LÉGZÉSVIZSGÁLATOK AZ AMERIKAI FEHÉR SZÖVŐLEPKE /HYPHANTRIA CUNEA DRURY/ DIAPAUZA-BÁBJAIN

Doktori értekezés

Irta:

V a r j a s L á s z l ó

Szeged,
1963.

JATE KÖZPONTI KÖNYVTÁRA
Folyóiratok
Szeged

Diss. B 626

TARTALOM

BEVEZETÉS . . . . . 1. oldal

A ROVAROK METAMORFÓZISA . . . . . 7. "

A ROVAROK DIAPAUZÁJA . . . . . 6o. "

VIZSGÁLATI ANYAG . . . . . 1o3. "

VIZSGÁLATI MÓDSZEREK . . . . . 121. "

Cianidos vizsgálatok . . . . . 121. "
Széndioxidos vizsgálatok . . . 123. "
Anaerobiózis vizsgálatok . . . 124. "
Az O_2-fogyasztás mérése . . . . 129. "
A légzési hányados meghatározása 131. "

A KISÉRLETI EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK 134. "

Cianidos vizsgálatok. . . . . 134. "
Széndioxidos vizsgálatok . . . 142. "
Anaerobiózis vizsgálatok . . . 151. "

ÖSSZEFOGLALÁS . . . . . 18o. "

BEFEJEZÉS . . . . . 182. "

IRODALOM . . . . . 183. "

BEVEZETÉS

Az állatélettani kutatások területén a rovarfiziológia kétségtelenül kiemelkedő szerepet játszik. A gerinctelenek köréből a rovarok mellett talán csak a puhatestüek képeznek még élettani vonatkozásban hasonló intenziven vizsgált csoportot. A rovarfiziológia jelentőségének megértéséhez elég csupán utalnunk a legismertebb rovarélettani müvek, KUZNYECOV /78/, ROEDER /92/, CHAUVIN /111/ és WIGGLESWORTH /128/ munkáinak adatgazdagságára. Ha e nagy előrehaladás okát keressük, egyrészt figyelembe kell vennünk a csoportra jellemző magas fajlétszámot, a formák és életmódok sokféleségét, másrészt az ember életével összefüggő, sokrétü gyakorlati szempontokat. A kutatásokat feltétlenül elősegitette a relative kicsi, de többségében makroszkópikus testméret, a nagy szaporaság, viszonylag rövid élettartam, és a rendszerint könnyü és jól kontrollálható tenyészthetőség.

A rovarélettan napjainkban különösen számos vonatkozásban nyujt segitséget az alkalmazott tudo-

mányoknak /pl. növényvédelem, parazitológia, méhészet, selyemhernyó-tenyésztés/, s mint az állatélettan része, különösen a köztakaró, a légzés, a kiválasztás és az érzékszervek élettana területén ad több uj ismeretet. Egyes kérdésekben /pl. neuro-humorális szabályozás, repülés, ösztönök, diapauza, fejlődésélettan/ kiváltképp sok az általános biológiai értékü eredmény.

E tudományág fejlődése az utébbi évtizedben méginkább meggyorsult, és ez például az idevonatkozó szakirodalom hihetetlen kibővüléséből is kiolvasható. A nemzetközi rovartani kongresszusokon mind nagyobb számban jelentkeznek fiziológiai tárgyu előadásokkal, s az Annual Review of Entomology hasábjain is egyre több élettani tárgyu közlemény lát napvilágot. 1957. óta már külön folyóirat /Journal of Insect Physiology/ áll a rovarfiziológusok rendelkezésére. A fejlődés egyenes következménye a rohamosabb differenciálódás, kisebb szaktémákra szakadás. Igy ma már mind gyakrabban találkozhatunk a rovarfiziológia csupán egy-egy speciális területével foglalkozó munkával, mint amilyen pl. NOVÁK /87/, PFLUGFELDER /89/, USATINSZKÁJA /119/ és WIGGLESWORTH /129/ könyve.

