

Ю. Е. Мандельштам

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ДЕЙСТВИЯ
ФОСФОРОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ НА НАСЕКОМЫХ**[J. E. MANDELSTAM. PHYSIOLOGICAL MECHANISM OF INFLUENCE
OF PHOSPHORUS-ORGANIC COMPOUNDS UPON INSECTS]

Вопросы физиологии насекомых в последние годы привлекают внимание не только энтомологов, но также физиологов широкого профиля, биохимиков и даже физиков. Насекомые как высший этап развития одной из древнейших филетических линий — аннелиды — членистоногие — представляют большой теоретический интерес для выяснения целого ряда эволюционных закономерностей. Будучи исторически весьма древней группой животного мира, они, конечно, обладают рядом особенностей и отличий, которые отражают развитие их жизненных функций. Интерес к этой группе животного мира обусловлен также крайне широким распространением ее в природе, многообразием видов и непосредственным участием в ряде биологических процессов (почвообразование, распространение растительного покрова, уровень урожая, распространение болезней человека и животных и т. д.). Стремление человека познать и использовать биологические закономерности животного и растительного мира является одной из ведущих причин широкого изучения физиологии насекомых.

Давно уже известна различная чувствительность к ядохимикатам отдельных представителей класса насекомых, однако при изучении влияния этих веществ на ряд жизненных функций еще недостаточно уделяется внимания анализу интимных физиологических механизмов, непосредственно связанных с химической структурой соединения.

Применение в практике фосфорорганических соединений для борьбы с вредителями сельского хозяйства очень остро поставило вопрос о механизме действия этих соединений.

На позвоночных животных уже давно установлено, что высокая токсичность фосфорорганических соединений связана с их способностью тормозить холинэстеразу, фермент, который принимает участие в передаче нервного импульса в холинэргических синапсах. Строение синапса в настоящее время хорошо изучено с помощью электронного микроскопа и в нем различают пресинаптическую и постсинаптическую части. Не касаясь тонких деталей строения этих частей, необходимо указать, что в пресинаптических структурах происходит выделение химического вещества — медиатора, которое взаимодействует со специфическими образованиями (рецепторами) постсинаптического участка и осуществляет передачу нервного импульса на соответствующий эффектор. Физиологические механизмы передачи нервного импульса в центральной нервной системе, нервно-мышечных синапсах хорошо изучены на позвоночных животных на основе электрофизиологических и фармакологических методов исследования. Наиболее полно изучены холинэргические синапсы, характеризующиеся ацетилхолиновым медиатором и ферментом холинэстеразой, которая расщепляет ацетилхолин и обеспечивает чередование периодов возбуждения и относительного покоя. Появление специфических фармакологических препаратов, влияющих на отдельные фазы

передачи нервного импульса в холинэргических синапсах, открывает большие экспериментальные возможности. Используя ингибиторы холинэстеразы, можно способствовать накоплению избытков медиатора в синапсах; введением специальных блокаторов, конкурентно реагирующих с рецепторами постсинаптических структур и препятствующих тем самым действию медиатора, можно получить блок передачи и т. д.

Изучение специфики физиологических механизмов передачи нервного импульса у насекомых и роли холинэргических структур представляет большой теоретический интерес с эволюционной точки зрения, а кроме того, имеет значение для создания новых химических препаратов, действующих на ограниченные группы животного мира, а возможно, и на отдельных представителей класса насекомых.

Изучение этих вопросов было начато еще в 30-х годах Бакком с сотрудниками, которыми было показано несомненное участие холинэргических систем в нервном процессе у ряда беспозвоночных животных, за исключением членистоногих и высших моллюсков (Bacq, 1935, 1937; Bacq, Nachmansohn, 1937). Позже биохимическими исследованиями было установлено наличие ацетилхолина в нервной системе насекомых и взаимосвязь его накопления с торможением холинэстеразы (Corteggiani a. Serfati, 1939; Lewis, 1953; Chefurka, Smallman, 1956; Smallman, Fisher, 1958). Несмотря на приведенные литературные данные, указывающие на наличие компонентов холинэргических систем у насекомых, длительное время отрицался и даже сейчас ставится под сомнение (Sterenbourg, 1960) холинэргический механизм передачи нервного импульса у этой группы животного мира. Появление фосфорорганических инсектицидов антихолинэстеразного действия послужило толчком для изучения в этом направлении физиологии нервной системы насекомых.

