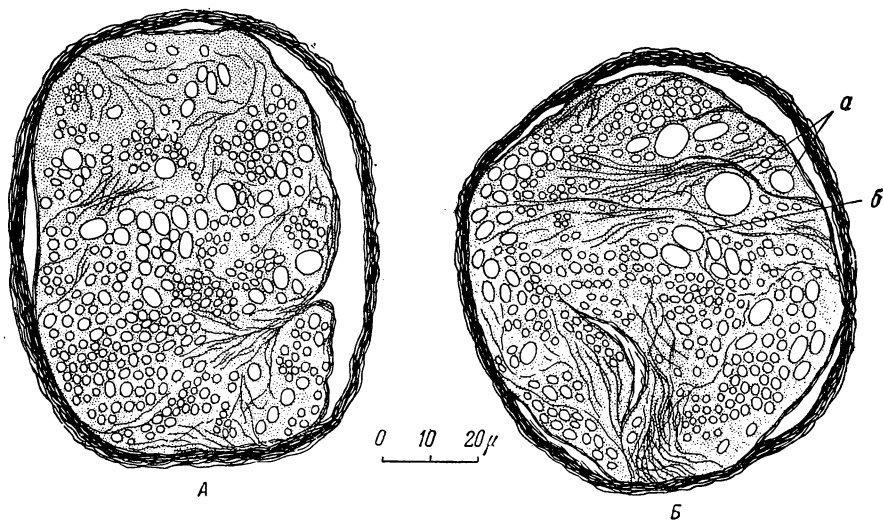


Рис. 2. Поперечные срезы через брюшные коннективы пронимфы *Antheraea pernyi* Guér. на 6-й день после начала коконирования.

А — коннектива между 3-м и 4-м брюшными ганглиями; Б — коннектива между 6-м и 7-м брюшными ганглиями; а, б — гигантские нервные волокна.

аксона. В нервной цепочке таракана (Roeder, 1948, 1953; Hess, 1958) обнаруживаются те же две группы (дорзальная и вентральная) гигантских нервных волокон.

Расположение гигантских нервных волокон куколки, их число и диаметр остаются постоянными в любом участке брюшной нервной цепочки вплоть до 2-го брюшного ганглия. Этого нельзя сказать о других, как правило, более мелких, имажинальных волокнах. Характер их расположения на разных участках нервной цепочки оказывается различным.

Наряду с новыми имажинальными нервными отростками в коннективах диапаузирующей куколки еще сохраняются старые гусеничные волокна. Период их гистолиза наступает позднее — у реактивированной куколки вскоре после возобновления развития. При гистолизе личиночных нервных элементов разрушаются коннективы между последним грудным и вторым брюшным ганглиями (Brandt, 1879). Первый и второй брюшные ганглии сливаются с последним грудным ганглием и гигантские нервные волокна оказываются включенными в состав грудного участка нервной цепочки. Здесь гигантские аксоны формируют синаптические связи с какими-то неизвестными нам пока новыми нервными волокнами бабочки.

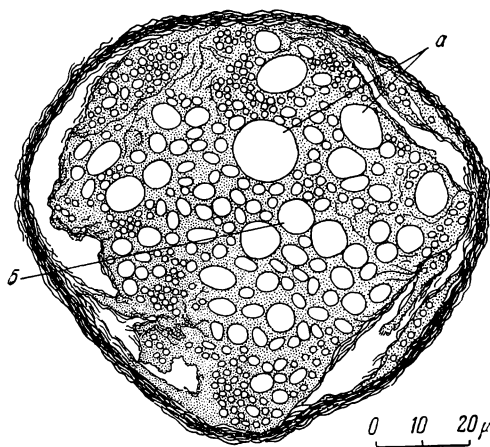


Рис. 3. Поперечный срез через брюшную коннективу диапаузирующей куколки *Antheraea pernyi* Guér. Видны гигантские нервные волокна дорзальной (а) и вентральной (б) группы.

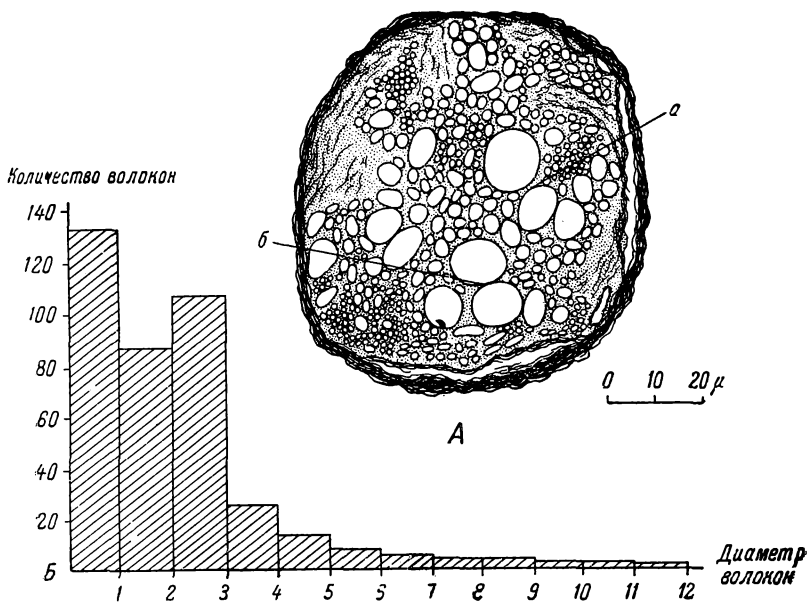


Рис. 4.

А — поперечный срез через брюшную коннективу бабочки *Antheraea pernyi* Guér. Видны гигантские нервные волокна дорсальной (а) и вентральной (б) групп; В — график зависимости числа нервных волокон от их диаметра в брюшных коннективах бабочки.

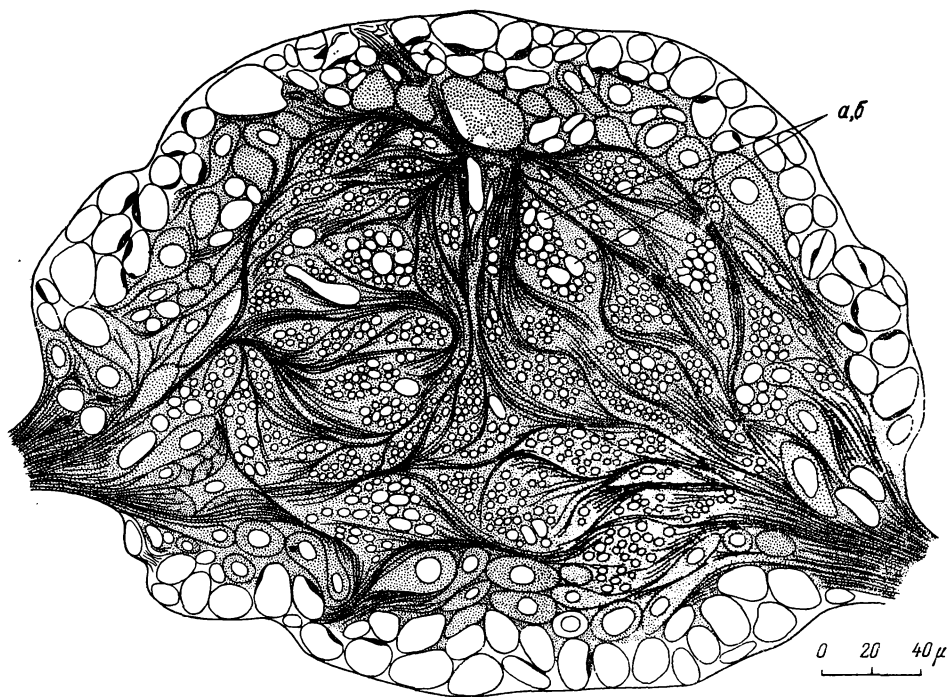


Рис. 5. Поперечный срез через 3-й брюшной ганглий бабочки *Antheraea pernyi* Guér. на уровне вторых нервных корешков.