Ujabban - elsősorban a holometabol rovarok esetében - egyre többször felmerül az az igény is, hogy

az egyes fejlődési alakok, sőt gyakran ezek különböző fejlődési szakaszainak eltérő élettani sajátosságaival alaposabban is tisztában legyünk. A fejlődésélettan rendkivüli fontosságát más tudományágakra vonatkozóan - a bábstádium, illetve a diapauza kapcsán - a következőkben néhány utalással is szeretném alátámasztani.

Az ökológia, amikor valamely rovarnál igyekszik megállapitani bizonyos környezeti tényezőre nézve a faji optimumot és amplitudót, az előfordulást esetleg megakadályozó pesszimális faktort, vagy ha éppen a faj legstenőkebb stádiumára kiváncsi, nem nélkülözheti az egyes fejlődési stádiumok lényegesebb fiziológiai sajátságainak ismeretét. A klimatikus tényezőkkel kapcsolatban a mérsékelt égőv alatt külön hangsulyt nyernek az áttelelő formák, s miután nagyon sok rovarfaj báb-, illetve diapauza-alakban vészeli át a téli időszakot, ökológiai szempontból is nagyon lényeges ezen formák pontosabb megismerése.

A zoocönológia az idiobiológiai species megjelölés helyett a synbiológiai populáció fogalmát használja, és ezzel bizonyos aktuális faji tulajdonságokat helyez előtérbe más, csak látensen, potenciálisan létező sajátságokkal szemben. BALOGH /8/ munkájában kiemeli, hogy egy populáció aktuális és potenciális

tulajdonságai között éppen a holometabol rovaroknál a legkifejezettebb a különbség. Ezeknél beszélünk pl. külön bábpopulációról. Más-más pupuláció más-más aktuális fiziológiai tulajdonságokkal rendelkezik, amelyek ismerete az életközösségekben játszott szerep megitéléséhez is gyakran elengedhetetlen.

Ha a produkciós biológia területére megyünk át, itt is hasonló problémákkal találkozhatunk, hiszen valamely rovar különböző életszakaszaiban, fejlődési stádiumaiban, az életközösség anyag- és energiaforgalmában is eltérő szerepet játszhat. GERE /42/ pl. a Hyphantria cunea-ról megállapitotta, hogy életének első szakaszában /hernyó/ akkumuláló, a bábállapottól kezdve dekomponáló tipusu szervezet. Az állat jellegét elsősorban élettani sajátosságai /táplálékfogyasztás és -hasznositás, kiválasztás, légzési anyagcsere/ alapján tudjuk megállapitani. Ilyen alapon az is egyre világosabban látszik, hogy a heterotróf szervezeteknél a konszumens-reducens elhatárolás sokszor mennyire nehéz. GERE /43/ is látja, hogy inkább csak kvantitativ különbségekkel állunk szemben, amely főként az anyag- és energia-raktározás miként jében fejeződik ki. Egy képzeletbeli sort kell tehát feltételeznünk, amelynek egyik végén a legszélsőségesebb vagy akár csak hipotetikus konszumens, a másik végén a legszélsőségesebb

vagy ugyancsak akár hipotetikus reducens formák foglalnak helyet. A heterotróf szervezeteket, azok különböző fejlődési szakaszait, sőt talán egyes fiziológiai állapotaikat e skála különböző pontjain kell elhelyeznünk. Egy rovarbáb vagy diapauza állapotu rovar anyag- és energiaforgalom szempontjából viszonylag zárt rendszer, és mint ilyen, nem lehet tipikusan konszumens, amely szervezetének energiakészletét növeli, de kimondottan reducens sem, amely jelentős mennyiségü energiát tesz szabaddá. Az ilyen formát valahol a hipotetikus skálánk reducens felén helyezhetjük el. Hasonló meggondolások alapján az is megállapitható, hogy a báb fejlődése elején és végén erősebben reducens, a diapauza pedig, ha konszumens jellegü formánél /lárva, táplálkozó imágó/, annak konszumens jellegét, reducens sajátságu alaknál /tojás, báb, afág imágó/ annak reducens jellegét csökkenti.