Рядом авторов (Roeder, Kennedy, Sampson, 1947; Twarog, Roeder, 1957; Colhoun, 1960) было показано, что антихолинэстеразные вещества — тетраэтилпирофосфат, диизопропилфторфосфат — вызывают возбуждение нервных элементов VI абдоминального ганглия таракана. Однако число таких работ очень мало и в них почти не использовались фармакологические методы анализа. Нельзя признать удачным и выбор VI абдоминального ганглия, так как в нем наряду с соматическими элементами находится и каудальный отдел вегетативной нервной системы (Заварзин, 1950; Colhoun, 1960).

До сих пор окончательно не выяснены механизмы нервно-мышечной передачи у насекомых. Впервые А. К. Воскресенской на основе использования эволюционного метода для изучения отдельных функций удалось показать реактивность мышц насекомых к ацетилхолину. Локомоторные мышцы ряда насекомых на определенных этапах онтогенеза, а также после денервации давали контрактуру на примененный извне ацетилхолин (Воскресенская, 1945, 1947).

Эти факты, указывающие на значение холинэргических компонентов в мышечных системах насекомых, позволили Л. А. Орбели (1945) высказать предположение об общих закономерностях развития нервно-мышечных функций у наиболее высокоорганизованных представителей различных филетических рядов животного мира (позвоночные животные, с одной стороны, и членистоногие насекомые, с другой).

Целью настоящей работы явилось выяснение специфики физиологических механизмов передачи нервного импульса в центральных и периферических двигательных синапсах насекомых и характера действия некоторых антихолинэстеразных фосфорорганических препаратов.

МЕТОДИКА

Опыты ставились на вредящих стадиях двух видов насекомых: имаго азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) и гусеницах V возраста непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.). Саранча выводилась из кубышек в продолжении круглого года и

содержалась в теплицах при температуре 30—35°. Для опытов брались насекомые на 5—6-й день после окрыления. Гусеницы непарного шелкопряда получались из перезимовавших кладок и в связи с необходимостью свежего корма разводились только в летние месяцы.

Исследуемые вещества наносились на метаторакальный ганглий азиатской саранчи или вводились в разрез кожно-мускульного мешка гусеницы непарного шелкопряда с сохраненной брюшной нервной цепочкой или без нее. Одновременно с этим регистрировалась двигательная активность мышцы сгибателя голени прыгательной ноги саранчи, мотонейроны которой расположены в метаторакальном ганглии, а у гусеницы непарного шелкопряда записывалось суммарное сокращение кожно-мускульного мешка. От сухожилия сгибателя голени азиатской саранчи или от кожно-мускульного мешка шли лигатуры к подвижному рычажку, который записывал сокращение соответствующих групп мышц на движущемся барабане кимографа.

При изучении процесса передачи нервного импульса в центральной нервной системе саранчи раздражающие электроды устанавливались на коннективы между 1 и 2 абдоминальными ганглиями. В этой связи необходимо указать, что в метаторакальном ганглии происходит передача импульса с гигантских восходящих волокон, идущих от последнего абдоминального ганглия на сегментарные двигательные клетки. Нервно-мышечная передача изучалась на препарате мышцы сгибателя голени саранчи при раздражении двигательного нерва. Фармакологические вещества вводились в полость хитинового футляра ноги.

Все исследуемые вещества готовились на физиологическом растворе для насекомых по Хойлу (Hoyle, 1953).

Для гистохимического определения холинэстеразы была использована методика Кёлле и Фриденвальда в модификации Жеребцова (Gerebtzoff, 1959). Гистохимические реакции проводились на тотальном препарате мышцы сгибателя голени с последующим заключением в глицериново-желатиновый гель. Для сопоставления использовались препараты той же мышцы с нервными окончаниями, окрашенными метиленовой синью или импрегнированные серебром по Бельшовскому-Гросс. Для дифференцировки фермента были использованы растворы специфических ингибиторов: прозерин и диизопропилфторфосфат.