а, б — гигантские нервные волокна праслой коннективы.

На поперечных срезах через брюшные коннективы бабочки обнаруживаются, как и у куколки, 6 гигантских аксонов, распадающихся на дорзальную и вентральную группы (рис. 4, А). Диаметр наиболее крупного аксона бабочки — 12—15  $\mu$ ; диаметр наиболее мелкого аксона — 8—10  $\mu$ . На участке между 1-м брюшным и 3-м грудным ганглиями, где нервная цепочка в целом заметно утончается, диаметр гигантских аксонов также оказывается уменьшенным — до 10  $\mu$  для наиболее крупного волокна и до 5—7  $\mu$  для наиболее тонкого аксона. Число гигантских волокон и их взаимное расположение при этом не меняются.

Проходя через брюшной ганглий, гигантские нервные волокна почти не уменьшаются в диаметре, но две изолированные группы волокон при этом сближаются друг с другом и границы между ними могут полностью исчезать (рис. 5).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОТЕНЦИАЛОВ ДЕЙСТВИЯ НЕРВНОЙ ЦЕПОЧКИ

Гусеница. На основании изложенных выше результатов гистологического исследования мы приходим к выводу, что в ходе полного превращения в нервной системе чешуекрылых наблюдается развитие системы гигантских нервных волокон, представляющих собой прямые восходящие нервные пути, обеспечивающие распространение возбуждения вдоль брюшного участка нервной цепочки. Этот вывод полностью подтвердился при изучении потенциалов действия нервной цепочки.

В брюшном участке нервной системы гусениц *A. pernyi* и *S. pyri* нет гигантских нервных волокон, и в ответ на прямое раздражение нервной цепочки в брюшных коннективах гусеницы регистрируется только суммарный потенциал мелких нервных волокон. На рис. 6, А приведены потенциалы действия, зарегистрированные на коннективах между 4-м и 5-м (верхняя запись) и между 2-м и 3-м (нижняя запись) брюшными ганглиями гусеницы *A. pernyi* при раздражении коннективы между 6-м и 7-м брюшными ганглиями. Момент раздражения отмечен петлей раздражающего тока. Ответ появляется после значительного латентного периода и носит характер малостабильного тока действия, составленного из многих пиков. Последние отражают активность волокон с разной скоростью проведения нервного импульса. Площадь, описываемая суммарной кривой тока действия, на двух участках нервной цепочки при движении возбуждения как в восходящем (рис. 6, А), так и в нисходящем направлении (рис. 6, Б) оказывается примерно одинаковой, но только на свежем препарате. После 2—3 мин. непрерывного раздражения с частотой 15 импульсов в секунду наблюдается резкое уменьшение потенциалов действия на обоих участках нервной цепочки, причем на участке, ближайшем к точке раздражения, сохраняется ответ только наиболее быстро проводящих волокон, а на более удаленном участке потенциалы действия фактически полностью исчезают (рис. 6, В).

Таким образом, даже при сравнительно небольшой частоте раздражения в нервной цепочке гусениц наблюдаются явления торможения ответа на электрические раздражения. В общем, торможение ответа наблюдается тем скорее, чем больше частота раздражения, и чем большее количество ганглиев расположено между участком раздражения и участком отведения потенциалов. Поэтому мы считаем, что подобные явления торможения в нервной системе гусениц объясняются блокированием синапсов, прерывающих ассоциативные волокна нервной цепочки гусениц в каждом брюшном ганглии.

С наличием синаптических перерывов в каждом брюшном ганглии гусеницы связано также явление облегчения проведения при повторных раздражениях. При сравнении рисунков 6, А и 6, В видно, что после длительного раздражения нервной цепочки латентный период потенциалов

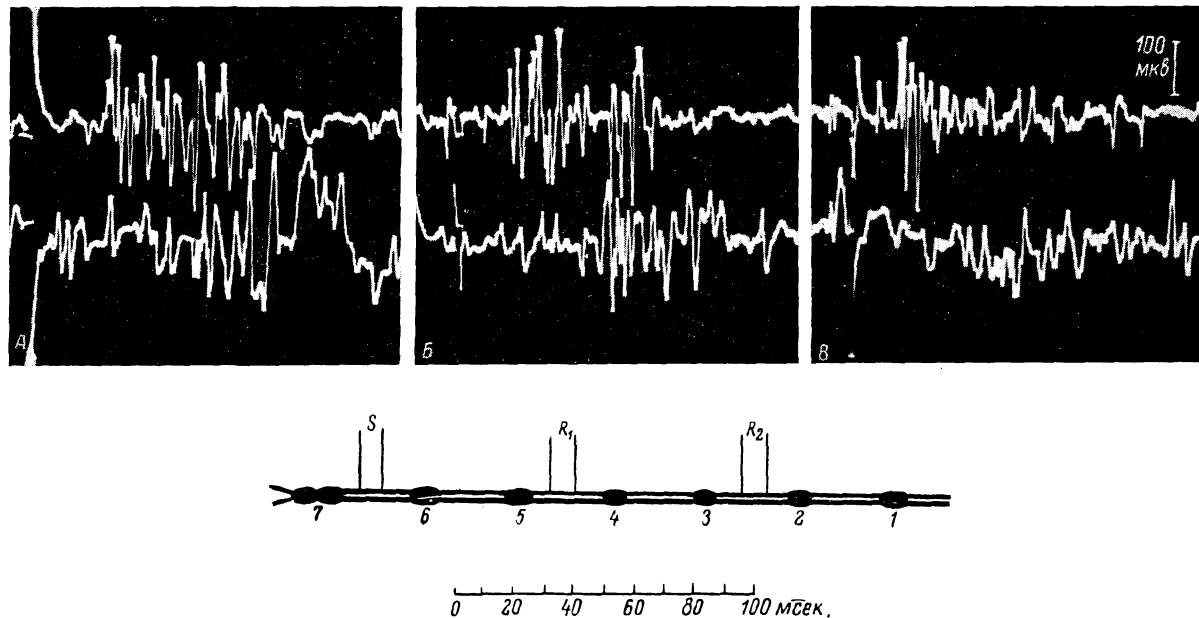


Рис. 6. Потенциалы действия брюшного участка первой цепочки гусеницы *Antheraea pernyi* Guér. Здесь и на последующих осциллограммах расположение электродов показано на схеме. Цифры обозначают номера брюшных ганглиев.  $S$ ,  $R_1$  и  $R_2$  — электроды.  $A$  — раздражение подается с электродов  $S$ , ответ регистрируется на электродах  $R_1$  (верхняя запись) и  $R_2$  (нижняя запись),  $B$  — раздражение подается с электродов  $R_2$ , ответ регистрируется на электродах  $R_1$  (верхняя запись) и  $S$  (нижняя запись);  $B$  — расположение электродов такое же, как при записи осциллограммы  $A$ , но после 3 минут непрерывного раздражения с частотой 15 в сек.

действия для наиболее быстропроводящих волокон сократился почти вдвое. Скорость проведения нервного импульса при этих условиях не меняется, но зато резко уменьшается синаптическая задержка, т. е. затраты времени на проведение возбуждения через синаптический участок.