A növényvédelem egyik fontos kutatási területe a kártevő rovarok tulnépesedésének /gradációjának/ kérdése. A gradobiológia kutatásai szerint a gradáció fellépése, külső abiotikus és biotikus tényezők mellett függ a kérdéses faj adott populációjának biopotenciáljától /nőstények arányszáma és fekunditása/ és mortalitásától. A populáció eme tulajdonságai a báb- vagy diapauza-stádium idején erősen változhatnak, ami azután

döntően befolyásolja a következő generáció vagy évjárat egyedszámát. Éppen ezért rendkivüli fontosságu a biopotenciált és mortalitást befolyásoló tényezők és azok hatásainak megállapitása az emlitett életszakaszokban is. Természetesen valamely környezeti tényező azon foka az optimális, amelynél legkisebb lesz a százalékos pusztulás /különösen a nőstényekre nézve/, és legnagyobb a nőstények termékenysége. A bábstádiummal kapcsolatban eddig részletesebben csak a hőmérsékleti optimum kérdését vizsgálták. KOZSANCSIKOV és MASZLOVA /74/, JASIČ és MACKO /65/, JANDA és KOCIÁN /66/, továbbá AGRELL /2/ adatai alapján megállapitható pl., hogy a bábstádium idején optimális az az állandó hőmérséklet, amelynél legkisebb a suly- és lipoidveszteség, és az egész időszak alatt felvett O_2 és leadott CO_2 mennyisége. Lehetséges, hogy ilyen vagy hasonló kritériumok alapján több tényezőre nézve is megvizsgálhatjuk a legkedvezőbb fejlődési körülményeket.

Mielőtt kisérleteim ismertetésébe kezdenék, a vizsgálatok témájával összefüggő néhány kérdéssel, a rovarok metamorfózisának, és diapauzájának legújabb problémájával szeretnék foglalkozni, szemmel tartva a legujabb kutatási eredményeket. E kissé részletesebb tárgyalást az idevonatkozó, összefoglaló jellegü magyar nyelvü munkák hiányával szeretném indokolni.

A ROVAROK METAMORFÓZISA

A rovarok egyedfejlődésére jellemző a postembrionális fejlődési szakasz jellegzetes változásainak sorozata, amelyeket együttesen átalakulás vagy átváltozás /metamorphosis/ névvel szoktak megjelölni. A metamorfózis során a kezdetben általában intenziven táplálkozó és periódikusan vedlő egyed /a fejlődés kezdetén: lárva vagy másnéven álca/ átmegy egy többé-kevésbé fokozatos vagy főként a fejlődés végére koncentrált differenciálódási folyamaton, amelynek eredményeként kialakul az ivaréretett nemző /imago/. A metamorfózisnak többféle tipusát ismerhetjük fel, amelyeket különbözőképpen igyekeztek csoportositani. Az alábbiakban röviden DUDICH /34/ osztályozását ismertetem.

A metamorfózis bizonyos eseteiben /ha a lárva oligomer/ a testszelvények száma is megemelkedik /anamorphosis/, legtöbbször azonban /holomer lárvák!/ a szelvényszám változatlan /holomorphosis/. Az utóbbi tipuson belül az imaginális differenciáció lefolyása, illetve a lárvális élethez való szervezeti