Специальная серия опытов была поставлена для сравнения токсичности отдельных препаратов на целом насекомом. Исследуемое вещество с помощью шприца вводилось в полость тела между сегментами брюшка саранчи. Определялась доза в расчете на 1 г веса насекомого и временная последовательность фаз отравления. Однако в настоящей статье эти материалы будут изложены лишь частично для подкрепления данных других серий опытов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На обоих видах насекомых была показана высокая эффективность никотина, вызывающего возбуждение в холинэргических синапсах позвоночных животных. Никотин при применении к ганглионарным струк-

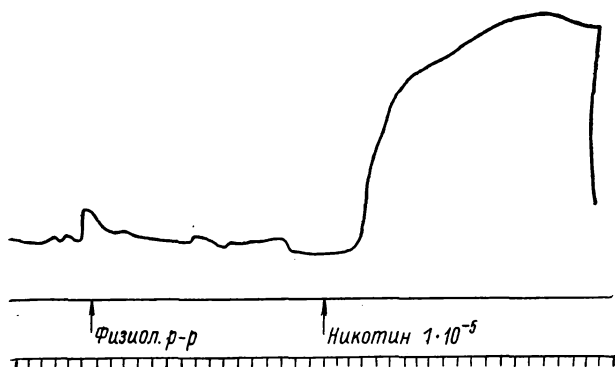


Рис. 1. Сокращение препарата кожно-мускульного мешка гусеницы непарного шелкопряда после нанесения 0.1 мл никотина $1 \cdot 10^{-5}$ на брюшную нервную цепочку. Отметка времени 1 сек.

турам насекомых в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ вызывал двигательную активность в виде отдельных быстрых сокращений с последующей контрактурой у саранчи (рис. 1), или просто контрактуру мышц тела гусеницы непар-

ного шелкопряда (рис. 2). Более высокие концентрации никотина вслед за обычным возбуждением вызывали полный блок проведения в ганглии.

В той же серии опытов изучено действие ряда антихолинэстеразных соединений: армина, препарата Р-2, прозерина, эзерина, ГД-42 (метил-

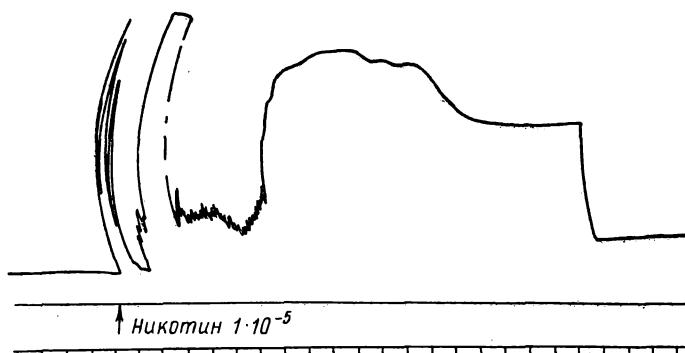


Рис. 2. Сокращение мышцы сгибателя голени азиатской саранчи после нанесения 0.1 мл. никотина $1 \cdot 10^{-5}$ на метаторакальный ганглий. Отметка времени 5 сек.

сульфометилат-О-этил-S-β-меркапто-этиловый эфир метилфосфиновой кислоты), ГД-7 (О-этил-S-β-меркапто-этиловый эфир метилфосфиновой кислоты). Все исследованные антихолинэстеразные препараты в различных концентрациях возбуждали мотонейроны метаторакального ганглия саранчи и брюшной нервной цепочки гусеницы непарного шелкопряда.