Синаптическая задержка для синапсов, расположенных в брюшных ганглиях гусеницы, непостоянна и варьирует в пределах от 7—8 до 3—

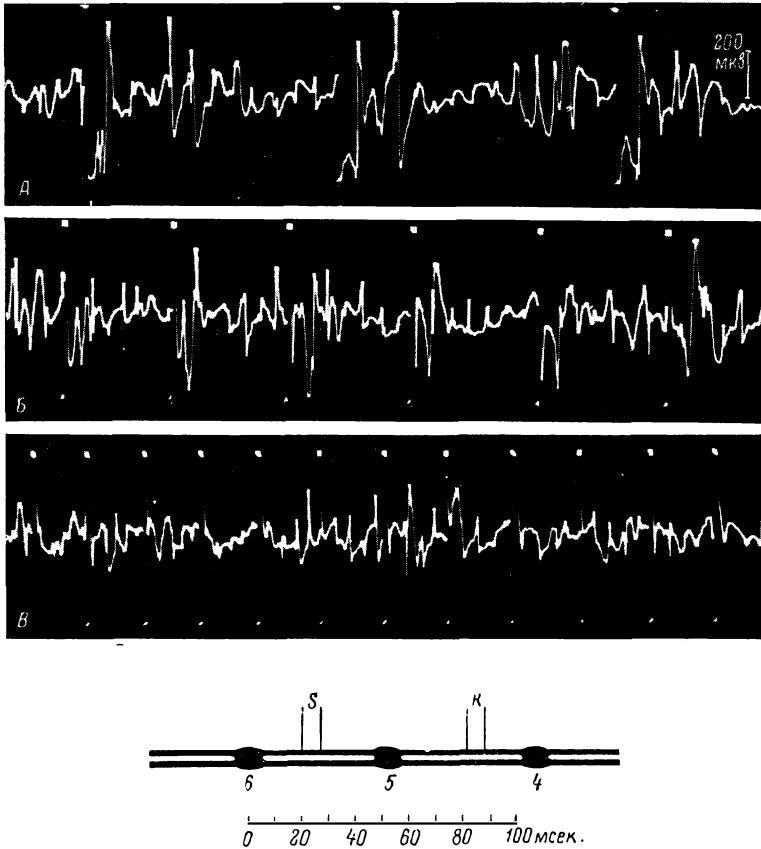


Рис. 7. Потенциалы действия брюшного участка нервной цепочки гусеницы *Saturnia pyri* Schiff. при различной частоте раздражения. Раздражение подается с электродов *S*, ответ регистрируется на электродах *R*. *A* — частота раздражения 12 в сек.; *B* — 25 в сек.; *B* — 50 в сек.

4 м/сек. Скорость проведения нервного импульса для мелких волокон гусеницы не может быть определена достаточно точно в силу незначительной длины нервных отростков, но в общем она составляет, видимо, 30—40 см/сек.

Наличие значительной синаптической задержки, быстрое блокирование синапсов и явления облегчения проведения являются, по нашему мнению, указанием на медиаторный механизм синаптической передачи в центральной нервной системе гусениц. Это подтверждается и низкой лабильностью нервной цепочки гусениц. Уже при низкой частоте раздражения (12 и 25 импульсов в сек.) наблюдается трансформация ритма раздражения некоторыми нервными волокнами, что находит свое выражение в исключительно малой стабильности токов действия (рис. 7, *A*, *B*). При раздра-

жении с частотой 50 в сек. синаптическая передача в ганглиях нервной цепочки гусениц полностью блокируется (рис. 7, В).

Одна из особенностей синапсов — одностороннее проведение возбуждения. В то же время на свежем препарате по всей нервной цепочке гусеницы регистрируются примерно одинаковые по величине и форме потенциалы действия (рис. 6, А, Б). Это объясняется тем, что примерно одинаковое количество, но разных нервных волокон принимает участие в проведении нервного импульса в восходящем и нисходящем направлении.

На рис. 8, А показаны потенциалы действия, зарегистрированные на коннективе между 5-м и 6-м брюшными ганглиями гусеницы. После 1.5 мин.

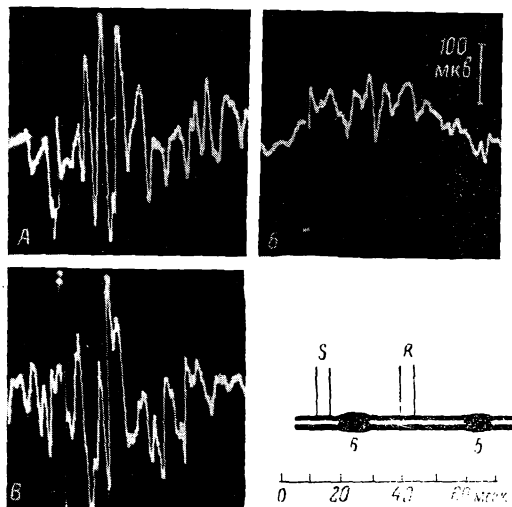


Рис. 8. Потенциалы действия брюшного участка нервной цепочки гусеницы *Saturnia pyri* Schiff.

А — раздражение подается с электродов S, ответ регистрируется на электродах R; Б — то же после длительного раздражения; В — положение электродов изменено на обратное: ответ регистрируется на электродах S при раздражении цепочки с электродов R.

непрерывного раздражения с частотой 30 ответ на электрическое раздражение полностью блокировался (рис. 8, Б); в то же время при раздражении участка R на участке S можно было зарегистрировать нормальные по амплитуде потенциалы действия (рис. 8, В). Следовательно, блокирование синапсов, обеспечивающих проведение восходящих импульсов, никак не затронуло синапсов, проводящих возбуждение в обратном направлении.

Таким образом, вся в целом брюшная часть нервной цепочки гусениц характеризуется большой утомляемостью, явлениями облегчения проведения при повторных раздражениях, наличием синаптической задержки при прохождении импульса через ганглий, сравнительно низкой лабильностью и сравнительно низкой скоростью проведения возбуждения вдоль нервного волокна. Все это черты примитивные, отвечающие одной из

первых ступеней эволюции проведения возбуждения в нервной системе. В то же время возбуждение по отдельному нервному волокну гусеницы проводится бездекрементно, в соответствии с законом «все или ничего». Это легко выявляется при отведении потенциалов от двух участков одной и той же коннективы гусеницы.

**Пронимфа.** На 4—5-й день после начала коконирования в нервной системе пронимфы впервые гистологически обнаруживаются крупные нервные волокна — прямые гигантские аксоны. В этот же период в заднем конце нервной цепочки удается зарегистрировать потенциалы действия значительной амплитуды, которые, проходя через ганглий, не обнаруживают синаптической задержки. По мере роста гигантских нервных волокон эти новые потенциалы могут быть зарегистрированы и в вышележащих отделах нервной системы вплоть до второго брюшного ганглия. Естественно поэтому рассматривать эти высокоамплитудные потенциалы, распространяющиеся к тому же с большой скоростью, как потенциалы действия прямых гигантских волокон. Сравнение гистологического состава брюшных коннектив пронимфы и регистрируемых с них потенциалов действия показывает, что потенциалы гигантских нервных волокон

в каждом участке нервной цепочки появляются именно тогда, когда здесь же гистологическими методами обнаруживаются гигантские нервные волокна.

У семидневной прони́мфы гигантские нервные волокна уже достигают 3-го брюшного ганглия и раздражение коннективы между 3-м и 4-м брюшными ганглиями дает возможность зарегистрировать на коннективе между 5-м и 6-м ганглиями ответ гигантских нервных волокон, предшествующий потенциалам мелких волокон гусеницы, которые еще сохраняются у прони́мфы (рис. 9, *Б*). В то же время в переднем участке нервной цепочки, на коннективе между 1-м и 2-м брюшными ганглиями, регистрируется только ток действия, характерный для гусениц (рис. 9, *А*, *В*).

Скорость распространения нервного импульса по растущим гигантским нервным волокнам прони́мфы составляет 60—70 см/сек. Как это уже отмечалось выше, при движении потенциалов гигантских волокон вдоль брюшной нервной цепочки (до второго брюшного ганглия) синаптической задержки не обнаруживается. Возбуждение по гигантским волокнам через ганглий проходит так же свободно, как через коннективу.