adaptáció alapján különböző fokozatokat állapitottak meg. Közvetlen fejlődésről /epimorphosis/ akkor beszélünk, ha a differenciálódás viszonylag egyenletes és a lárva, amelynek speciális lárvakori szervei még nem alakultak ki /elsődleges, primer lárva/ szervezeti felépitésében és életmódjában közel áll az imágóhoz. A tökéletlen átalakulás /hemimetamorphosis seu hemimetabolia/ esetében az imaginális differenciáció a postembrionális fejlődés végén a legerőteljesebb, s a lárva, amely már speciális lárvakori szervekkel is rendelkezik /másodlagos, szekunder lárva/, szervezetében és életmódjában is erősebben különbözik az imágótól. Legfejlettebb formának tekinthető a tökéletes vagy teljes átalakulás /holometamorphosis seu holometabolia/. Az imágó kialakulása itt főként a postembrionális fejlődés utolsó szakaszában és egy sajátos fejlődési alakban /báb/ történik meg. A lárvának merőben eltérő életmódja miatt is, jól differenciált lárvakori szervei vannak /harmadlagos, tercier lárva/.

Több szerző, például IMMS /62/ és ujabban PFLUGFELDER /9o/ is a metamorfózisnak két fő tipusát különbözteti meg: hemimetabolia és holometabolia. A régebbi kutatók a hemimetabolia helyett inkább a

heterometabolia megjelölést használták, mint például HANDLIRSCH /5o/ vagy WEBER /12o/. Az előbbiekben részletesebben ismertetett felosztásban viszont, amelyhez a számos altipust nem lehet itt most elsorolni, a hemimetabolia és a heterometabolia fogalma sokkal szükebb értelmü. A továbbiakban a metamorfózis tárgyalása során csak a holometaboliára, pontosabban a holometabolia tipica-ra szeretnék szoritkozni.

A rovarok metamorfózisának szerteágazó problémáit - amelyek tulajdonképpen a legtágabban értelmezett összehasonlitó fejlődéstan körébe tartoznak - sokan és régóta kutatják, de e területen is jobbára csak az utóbbi évtizedek hoztak lényeges előrelépést. A kérdés e helyen is többirányu megvilágitást kiván, amelyek mindegyike a metamorfózis valamely aszpektusát ragadja meg.

A holometabolia /tipica/ kapcsán - az egységes szemlélet kedvéért is - szükségesnek látszik néhány fogalom tisztázása, pontosabb körülirása. A rovaroknál általában beszélhetünk fejlődési alakokról, életszakaszokról és fejlődési szakaszokról. Fejlődési alakok az ontogenezis során fellépő, lényeges vonásokban eltérő egyedtipusok, amelyek a holometabol rovaroknál: a tojás, lárva, báb és imágó. A lárvaalak egyik sajátos, utolsó megjelenési formája az előbáb /praepupa/ és hasonló-

képpen a bábalak speciális formája - az irodalomban eddig meg nem különböztetett - utóbáb /postpupa/. Egy-egy életszakasz megfelel valamely fejlődési alaknak. Igy beszélhetünk tojás-, lárva /vagy lárválís/, báb- /vagy pupális/ és imágó- /vagy imaginális/ stádiumról. A tojás stádium a tulajdonképpeni embrionális stádium, az utána következők együtt a postembrionális életstádiumot képezik. Hasonló alapon a praepupa alaknak a praepupa-stádium, a postpupa alaknak a postpupa stádium felel meg. A fejlődési szakaszok a morfo-, organo-, hiszto-, fizio- /stb./ genezis főbb szakaszai. Ezek: az embrionális, a lárválís, pupális és imaginális /utóbbi három együtt a postembrionális/ fejlődés.

Ugy tünik, hogy a fejlődési szakaszok nem pontosan fedik a hasonló elnevezésü fejlődési alakokat, illetve életszakaszokat. A lárválís fejlődés csak a praepupáig, ill. a praepupa-stádiumig számitható, viszont a pupális fejlődés már ez utóbbi szakaszban megindul. Hasonlóképpen a pupális fejlődés csak a postpupa alakig, ill. postpupa-stádiumig tart, és ettől már az imaginális fejlődés veszi kezdetét.