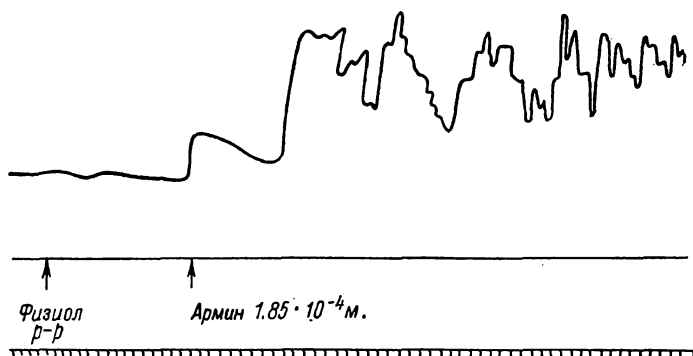
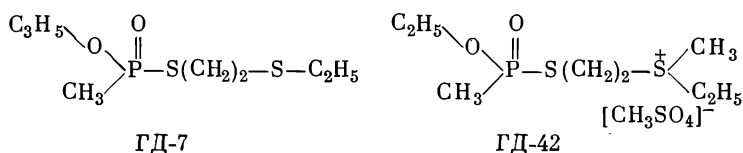


Рис. 3. Запись двигательной активности препарата кожно-мышечного мешка непарного шелкопряда после нанесения на брюшную нервную цепочку 0.1 мл армина $1.7 \cdot 10^{-4}$ м. Отметка времени 1 сек.

Возбуждение выражалось в двигательной активности соответствующих мышц, особенно длительной у непарного шелкопряда (рис. 3, 4). Армин, препарат Р-2, эзерин и ГД-7 всегда вызывали возбуждение нервных элементов ганглия при концентрациях порядка $1 \cdot 10^{-5}$. Незначительное увеличение этих концентраций блокировало передачу нервного импульса через ганглий. Особенно четко это наблюдалось в опытах с азиатской саранчой. Раздражение коннектив брюшной нервной цепочки после применения блокирующих концентраций антихолинэстеразных веществ не давало сокращения мышцы сгибателя голени прыгательной ноги.

В связи с работами Михельсона (1957) и другими на позвоночных животных, Хойла (Hoyle, 1955) и О'Брайна (O'Brien, 1960) на насекомых нам представлялось интересным исследовать действие 2 препаратов, отличающихся наличием или отсутствием заряда. Для этой цели были взяты 2 анги-

холинэстеразных препарата, изученных на нервной системе позвоночных животных, с сульфидной (ГД-7) и сульфониевой (ГД-42) серой, а также прозерин (с зарядом на азоте) и эзерин (без заряда).



Препараты ГД-42 и прозерин, соответственно имеющие заряд на атоме серы и азота, в растворах всегда находятся в ионизированном состоянии и обладают плохой растворимостью в липоидах. Они были значительно

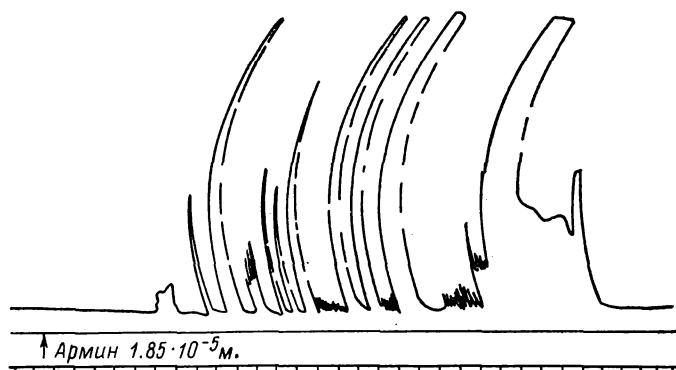


Рис. 4. Запись сокращений сгибателя голени азиатской сараңчи при действии армина 0.1 мл $1.85 \cdot 10^{-5}$ м. на метатарсальный ганглий. Отметка времени 5 сек.

менее эффективны, чем недиссоциированные в физиологическом растворе ГД-7 и эзерин. Прозерин в концентрациях $1 \cdot 10^{-3}$ и ГД-42 — $4 \cdot 10^{-4}$ м. лишь иногда возбуждали ганглионарные структуры и никогда не вызывали блока передачи.

В специальной серии опытов было проведено сравнение токсичности этих антихолинэстеразных препаратов при внутрисполостном введении интактной сараңчи. Оказалось, что летальная доза для препарата ГД-7, не имеющего заряда на атоме серы, в 100 раз выше, чем для ГД-42. Учитывая, что *in vitro* отмечаются обратные соотношения и антихолинэстеразная активность ГД-42, имеющего заряд на атоме серы, в 100 раз больше, чем ГД-7, большую токсичность препарата ГД-7 в опытах *in vivo* можно связать только с отсутствием заряда, что и облегчает проникновение препарата через оболочки нервной системы сараңчи.