Благодаря системе гигантских нервных волокон лабильность нервной цепочки прони́мфы по сравнению с нервной цепочкой гусеницы резко повышается. На рис. 10 показаны потенциалы действия брюшной нервной цепочки семидневной прони́мфы, зарегистрированные в средней части нервной цепочки (участок *R*) при раздражении вышележащего (участок  $S_1$ ) и нижележащего (участок  $S_2$ ) отдела нервной цепочки. Раздражение участка, на котором гигантские нервные волокна гистологически еще не обнаруживаются, вызывает ответ только мелких гусеничных волокон участка *R*, принимающих участие в распространении возбуждения в нисходящем направлении (рис. 10, *А*). На том же участке при раздражении задних коннектив кроме тока действия мелких волокон гусениц регистрируются также характерные потенциалы гигантских волокон, появляющиеся после сравнительно небольшого латентного периода (рис. 10, *Б*).

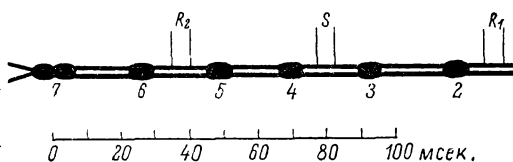
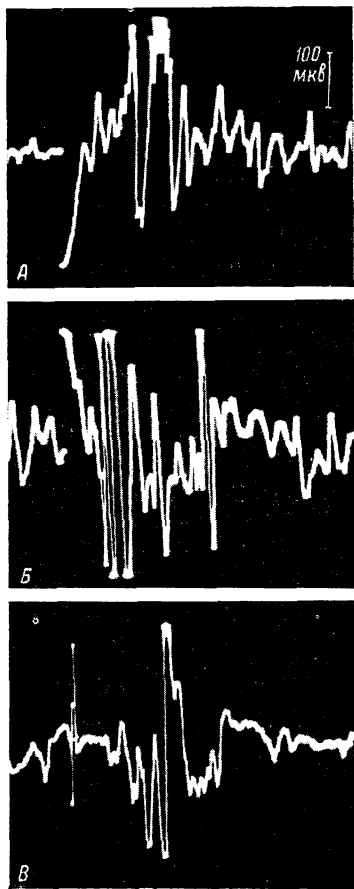


Рис. 9. Потенциалы действия брюшного участка нервной цепочки прони́мфы (7-й день с начала кокони́рования) и гусеницы *Saturnia pyri* Schiff.

Нервная цепочка раздражается с электродов *S*. *А* — потенциалы действия, регистрируются на электродах  $R_1$ ; *Б* — потенциалы действия нервной цепочки прони́мфы, зарегистрированные электродами  $R_2$ ; *В* — то же нервной цепочки гусеницы.

На том же участке при раздражении задних коннектив кроме тока действия мелких волокон гусениц регистрируются также характерные потенциалы гигантских волокон, появляющиеся после сравнительно небольшого латентного периода (рис. 10, *Б*).

При раздражении участка  $S_2$  с частотой 100 в 1 сек. ответы гигантских волокон епервые начинают обнаруживать явления трансформации ритма, но большая часть аксонов еще продолжает отвечать на каждый удар электрического тока (рис. 10, *B*). Потенциалы действия гигантских воло-

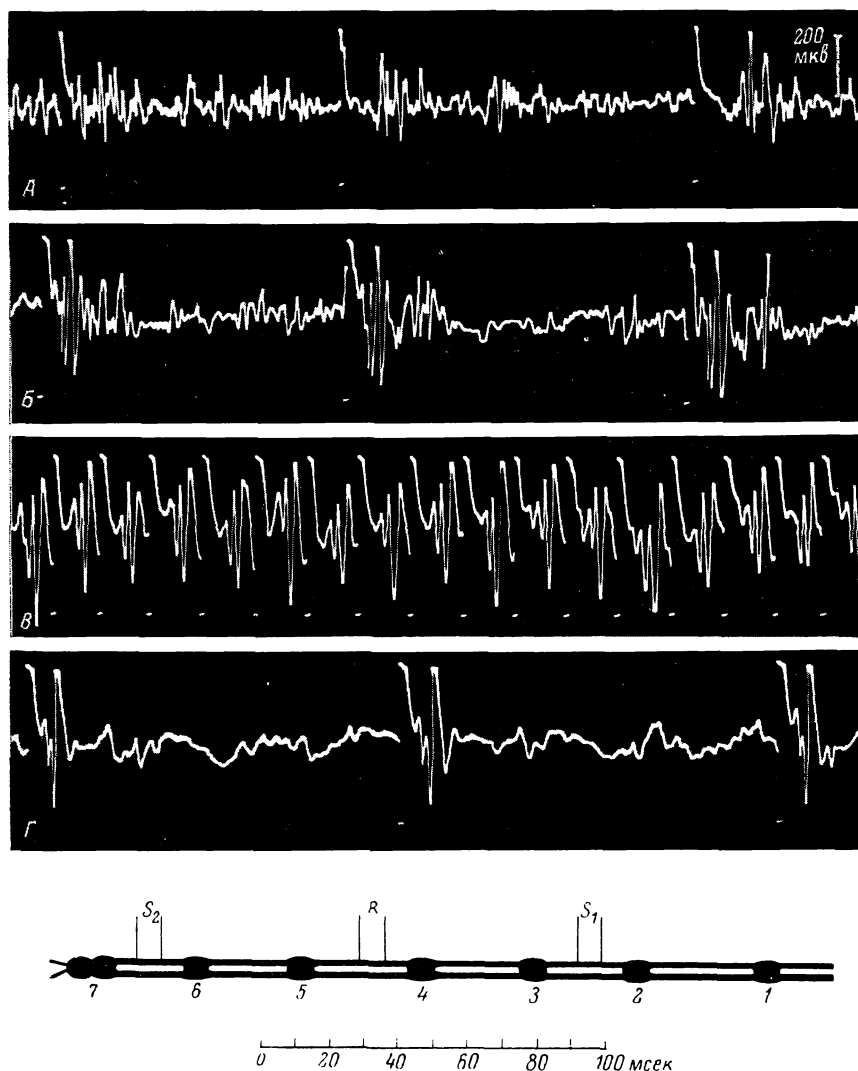


Рис. 10. Потенциалы действия брюшного участка нервной цепочки проинимфы *Satunia pyri* Schiff. на седьмой день после начала коконирования. Ответ регистрируется на электродах *R*. *A* — раздражение подается с электродов  $S_1$ , частота 15 в сек.; *B* — раздражение подается с электродов  $S_2$ , частота 15 в сек.; *B* — то же, частота 100 в сек.; *Г* — ответ на раздражение участка  $S_2$  с частотой 15 в сек. после пятиминутного раздражения нервной цепочки с частотой 100 в сек.

кон обнаруживают большую устойчивость к длительным частым раздражениям, и даже после непрерывного раздражения с частотой 100 в сек. в течение 5 мин. ответ гигантских волокон на их прямое раздражение не нарушается (рис. 10, *Г*). Потенциалы действия мелких волокон гусеницы при этом, разумеется, полностью исчезают.

Следовательно, в брюшном участке нервной цепочки проинимфы еще сохраняются старые личиночные нервные волокна, и рефлекторные от-

веты коконирующей гусеницы на действие внешних и внутренних раздражителей осуществляются, видимо, на основе только этих волокон. В то же время в нервной системе прониимфы уже появляются новые высоколабильные нервные проводники — гигантские аксоны, обеспечивающие большую скорость распространения нервного импульса. Однако лишь позже, у реактивированной куколки и бабочки, гигантские нервные волокна начнут принимать участие в осуществлении рефлекторных реакций. У прониимфы мы встречаемся только с одним из первых этапов формирования функции проведения в этих волокнах.