Szükséges megmagyaráznom, miért tartom lényegesnek az eddig is elismert praepupa alak, ill. stádium jelentőségének kihangsulyozását, és ezzel párhuzamosan a postpupa alak, ill. stádium bevezetését. Ezzel meg-

világitható az is, miért nem esnek egybe pontosan a rovaroknál az életszakaszok és fejlődési szakaszok. Az emlitett két alaknál /prae- és postpupa/ a külső forma /lárva, ill. báb/ lényegében már nem fedi a belső differenciáltságot /báb, ill. imágó/. Mindez kapcsolatos a vedléssel és a bábra jellemző sajátos folyamatokkal /hisztolizis-hisztogenezis/. A régi kutikula elválását nem követi azonnal annak levetése, ez csak akkor következik be, ha az állat az uj testalakot és testtagoltságot elnyerte és az uj epidermisstrukturákat felépitette. A régi kutikula alatt tehát erős differenciálódási folyamat zajlik le, és ez már lényegében az uj fejlődési szakasz kezdete. Ez a lárva vedlései során is megfigyelhető, a kérdéses esetekben azonban még az erősebb foku hisztolizis, ill. hisztogenezis is közrejátszik. A bábfejlődésre tipikusnak mondható, elsősorban a belső szervekre értelmezett hisztolizis már a praepupánál megindul; az ezzel ellentétes folyamat, a hisztogenezis, viszont a postpupa alaknál már lényegében befejeződött. Éppen ezért a praepupában a bábfejlődés folyamatai zajlanak, a postpupánál ellenben nem. A postpupa alak, ill. stádium meglétére nézve hivatkozhatok a különböző élettani vizsgálatok és biokémiai analizisek adataira, amelyekre például BUCK /16/ is felfigyel, és amelyek

AGRELL-t /5/ arra késztették, hogy a bábstádiumban a hisztolizis, majd a hisztogenezis dominálásával jellemzett két periódus után, differenciáció néven egy harmadik szakaszt is megkülönböztessen. Számos kutatási eredmény arra mutat, hogy a bábstádium legvégső időszakában hirtelen és másirányu változások következnek be, amelyek mintegy az imágó-szintre való beállást, és bizonyos fokig a vedlési /kelési/ előkészületeket mutatják. Mindez észrevehető például az O_2-fogyasztás, a vércukorszint, a teljes redukálóanyagtartalom, a nukleinsav- és fehérje N-tartalom, a szervetlen P-tartalom, ATP-áz aktivitás alakulásán.

A praepupa, ill. postpupa stádium bekövetkezése az állat habitusán is felismerhető. Bábozódás előtt a lárva mozdulatlanságba mered, lassan felveszi a leendő báb alakját és köztakarója elszineződik /praepupa/. A bábstádium végén általában megfigyelhető, hogy az állat szokatlanul merev, és a kutikulán gyakran már előtünnek a későbbi imágó egyes testrészei, rajzolatai, szinei /postpupa/. Itt emlithetem meg, hogy az imágó kibuvása mennyire nem a differenciálódás befejeztéhez kötött, hanem például csak bizonyos napszakban történik meg, és meghatározott külső körülmények /hőmérséklet, légnedvesség/ mennyire befolyásolhatják. HERING /58/ emliti, hogy valamely lepke a báb kiszineződése után

csak 9 nappal kelt. Bár a praepupa és postpupa alak és stádium elfogadása indokoltnak látszik, különösen a postpupára nézve még további adatok és bizonyitékok szükségesek. A két stádium kezdetének megállapitása például még meglehetősen bizonytalan.