Аналогичные результаты были получены с внутрисполостным введением эзерина, который оказался значительно токсичнее прозерина.

Высокая эффективность никотина, антихолинэстеразных препаратов и литературные данные о наличии холинэстеразы и ацетилхолина у насекомых позволяют высказать положение о существенной роли холинэргических механизмов в центральной нервной системе насекомых и их значении в механизме действия фосфорорганических ядов. Меньшая токсичность при внутрисполостном введении препаратов (ГД-42, прозерин), обладающих *in vitro* большим сродством к холинэстеразе, но находящихся в растворе в диссоциированном состоянии, позволяет высказать положение о существенной роли ионных барьерных механизмов в нервной системе насекомых.

Факты наличия холинэргических систем в ганглиях насекомых позволили нам попытаться проанализировать механизмы передачи нервного

импульса с помощью фармакологических препаратов-блокаторов (холинолитиков), холинорецептивных зон.

Было изучено действие холинолитических препаратов с третичным азотом (атропин, пентафен, ганглерон) и четвертичным (тетраэтиламмоний, гексоний). Все препараты с четвертичным азотом в отличие от препаратов с третичным азотом в растворе всегда находились в недиссоциированном состоянии.

На метаторакальный ганглий азиатской саранчи в продолжение 30 минут действовали раствором холинолитического препарата, после чего записывалась двигательная реакция сгибателя голени в ответ на электрическое раздражение коннектив брюшной нервной цепочки. В ходе экспериментов концентрации варьировались от $1 \cdot 10^{-3}$ до $1 \cdot 10^{-6}$, однако ни с одним из вышеперечисленных веществ не удалось получить блока передачи.

В связи с методическими трудностями электрического раздражения нервной цепочки у гусениц непарного шелкопряда при исследовании действия холинолитиков в качестве своеобразного теста был использован никотин, который всегда вызывал двигательную активность при наличии нервной цепочки. Применение тестирующих концентраций никотина ($1 \cdot 10^{-5}$) после вымачивания препарата кожно-мышечного мешка в растворе одного из перечисленных выше холинолитиков всегда вызывало обычную двигательную активность.

Опыты этой серии позволяют нам высказать предположение о специфичности холинорецепторов в нервной системе насекомых по сравнению с позвоночными животными, чем и объясняется, вероятно, неэффективность всех холинолитических препаратов. Связать эти факты с барьерными особенностями нервной системы трудно, так как не отмечалось разницы в действии соединений с третичным и четвертичным азотом.

В отношении нервно-мышечных синапсов фармакологический анализ дал значительно меньше положительного материала. Все исследованные антихолинэстеразные вещества даже в самых высоких концентрациях не изменяли характер передачи в этих синапсах.

В результате этих опытов возник вопрос: имеются ли вообще компоненты холинэргических структур в нервно-мышечных синапсах насекомых и какова их роль.

С помощью гистохимической методики определения локализации холинэстеразы удалось показать наличие фермента в локомоторных мышцах азиатской саранчи. Холинэстераза расположена по ходу нервных волокон вплоть до их концевых разветвлений и хорошо тормозится эзеринном и прозеринном. Однако каково непосредственное значение этого фермента для нервно-мышечной передачи, пока остается неясным, особенно в связи с полной неэффективностью всех антихолинэстеразных веществ и данными электронной микроскопии (Wigglesworth, 1958) об отсутствии холинэстеразы в постсинаптической мембране этих синапсов.

В то же время чувствительность отдельных мышц насекомых к ацетилхолину в обычных условиях и после денервации, наличие холинэстеразы, чувствительность к ацетилхолину мышц у прямых предков членистоногих — аннелид — позволяют предполагать, что эти механизмы имеют определенное функциональное значение и в нервно-мышечном приборе. Работами школы Л. А. Орбели было показано, что в ходе эволюции изменяется химическая чувствительность возбудимых структур. На более низких уровнях онтогенеза и филогенеза возбудимый субстрат, например мышца, обладает поливалентной химической чувствительностью — целый ряд неспецифических агентов способен вызвать его возбуждение. По мере появления нервного контроля происходит специализация и пространственная локализация этой чувствительности. Так, тонические и эмбриональные мышцы реагируют контрактурой на примененный извне ацетилхолин по всей поверхности своих волокон, в то время как

более специализированные быстрые мышечные волокна сокращаются только при введении ацетилхолина непосредственно в область синаптических структур.