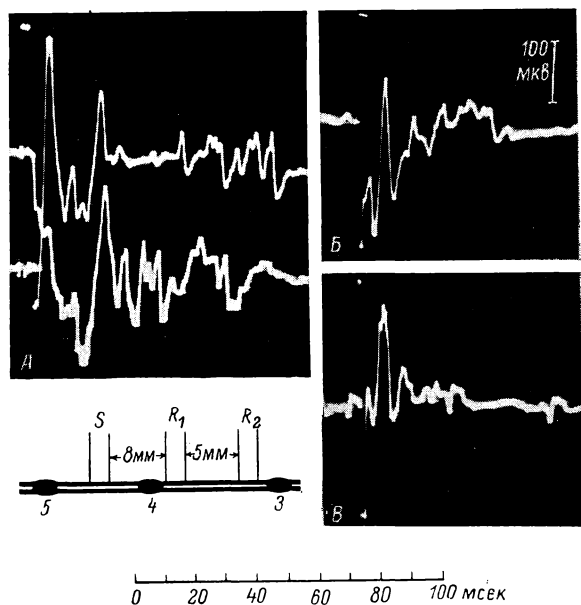


Рис. 11. Потенциалы действия брюшного участка нервной цепочки прониимфы *Saturnia pyri* Schiff. на восьмой день после начала коконирования.

На схеме показано расположение электродов для осциллограммы А. А — раздражение подается с электродов S, ответ регистрируется на электродах  $R_1$  (верхняя запись) и  $R_2$  (нижняя запись); Б — ответ, регистрируемый на электроде  $R_1$  в другом опыте; В — то же после отодвигания электрода  $R_1$  в направлении к третьему брюшному ганглию на 2 мм.

**Куколка.** При регистрации токов действия в двух участках нервной цепочки еще у прониимфы можно заметить, что амплитуда потенциалов гигантских волокон в данном участке нервной цепочки градуально зависит от расстояния между раздражающими и регистрирующими электродами. Декремент в распространении высокоамплитудных потенциалов действия гигантских волокон обнаруживается даже в пределах одной и той же коннективы. На рис. 11, А приведены записи потенциалов действия участка  $R_1$  и  $R_2$  коннективы между 3-м и 4-м ганглиями при раздражении соседней коннективы для восьмидневной прониимфы *S. pyri*. Заметно, что амплитуда потенциала гигантских волокон по мере удаления от точки раздражения уменьшается. Это же явление наблюдается и при передвигании электродов  $R_1$  вдоль коннективы (рис. 11, Б, В).

Декрементный характер распространения возбуждения по новым имагинальным нервным волокнам сохраняется и у диапаузирующей куколки. В нервной цепочке куколок величина потенциала действия во-

обще есть функция расстояния между раздражающими и регистрирующими электродами вне зависимости от места расположения электродов и от направления движения импульса (рис. 12, А, Б).

Следовательно, в новых нервных волокнах, появляющихся на фазе куколки, возбуждение вначале распространяется с постепенным затуханием, декрементом. Способность к бездекрементному распространению нервного импульса появляется лишь у реактивированной куколки примерно на 15—18-й день развития. Именно в этот период в основном завершается усиленный гистолит личиночных нервных тканей. Коннективы

между 3-м грудным и 1-м брюшным и между 1-м и 2-м брюшными ганглиями при этом разрушаются, два первых брюшных и последний грудной ганглии сливаются вместе, а гигантские нервные волокна вступают в грудной участок нервной системы, где они формируют синапсы с какими-то, неизвестными нам пока нервными элементами бабочки.

Следует особо подчеркнуть то обстоятельство, что, хотя способность к распространению нервного импульса при развитии нейронов из нейробластов появляется очень рано, еще в период роста аксона, до определенного момента эта способность остается втуне, никак не реализуется. В этот период возбуждение по нервному волокну распространяется с декрементом. И лишь тогда, когда формируются новые синаптические связи, когда, видимо, новые нервные волокна оказываются вовлеченными в рефлекторную деятельность, лишь тогда в нервных отростках наблюдается бездекрементное распространение возбуждения.

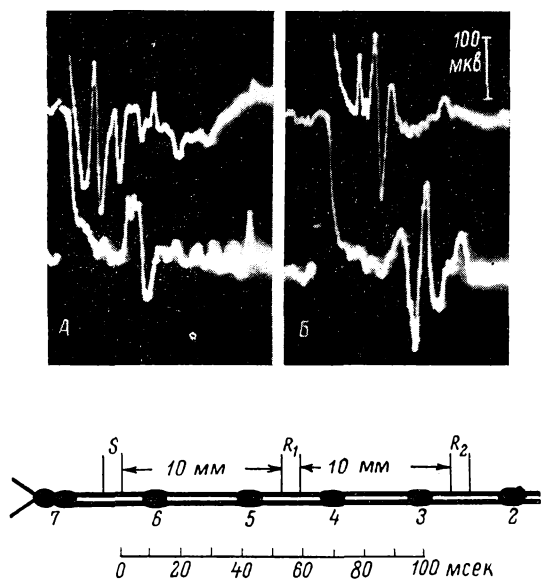


Рис. 12. Потенциалы действия брюшного участка нервной цепочки диапаузирующей куколки *Anthera pernyi* Guér.

А — раздражение подается с электродов, ответ регистрируется на электродах  $S$  (верхняя запись) и  $R_2$  (нижняя запись); Б — раздражение подается с электродов  $R_2$ , ответ регистрируется на электродах  $R_1$  (верхняя запись) и  $S$  (нижняя запись).

У диапаузирующих куколок по мере удаления от точки раздражения уменьшается не только амплитуда потенциалов гигантских нервных волокон, что можно было бы объяснить возрастающей дисперсией потенциалов действия отдельных волокон, но уменьшается и площадь, описываемая суммарной кривой тока действия.

На рис. 13 приведен график зависимости площади тока действия брюшного участка нервной цепочки от расстояния между раздражающими и регистрирующими электродами у диапаузирующих куколок и бабочек китайского дубового шелкопряда. По оси абсцисс отложены расстояния между раздражающими и регистрирующими электродами, по оси ординат — площадь тока действия в относительных единицах. Каждая точка представляет собой максимальный по величине ответ для данного расстояния между раздражающими и регистрирующими электродами. Ясно выявляется прямо пропорциональная зависимость потенциалов действия в каждой точке брюшной нервной цепочки куколки от расстояния до точки раздражения. В то же время кривые для бабочек

идут в общем параллельно оси абсцисс, не обнаруживая зависимости величины ответа гигантских нервных волокон от расстояния между раздражающими и регистрирующими электродами. Таким образом, сравнение характера распространения возбуждения по нервной цепочке куколок и бабочек обнаруживает резкие различия между этими двумя стадиями развития голометабольных насекомых.

Скорость распространения нервного импульса по гигантским нервным волокнам куколки составляет около 1 м/сек., т. е. несколько выше, чем у прониимфы. По-вышается у куколок и лабильность нервных волокон. На рис. 14 приведены ответы нервной цепочки диапаузирующей куколки *A. pernyi* при различной частоте раздражения. Явления трансформации ритма раздражения наблюдаются лишь при частоте 200 импульсов в сек., но даже при 250 импульсах в сек. часть нервных волокон еще сохраняет способность отвечать на раздражения.

Таким образом, нервная цепочка куколки характеризуется более высокой лабильностью и более высокой скоростью распространения возбуждения по сравнению с нервной цепочкой прониимфы. В то же время гигантские волокна у куколки, как и у прониимфы, еще проводят возбуждение с декрементом, и лишь на поздних этапах кукольного развития проведение по гигантским аксонам носит бездекрементный характер.

**Бабочка.** Возбуждение вдоль гигантских аксонов брюшной нервной цепочки бабочки распространяется бездекрементно. Как видно из рис. 15, потенциалы действия гигантских волокон в любом участке нервной цепочки бабочки фактически одинаковы. Некоторое уменьшение потенциалов наблюдается лишь на участке  $R_2$ , где гигантские нервные волокна заметно тоньше, чем в остальных участках нервной цепочки.