Kivánatosnak tartom a metamorfózis fogalmának pontosabb körülhatárolását is. Beszélhetünk szükebb és tágabb értelemben vett metamorfózisról. A holometabol rovaroknál indokolt főként e megkülönböztetés. Szükebb értelemben metamorfózis azon változások összessége, amelyek a lárva táplálkozásának befejezte és a kifejlett imágó megjelenése között játszódnak le. Ez magában foglalja a praepupától az imágó kibuvásáig, pontosabban a végleges habitus elnyeréséig terjedő fejlődési időszakot. A régebbi vizsgálók a holometabol rovarok metamorfózisát sokszor ilyen vonatkozásban értelmezték. A tágabb értelemben vett metamorfózis a postembrionális élet hosszabb időszakát foglalja magába, kezdve a lárvális stádiumtól egészen az ivaérettség bekövetkezéséig. Mindezt arra alapoznám, hogy az imágó fogalmához az ivaérettség is hozzátartozik és másrészt az imágó szervezetének kialakulása már a lárva-fejlődés kezdeti szakaszaiban - ha rejtetten is - megindul. NOVÁK /86/ a holometabol rovaroknál a metamorfózis időszakának az utolsó lárvastádiumot és a bábstádiumot tartja,

viszont ugyanakkor ő az, aki külön is hangsulyozza, hogy bizonyos imaginális kezdemények már a kezdeti lárvastádiumban jelentős fejlődésen mennek keresztül. Az előbb kifejtett nézetet - ugy gondolom - az is támogatni látszik, hogy egyes, a metamorfózisban irányitó szerepü hormonok /JH, MH/ a csirasejtek éréséhez is szükségesek.

A következőkben a szükebb értelemben vett metamorfózis biológiájára és a báb /bábstádium/ jellemzésére szeretnék kitérni. A szükebb értelmü metamorfózis biológiájának jelenségei három fő szakaszra oszthatók: 1. bábstádium előtti, 2. bábstádium alatti és 3. bábstádium utáni jelenségek.

A bábstádium előtti időszak kezdetét jelzi, hogy a lárva befejezi táplálkozását, bélcsatornája fokozatosan kiürül és az állat egyre feltünőbb nyugtalanságot, mászkálási ösztönt árul el. A bábstádium előtti jelenségek három egymásutáni szakasza a következő: 1. bábozódási hely felkeresése, 2. védelmi vagy rögzitő berendezés elkészitése, 3. bábozódás. Az első kettőre néha nincs szükség /pl. szabadon uszó szunyogbáboknál/; esetleg mindkettő vagy csak egyik korlátozott. A gazdaszervezetben bábozódó paraziták például nem keresnek fel külön bábozódási helyet, s nem készül védelmi berendezés, ha már a lárva is ilyenben élt /pl. Psychidae/, ill.

tonnabábok esetében. A legtöbb rovar bábozódásra rejtett, napfénytől, csapadéktól, talajnedvességtől, mechanikai hatásoktól és bizonyos fokig ragadozóktól és parazitáktól védett helyet keres fel. Egyes rovaroknál a báb viszonylag szabadon, valamely tárgyhoz felerősitve fejlődik. A nappali lepkék bábjainak némelyike pl. hátsó testvégével /cremaster!/ rögzül /pupa suspensa/, és fejjel lefelé lóg. Mások nemcsak a testvéggel kapaszkodnak, hanem még egy tortájékon átvetett szál is tartja őket /pupa cingulata/. A bábok nagyrésze valamilyen védőburokban fekszik, amelyet összefoglaló néven bábbölcsőnek, bábágynak vagy bábszövedéknek nevezhetünk. Ez néha, pl. növények belsejében bábozódóknál, meglehetősen tökéletlen, és esetleg csak valamely üreget elzáró réteg, fal képviseli. A bábbölcső vázát, összetartását a lárva fonalakká merevedő váladéka biztositja, amellett azonban beépitheti testéről lehulló szőreit, rágcsálékát és ürülékét, valamint különböző idegen anyagokat is, mint pl. növényi részeket, talajrészecskéket. A védőburok nagysága és alakja általában a bábhoz idomul, vastagsága, szilárdsága azonban eléggé különböző lehet. Gubóról /cocon/ általában akkor beszélünk, ha a védőtok anyaga egészében a lárva szövedéke és a burok meglehetősen szilárd.