Денервация мышц позвоночных животных позволяет обнаружить пройденные этапы формирования химической чувствительности. В денервированной мышце возникает поливалентная чувствительность к ряду агентов, и мышца снова приобретает способность реагировать на ацетилхолин по всей поверхности своих волокон, а не только в области синаптического контакта (Гинецинский, 1947).

Можно предположить, что в процессе эволюционного развития произошла дальнейшая специализация и сужение рецептивных зон в нервно-мышечных синапсах насекомых, причем степень этой специализации может быть значительно больше, чем это описано Гинецинским для мышечных систем позвоночных. Этот процесс может определяться уровнем развития конкретного представителя, его экологической специализацией и узкой функциональной специализацией отдельных мышечных систем. Наряду с этим не исключена возможность появления новых форм и механизмов передачи нервного импульса, наслаивающихся на холинэргические механизмы, которые как бы отражают пройденные этапы нервно-мышечных отношений.

Мультитерминальная иннервация, крайне интимный контакт аксональной поверхности с протоплазмой мышечной клетки (Edwards, Ruska, de Harven, 1958a, 1958b; Edwards, 1959), наличие ретикулярной сети, связывающей мышечную мембрану с отдельными фибриллами (Smith, 1961), дают морфологическую основу для исследования функциональных особенностей нервно-мышечных систем насекомых.

Дальнейшее изучение своеобразия нервно-мышечной передачи у насекомых представляет большой теоретический интерес, а также может помочь решить ряд вопросов избирательного применения химического метода борьбы с вредителями сельского хозяйства и синтеза инсектицидов направленного и специфического действия.

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы.

1. Антихолинэстеразные вещества: армин, эзерин, препараты ГД-7 и Р-2 при действии на ганглионарные структуры имаго азиатской саранчи и гусеницы непарного шелкопряда вызывают возбуждение их и последующий блок передачи нервного импульса.

2. Опыты с препаратами ГД-7 и ГД-42, эзерином и прозерином показали, что наличие заряда уменьшает токсичность антихолинэстеразных веществ. Незаряженные соединения значительно лучше проникают в центральную нервную систему насекомых. Это положение должно быть учтено при синтезе новых фосфорорганических инсектицидов.

3. Наши данные о высокой эффективности изученных антихолинэстеразных препаратов и некоторые литературные данные позволяют высказать положение о существенной роли холинэргических механизмов в деятельности центральной нервной системы насекомых и в механизме действия фосфорорганических инсектицидов. Неэффективность целого ряда холинэргических препаратов, вероятно, в первую очередь связана со спецификой холинорецептивных зон синапсов насекомых.

4. Значение гистохимически обнаруженной холинэстеразы для нервно-мышечной передачи у насекомых неясно, в связи с полной неэффективностью всех антихолинэстеразных веществ в этих синапсах. Механизм передачи возбуждения в этих синапсах у насекомых представляет большой теоретический и определенный практический интерес и требует дальнейших исследований в эволюционном аспекте.

ЛИТЕРАТУРА

Воскресенская А. К. 1945. Исследование функциональных свойств локомоторных мышц насекомых. Тр. Физиолог. инст. им. И. П. Павлова, 1 : 29—43.