Скорость распространения нервного импульса по гигантским аксонам бабочки выше, чем у куколки, и составляет 1.2—1.5 м/сек. Несмотря на это, лабильность гигантских нервных волокон остается примерно на том же уровне, что и у диапаузирующих куколок.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что длинные прямые волокна в нервной системе беспозвоночных животных появляются в тех случаях, когда высокая локомоторная активность животного требует сокращения до минимума затрат времени на проведение возбуждения по нервному пути (Bullock, 1948; Pros-

Площадь в отн ед

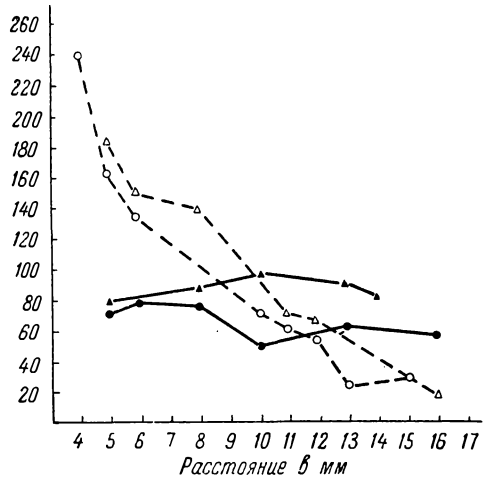


Рис. 13. Зависимость величины потенциалов действия куколок и бабочек *Antheraea pernyi* Guér. от расстояния между раздражающими и регистрирующими электродами.

По оси абсцисс отложено расстояние между раздражающими и регистрирующими электродами (в мм); по оси ординат — площадь, описываемая суммарной кривой тока действия в относительных единицах. Прерывистые линии с белыми кружками и треугольниками — диапаузирующие куколки. Сплошные линии с черными кружками и треугольниками — бабочки. Треугольники обозначают движение нервного импульса сверху вниз; кружки — движение нервного импульса снизу вверх.

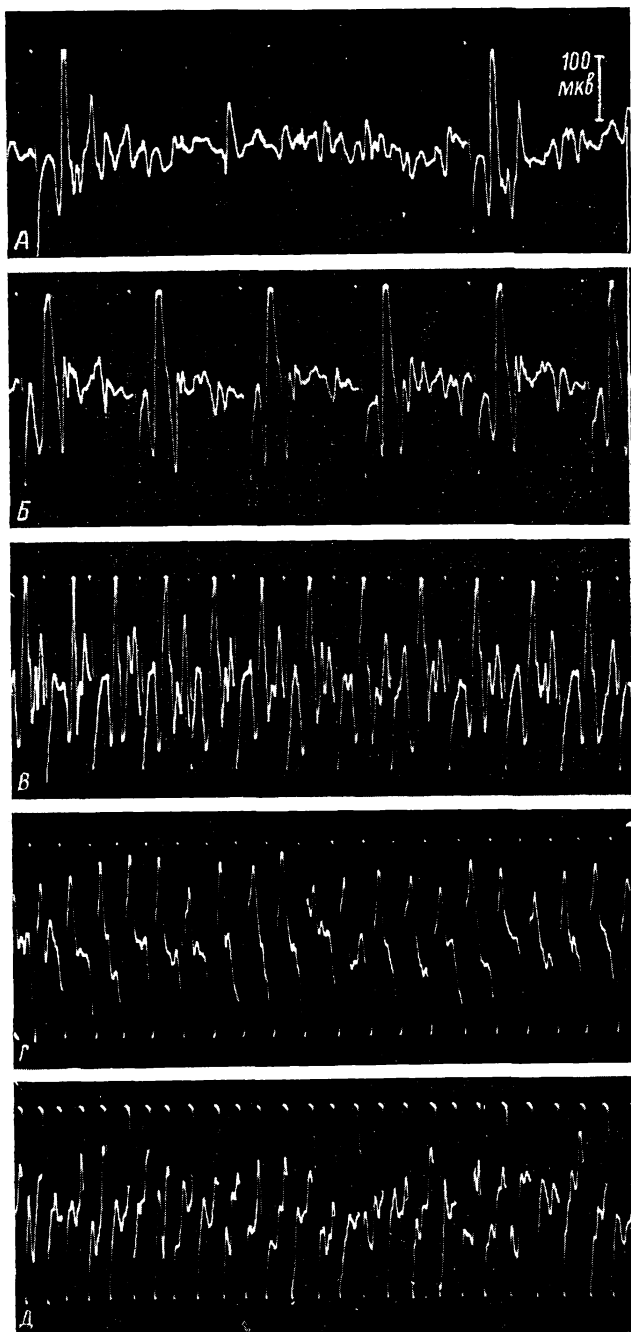


Рис. 14. Потенциалы действия брюшного участка нервной цепочки диапаузирующих куколок *Antheraea pernyi* Guér. при различной частоте раздражения. Раздражается участок коннективы между 6-м и 7-м брюшными ганглиями. Регистрирующие электроды расположены на коннективе между 4-м и 5-м брюшными ганглиями.

А — частота раздражения 10 в сек.; Б — 50 в сек.;  
В — 100 в сек.; Г — 200 в сек.; Д — 250 в сек.

ser, 1950; Коштойац, 1957). Поэтому нам кажется естественным связывать происхождение системы гигантских нервных волокон насекомых с развитием высших форм локомоторной активности у этих животных (полет, бег, плавание).

Нимфы *Hemimetabola* (нимфы стрекоз по крайней мере) имеют уже вполне развитую и функционирующую систему гигантских нервных волокон. Однако рано отрождающаяся гусеница оказывается лишенной прямых нервных путей, а потому и гораздо менее подвижной, чем имаго. Гормональный «тормоз», обеспечивающий сохранение эмбрионального характера гусеницы, до определенного момента предотвращает развитие гигантских волокон. И лишь у пронимфы освободившиеся от влияния этого тормоза нейробласты начинают усиленно делиться и дают начало новым имажинальным нервным клеткам и их отросткам, в том числе и гигантским нервным волокнам.

Длинные прямые аксоны бабочки по своему строению очень сходны с гигантскими нервными волокнами таракана, саранчи и личинок стрекозы. И в том и в другом случае это толстые восходящие нервные пути, идущие без синаптических перерывов через всю брюшную часть нервной цепочки. В большинстве случаев они, видимо, представляют собой клеточный синцитий и каждое толстое нервное волокно есть результат слияния между собой нескольких параллельных нервных волокон (Roeder, 1948). Характерна для этого типа волокон толстая ядерная оболочка (Hughes, 1953). Поэтому за прямыми нервными волокнами бабочки мы сохраняем термин «гигантские нервные волокна», который давно уже используется в отношении аналогичных нервных отростков таракана.

Восбще среди беспозвоночных в качестве гигантских нервных волокон описывались совершенно различные, заведомо негомологичные нервные волокна, общей особенностью которых являются только большой диаметр и значительная длина. Не считая возможным входить в обсуждение этого вопроса, мы остановимся лишь на двух типах гигантских нервных волокон насекомых.

Первый тип гигантских волокон был описан выше. Это восходящие прямые волокна, начинающиеся в последнем брюшном ганглии. Встречается этот тип гигантских волокон, видимо, у насекомых, сохраняющих примитивный цепочечный характер нервной системы и в то же время обладающих достаточно высокой подвижностью.

Второй тип гигантских нервных волокон описан только для имаго дрозофилы, имеющей сильно концентрированную нервную систему (Power, 1948). Это восходящие прямые волокна, сравнительно короткие,

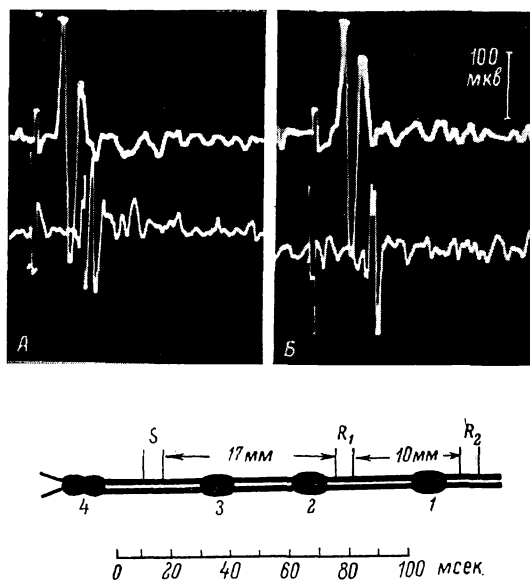


Рис. 15. Потенциалы действия брюшного участка нервной цепочки бабочки *Antheraea pernyi* Guér. А — раздражение подается с электродов S, ответ регистрируется на электродах  $R_1$  (верхняя запись) и  $R_2$  (нижняя запись); Б — раздражение подается с электродов  $R_2$ , ответ регистрируется на электродах  $R_1$  (верхняя запись) и S (нижняя запись).