Ha a védőtok elkészült, ill. a bábozódásra készülő lárva rögzitette magát, bekövetkezik a praepupastádium. Ennek vége felé az állat időnként meg-megrándul, elülső testszelvényei mindinkább megduzzadnak, mig végül megtörténik a bábbá vedlés, a tulajdonképpeni bábozódás /bábulás/. Az elülső testfélen a lárvális kutikula felhasad és ezt az állat görcsös rángások, gyürüző mozgások közben hátrafelé tolja, majd teljesen kibujik belőle.

Magára a bábstádiumra általában a kifelé való passzivitás jellemző. A bábállapot ideje belső és külső tényezők függvénye. Fajonként és ivaronként is eltérő, és bizonyára a genetikus konstitucióval is kapcsolatban áll. A külső befolyásoló tényezők közül elsősorban a hőmérséklet és a légnedvesség jön számitásba. Polivoltin /évente több generáció!/ fajoknál az egyes generációk bábstádiumának időtartama rendszerint eltér. Diapauza közbeiktatódása erős változást eredményez. A bábstádium utolsó szakasza a postpupa-stádium, amely - mint szó volt róla - egyes külső jelekből is felismerhető.

A bábstádium utáni jelenségek a következő szakaszokra oszthatók: 1. kibuvás, 2. védelmi berendezés elhagyása, 3. bábozódási hely elhagyása és 4. az imágó végleges habitusának felvétele. Ha nincs védelmi

berendezés, vagy ha a kibujt imágó nem távozik messze a bábozódás helyétől, a 2. és 3. pontban foglaltak természetesen elmaradnak, vagy legalábbis korlátozottak. Az u.n. pupicol formáknál a kibuvás sem történik meg. A bábon /pontosabban postpupán/ először felhasad a kutikula, rendszerint preformált helyeken, és ezután az állat elhagyja a bábhüvelyt. A védőtok /pl. gubó/ elhagyása vagy már előre elkészitett nyiláson keresztül, vagy lazább helyen történik, vagy komolyabb mechanikai munkára, a tok feltörésére, átrágására van szükség. Előfordul, hogy az imágó valamilyen váladékot bocsát ki, amely a tok anyagát oldja. A bábozódási helyet az állat azonnal elhagyja, és ilyenkor gyakran távolabbra is elmászik. Növények belsejéből olykor már maga a báb /pontosabban postpupa/ vergődik ki. Ha a bábozódás talajban történt, a bábozódási hely elhagyása sokszor a rovar jelentős munkájába kerül. A védelmi berendezés és bábozódási hely elhagyása mindig nagy sietséggel történik, és az imágó csak akkor nyugszik meg, ha szárnyai teljes kifejlesztéséhez alkalmas helyet talál. Itt azután megkapaszkodik, szárnyait lassan, rendszerint függőleges helyzetben kiterjeszti, miközben azok fokozatosan megmeredvednek. A bábstádium utáni jelenségek valamely szakában történik meg a meconium kibocsátása is. E periódus vé-

gét a tökéletesen fejlett imágó aktivitásának megkezdése jelzi.

A rovarbáb /pupa, chrysalis/ - nem számitva egyes fátyolkák és szunyogok vizben uszkáló bábjait - relative passziv szervezet. Ez kifejeződik mozdulatlanságában, vagy legalábbis korlátozott mozgásképességében, differenciált érzékszervek hiányában, és hogy viszonylag zárt élő rendszer. Ez a viszonylagos zártság azt jelenti, hogy csak gáz- vagy gőz-állapotu anyagokat vehet fel vagy adhat le környezetébe. Nem táplálkozik, csupán a levegő oxigénjét fogyasztja, s anyagcseréjének termékeiként CO_2-t és vizgőzt bocsát ki. A báb passziv jellegével összefügg külső hatásokkal szemben meglehetős védtelensége, amelyet azonban jelentősen kompenzál a megfelelő bábozódási mód, ill. védett bábozódási hely megválasztása.