- Воскресенская А. К. 1947. Функциональные особенности нервно-мышечного прибора крыльев насекомых. Физиолог. журн. 33 : 381—392.
- Воскресенская А. К. 1959. Функциональные свойства нервно-мышечного прибора насекомых. Изд. АН СССР.
- Гинецинский А. Г. 1947. Холинэргическая структура мышечного волокна. Физиолог. журн. СССР, 33 : 413—428.
- Заварзин А. А. 1950. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. Избр. труды, 3. Изд. АН СССР : 1—420.
- Михельсон М. Я. 1957 (ред.). Физиологическая роль ацетилхолина и изыскание новых лекарственных веществ. Сборник, Л.
- Орбели Л. А. 1945. Эволюция нервно-мышечного прибора. Тр. Физиолог. инст. им. И. П. Павлова, 1 : 3—12.
- Басқ Z. M. 1935. Recherches sur la physiologie et la pharmacologie du systeme nerveux autonome. Les esters de la choline dans les extraits de tissus des invertébrés. Arch. Intern. Physiolog., 42 : 24—42.
- Басқ Z. M. 1937. Nouvelles observation sur l'acetylcholine et la cholinesterase chez les invertébrés. Arch. Intern. Physiolog., 44 : 174—188.
- Басқ Z. M. et D. Nachmansohn. 1937. Cholinesterase in invertebrate muscles. Journ. Physiolog., 89 : 368—371.
- Chefurka W., B. N. Smallman. 1956. The occurrence of acetylcholine in the housefly *Musca domestica*. Can. Journ. Biochem. Physiolog., 34 : 731—742.
- Colhoun E. H. 1960. Acetylcholine in *Periplaneta americana* (L.). The significance of esterase inhibition in intoxication, acetylcholine levels and nervous conduction. Can. Journ. Biochem. Physiolog., 38 : 1363—1376.
- Corteggiani E., A. Serfati. 1939. Acetylcholine et cholinestrase chez les insects et les Arachnides. C. R. Soc. Biolog., 22 : 1124.
- Edwards G. A. 1959. Fine structure of multiterminal innervation of insect muscle. Journ. Biophysic. Biochem. Cytolog., 5 : 241—244.
- Edwards G. A., H. Ruska, E. de Harven. 1958a. Electron microscopy of peripheral nerves and neuromuscular junctions in the wasp leg. Journ. Biophysic. Biochem. Cytolog., 1 : 107—114.
- Edwards G. A., H. Ruska, E. de Harven. 1958b. Neuromuscular junctions in flight and tympanal muscles of cicade. Journ. Biophysic. Biochem. Cytolog., 4 : 251—256.
- Gerebtzoff M. A. 1959. Cholinesterases. London.
- Hoyle G. 1953. Potassium ions and insect nerve muscle. Journ. Exp. Biolog., 30 : 121—135.
- Hoyle G. 1954. Changes in the blood potassium concentration of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratoroides* L. et F.) during food deprivation, and the effect on neuromuscular activity. Journ. Exp. Biolog., 31 : 260—270.
- Hoyle G. 1955. The effects of some common cations on neuromuscular transmission in insects. Journ. Physiology, 127, 1 : 90—103.
- Lewis S. E. 1953. Acetylcholine in blowflies. Nature, 172 : 1004—1005.
- O'Brien R. D. 1960. Toxic phosphorus esters. Ac. Press N. Y.
- Roeder K. D., N. K. Kennedy, E. A. Sampson. 1947. Synaptic conduction to giant fibers of the cockroach and the action of anticholinesterases. Journ. Neurophysiolog., 10 : 1—10.
- Smallman B. N., R. W. Fisher. 1958. Effect anticholinesterases on acetylcholine levels in insect. Can. Journ. Biochem. Physiolog., 36 : 575—586.
- Smith D. 1961. The structure of insect fibrillar flight muscle. A study made with special reference to the membrane system of the fiber. Biophysic. Biochem. Cytolog., 10. Suppl., 2 : 123—158.
- Sterenburg J. 1960. Effect of insecticides on neurophysiological activity in insects. Journ. Agricul. Food. Chem., 8 : 257—261.
- Twarog B. M., K. D. Roeder. 1957. Pharmacological observation on the desheathed last abdominal ganglion of the cockroach. Ann. Entomolog. Soc. Amer., 50 : 231—237.
- Wiglesworth V. B. 1958. Distribution esterase in nervous system and other tissues of the insects *Rhodnius prolixus*. Quart. Journ. microsc. sci., 99 : 441—450.

Институт эволюционной физиологии
им. И. М. Сеченова АН СССР,
Ленинград.