с диаметром в 5  $\mu$ , начинающиеся в мозгу и спускающиеся по окологлоточным коннективам в торакально-абдоминальную нервную массу.

Термин «гигантские нервные волокна» среди насекомых был впервые применен для прямых аксонов первого типа (Pumphrey a. Rawdon-Smith, 1937). Кроме того, длинные волокна брюшного участка нервной системы встречаются у представителей разных отрядов (стрекозы, прямокрылые, тараканы, чешуекрылые), чего нельзя сказать о таких специализированных нервных образованиях, как прямые волокна дрозофилы. Поэтому мы считаем желательным сохранить этот термин только за прямыми нервными путями первого типа.

Изучение потенциалов действия коннектив прониимфы, куколки и бабочки показывает, что при развитии гигантских аксонов в брюшном участке нервной цепочки чешуекрылых имеет место более или менее постепенное совершенствование функции проведения возбуждения — повышение скорости проведения и возрастание лабильности нервного волокна. Особое место среди этих процессов занимает переход от декрементного распространения возбуждения в гигантских аксонах к бездекрементной сигнализации.

Рядом авторов (Кан, 1937; Жуков, 1946; Коштоянц, 1957) декрементное распространение нервного импульса рассматривается как более примитивный способ нервной сигнализации, в эволюции предшествующий сигнализации бездекрементной, в настоящее время более распространенной и среди беспозвоночных и среди позвоночных животных. С этой точки зрения декрементное распространение возбуждения в отдельных нервных волокнах куколки может рассматриваться как повторение в онтогенезе нервной функции одной из примитивных фаз ее филогенетического развития.

В связи с ранним отрождением личинки формирование ряда имажинальных нервных образований, в том числе и системы гигантских аксонов, переносится на фазу куколки. Процесс размножения нейробластов и дифференцировки новых имажинальных нейронов, наблюдающийся у прониимфы и куколки, представляет собой часть общего процесса эмбрионального развития нервной ткани. Поэтому мы считаем, что эмбриональное развитие нервной клетки всякий раз должно сопровождаться переходом от декрементной сигнализации к бездекрементному распространению нервного импульса по аксону. В нервных волокнах церебро-висцеральной коннективы пластинчатожаберных моллюсков такого перехода, видимо, не наблюдается, и нервные волокна в этом случае приостанавливают свое развитие на стадии декрементного распространения нервного импульса (Jordan u. Lullies, 1932; Кан и Кузнецов, 1938; Жуков, 1946). Однако в громадном большинстве нервных волокон позвоночных и беспозвоночных процесс развития бездекрементного проведения завершается еще на фазе яйца. Это относится, в частности, и к мелким нервным волокнам гусениц. Но проследить за формированием функции при развитии яйца невозможно и лишь тогда, когда процесс формирования нервных элементов переносится частично на одну из фаз постэмбрионального развития, как это имеет место у наших объектов, удастся уловить основные этапы совершенствования функции проведения в нервных волокнах при их онтогенетическом развитии, повторяющие в общих чертах филогенетическое развитие нервной ткани.

При формировании крыловых мышц чешуекрылых новые имажинальные волокна появляются также в результате деления недифференцированных эмбриональных клеток — миобластов. Развитие мышечных волокон в этом случае, как и в нервной ткани, связано с более или менее полным повторением основных этапов эволюции сократительной функции (Воскресенская, 1946, 1959).

Процесс развития бездекрементного проведения в нервных волокнах и описанный А. К. Воскресенской процесс постепенного совершенствования сократительной функции при развитии крыловых мышц представляют собой, по нашему мнению, одно и то же явление — палингенетическую

рекапитуляцию филогенетически древнего состояния нервной и мышечной функции.

Встает вопрос о функциях гигантских волокон бабочек.

У таракана гигантские волокна принимают участие в осуществлении рефлекторной реакции «бегства» в ответ на раздражение церок (Pumphrey a. Rawdon-Smith, 1937; Roeder, 1948). У личинок стрекозы подобная же реакция наблюдается при механическом раздражении брюшка или анальных придатков; осуществляется она также при участии гигантских нервных волокон (Fielden, 1960). Функции гигантских нервных волокон саранчи остаются неясными (Cook, 1951). Точно так же неизвестна функция гигантских аксонов бабочки. Мы можем только предполагать, что в данном случае, как и у личинок стрекозы, прямые волокна обеспечивают передачу информации от механорецепторов брюшных сегментов к грудному участку тела, являющемуся у бабочки (в отличие от гусеницы!) центром локомоторной активности.

У гомономносегментированных гусениц нет достаточно ясного разграничения на отдельные участки тела, имеющие различное функциональное значение. Каждый сегмент тела гусениц работает более или менее самостоятельно, как отдельный изолированный локомоторный центр. Связь между собой отдельных сегментов и координация движений всего тела осуществляется на основе синаптической связи мелких нервных волокон, проходящих только от одного брюшного ганглия до ганглия соседнего сегмента. Проведение нервного импульса вдоль брюшной нервной цепочки гусеницы осуществляется по принципу «эстафеты» и связано со значительными затратами времени на синаптических участках.

У бабочки, несмотря на возникновение гетерономной сегментации и выделение грудного участка тела как центра локомоторной активности, вся центральная нервная система работает как единое целое, видимо, благодаря системе гигантских нервных волокон, проводящих возбуждение без синаптической задержки, «по прямому проводу». Развитие системы гигантских волокон у бабочки является, по-видимому, одной из форм подчинения брюшных ганглиев функционально более важным нервным центрам грудного участка тела. Поэтому развитие гигантских нервных волокон при метаморфозе голометабольных насекомых, с нашей точки зрения, может рассматриваться как своеобразное выражение процесса интеграции и централизации нервной системы, отражающего одно из основных направлений ее эволюции как позвоночных, так и у беспозвоночных животных.

#### ВЫВОДЫ

1. В ходе полного превращения у чешуекрылых насекомых (*Antheraea pernyi* Guér. и *Saturnia pyri* Schiff.) наблюдается развитие прямых нервных путей, проходящих от последнего брюшного до последнего грудного ганглия а; брюшные коннективы нервной цепочки гусеницы не имеют гигантских нервных волокон; диаметр всех нервных волокон здесь составляет не более 5  $\mu$ ; б) гигантские нервные волокна в нервной системе чешуекрылых впервые появляются на фазе прониимфы и затем растут, поднимаясь вверх по нервной цепочке; перед окукливанием рост гигантских нервных волокон прекращается; в) у куколок и бабочек гигантские нервные волокна распадаются на две группы — дорзальную и вентральную; диаметр наиболее крупных волокон в брюшных коннективах бабочки составляет 12—15  $\mu$ .

2. При постэмбриональном развитии чешуекрылых имеет место переход от «эстафетного» типа проведения нервного импульса вдоль брюшного участка нервной цепочки гусеницы к проведению «по прямому проводу» — по системе гигантских волокон, проходящих у бабочек без синаптических перерывов через всю брюшную часть нервной цепочки.

3. Брюшной отдел нервной цепочки гусениц характеризуется большой утомляемостью, явлениями облегчения проведения при повторных раз-

дражениях, наличием синаптической задержки при прохождении импульса через ганглий, сравнительно низкой лабильностью и сравнительно низкой скоростью проведения возбуждения вдоль нервного волокна.

4. Потенциалы действия гигантских волокон в брюшном участке нервной цепочки обнаруживаются на 4—5-й день после начала коконирования. Скорость распространения нервного импульса по растущим нервным волокнам прониимфы — 60—70 см/сек.

5. У прониимфы и диапаузирующих куколок *A. pernyi* и *S. pyri* амплитуда потенциалов гигантских нервных волокон в данном участке нервной цепочки градуально зависит от расстояния между раздражающими и регистрирующими электродами. Переход от декрементного распространения нервного импульса по гигантским аксонам к бездекрементной сигнализации завершается на фазе куколки на 15—18-й день после изживания диапаузы.

6. Лабильность гигантских нервных волокон куколки выше, чем у прониимфы. Скорость распространения также повышается и составляет около 1 м/сек.

7. Возбуждение по гигантским нервным волокнам бабочки распространяется бездекрементно. Скорость распространения возбуждения составляет 1.2—1.5 м/сек.

8. Развитие системы гигантских нервных волокон при метаморфозе чешуекрылых может быть поставлено в связь с развитием большей локомоторной активности бабочки по сравнению с гусеницей.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Воскресенская А. К. 1946. Исследование реакций мышц насекомых в процессе метаморфоза. Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 163—170.
- Воскресенская А. К. 1959. Функциональные свойства нервно-мышечного прибора насекомых. Изд. АН СССР, М.—Л.
- [Ежиков И. И.] I. Jeschikov. 1929. Zur Frage über die Entstehung der vollkommenen Verwandlung. Zool. Jahrb., 50 : 601—650.
- Жуков Е. К. 1946. Некоторые закономерности эволюции возбуждения. Журн. общ. биол., 7 : 435—446.
- Заварзин А. А. 1925. Брюшной мозг насекомых. Избр. труды, 1. Изд. АН СССР, 1952. М.—Л.
- Кан И. Л. 1937. Проблема эволюции проведения в нервной системе. VI Всесоюз. съезд физиол., биохим. и фармакол. Сб. докл. : 82—83.
- Кан И. Л. и Д. П. Кузнецов. 1938. О декрементном проведении возбуждения в безмякотной нервной комиссуре анадоны. Бюлл. exper. биол. и мед., 6 : 3—6.
- Коштоянц Х. С. 1957. Основы сравнительной физиологии, т. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Новак В. 1961. Вопросы филогенеза насекомых с превращением с точки зрения данных о гормонах метаморфоза. Энтомол. обозр., 40, 1 : 5—18.
- Орбели Л. А. 1961. Избранные труды, т. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Панов А. А. 1957. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. Энтомол. обозр., 36, 2 : 269—284.
- Панов А. А. 1961. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. 4. Обонятельный центр. Энтомол. обозр., 40, 2 : 259—271.
- Титова Л. К. 1940. Особенности роста ларвальных и эмбриональных имгинальных элементов у *Pieris brassicae*. ДАН СССР, 27, 7 : 762—765.
- Титова Л. К. 1949. Особенности роста ларвальных и имгинальных элементов в личиночной стадии развития *Pieris brassicae*. Уч. зап. ЛГУ, 20 : 181—206.
- Bauer V. 1904. Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Anat., 20 : 123.
- Brandt E. 1879. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Lepidopteren. Horae Soc. Ent. Ros., 15 : 68—83.
- Bullock T. 1948. Physiological mapping of giant nerve fiber systems in Polychaete Annelids. Physiol. comp. et oecol., 1 : 1—15.
- Cook P. M. 1951. Observation on giant fibers of the nervous system of *Locusta migratoria*. Quart. Journ. Micr. Sci., 92, 3 : 297—305.
- Ephrussi B. a. G. W. Beadle. 1936. A technique of transplautation for *Drosophila*. Amer. Nat., 52 : 218—225.

- Fielden A. 1960. Transmission through the last abdominal ganglion of the dragonfly nymph *Anax imperator*. Journ. Exp. Biol., 37, 4 : 832—844.
- Hess A. 1958. Experimental anatomical studies of pathways in the severed central nerve cord of the cockroach. Journ. Morphol., 103, 3 : 479—502.
- Hughes G. M. 1953. «Giant» fibers in the dragonfly nymphs. Nature, 171, 4341 : 87—88.
- Jordan H. J. u. H. Lullies. 1932. Leitung und refraktäre Periode bei den Fußnerven von *Aplysia*. Zeitschr. f. vergl. Physiol., 19 : 648—665.
- Power M. E. 1948. The thoracic-abdominal nervous system of an adult insect, *Drosophila melanogaster*. Journ. Comp. Neurol., 88, 3 : 347—410.
- Prosser C. L. 1950. Comparative animal physiology. Philadelphia. W. B. Saunders comp.
- Pumphrey R. J. a. A. F. Rawdon-Smith. 1937. Synaptic transmission of nervous impulses through the last abdominal ganglion of the cockroach. Proc. Roy. Soc., London, ser. B., 122 : 106—118.
- Roeder K. D. 1948. Organisation of the ascending giant fiber system in the cockroach (*Periplaneta americana*). Journ. exper. Zool., 108, 2 : 243—261.
- Roeder K. D. (edit.) 1953. Insect physiology. N. Y.
- Wigglesworth V. B. 1954. The physiology of insect metamorphosis. Cambr. Mon. in exp. Biol., Cambridge.

Кафедра энтомологии  
Ленинградского государственного университета,  
Ленинград.

#### SUMMARY

1. At the process of metamorphosis in *Lepidoptera* (*Antheraea pernyi* Guér. and *Saturnia pyri* L.) the development of direct nerve tracts from the last abdominal to the last thoracic ganglion carries out.

a. Abdominal connectives of the nerve chain of a caterpillar have no giant nerve fibres; diameter of all nerve fibres makes here not more than 5  $\mu$ .

b. Giant nerve fibres appear in the nerve system of *Lepidoptera* at the stage of pronymph and then grow raising up along the nerve chain; the growth of giant nerve fibres stops before pupation.

c. In pupae and butterflies giant nerve fibres are arranged into dorsal and ventral groups; diameter of the most large fibre in abdominal connectives of butterflies makes 12—15  $\mu$ .

2. At postembryonal development of *Lepidoptera* takes place the transition from the «relay» type of transmitting the nerve impuls along the abdominal section of the caterpillar's nerve chain to the «direct line» transmission over the system of giant fibres, passing without any synaptic intervals through the whole abdominal section of the nerve chain.

3. Abdominal section of the nerve chain of caterpillars is characterized by great fatiguability, phenomena of facilitation of transmission at repeated stimulation, availability of synaptic delay when impulse is passing through ganglion, relatively low lability and relatively low transmission rate of excitation along nerve fibre.

4. Potentials of action of giant fibres in the abdominal section of the nerve chain are revealed on the 4—5<sup>th</sup> day after the beginning of cocoonation. The speed of the transmission of the nerve impuls over growing nerve fibres pronymph — 60—70 cm/sec.

5. In pronymphs and diapausing pupae of *A. pernyi* and *S. pyri* the amplitude of potentials of giant nerve fibres in a given section of the nerve chain gradually depends on the distance between stimulated and registered electrodes. The transition from the decremented transmission of the nerve impuls on giant axons to decrementless signalling is completed at the pupal stage on the 15—18<sup>th</sup> day after overcoming diapause.

6. Lability of giant nerve fibres of pupa is higher than in pronymph. The speed of transmission is also increased and makes nearly 1 m/sec.

7. Excitation over giant nerve fibres of butterflies is transmitted decrementlessly. The speed of transmission makes 1.2—1.5 m/sec.

8. The development of the system of giant nerve fibres at metamorphosis in *Lepidoptera* is connected with the development of higher locomotor activity of butterflies as compared with that of caterpillars.