A specifikus, provizórikus, coenogenetikus jellegü pupális szervek száma kevés. Ilyenek a báb rögzitésére szolgáló testfüggelékek /cremaster, a szövedék falához erősitő serték, horgok és egyéb nyulványok/ vagy az imágó kibuvását elősegitő berendezések /pl. tüskék a védőtok felszakitására, ill. a báb kimászásának elősegitésére/. A legtöbb báb sötét szinü és rajztalan, szemölcsök, kiemelkedések is ritkábban fordulnak elő. A báb alakja, testtagoltsága különben már

az imágóét mutatja, s a báb kutikuláján legtöbbször felismerhetők az imágó külső szervei, szkulpturái.

A bábban az imágó testfüggeléei fejlődhetnek tulnyomó részben a testhez simulva-ragadva. Ez jellemző a fedett- vagy mumia-bábokra /pupa obtecta/. Más esetben szinte mindegyik külön-külön, a testtől némileg elálló kutikula-hüvelyben fejlődik, s ez a szabad báb /pupa libera/ sajátsága. A tonnabáb /pupa coarctata/ a szabad báb egy válfajának is felfogható, amely az utolsó, megszilárdult lárvabőrben mint valamely gubóban foglal helyet.

Ezek után a metamorfózis folyamatait, a bekövetkező változásokat, és azok okait kivánom részletezni. A rovarmetamorfózis morfogenetikai folyamataiban két egymásután lezajló és mind kisebb egységre kiterjedő jelenséget, a determinációt és differenciálódást ismerhetjük fel. A determináció meghatározza, hogy valamely egység látens potenciái közül melyik realizálódik, a differenciálódás pedig maga a realizálódási folyamat, amely kialakitja a specifikus funkcióra képes definitiv szerkezetet. NOVÁK / 87 / szerint a differenciálódás egymásutáni kémiai, morfológiai és funkcionális differenciálódásból áll.

WIGGLESWORTH /129/, aki e folyamatokra nagy hangsulyt helyezett, a metamorfózist a polimorfizmus egyik

speciális esetének tartja. Szerinte a holometabol rovar trimorf szervezet, amely embrionális korban potenciálisan lárva, báb és imágó. Ezek közül posztembrionálisan először a lárva-alak realizálódik, mig a másik két forma látens marad, de - és ez WIGGLESWORTH szerint a jellemző - csak időlegesen, mert hiszen később a báb, majd az imágó válik aktuálissá.

Az u.n. szövetspecifikus determináció teóriája szerint, amelyet NOVÁK /86/ GEIGY és PORTMAN /1941/, valamint HADORN /1941/ nevéhez füz, a korai embrionális stádiumban /egyesek szerint már a zygotában/ determinálódik, hogy a csira mely részéből milyen tipusu /lárvális, imaginális/ strukturák fejlődnek.WILLIAMS /132/ szerint a későbbi tor területéről kiinduló két "hullám" egyike először a lárvális szerveket, a másik azután a pupális és imaginális szerveket determinálja.

A determináció /és bizonyos foku differenciálódás/ megtörténte után a rovar szervezetében különböző általános struktura-tipusok figyelhetők meg, amelyek a következők: 1. lárvális, 2. pupális, 3. imaginális, és 4. lárvo-imaginális strukturák. Ezek mindegyike a neki megfelelő életszakaszban funkcionál, és ezért arra differenciálódik. A lárvo-imaginális strukturák valamennyi postembrionális fejlődési alaknál funkcióképesek. A pupális strukturák elsősorban a köztakaróra kor-

látozódnak. A metamorfózis alapvető kérdései szempontjából ezért kétségtelenül a lárválís és imaginális strukturák a legfontosabbak. A struktura-tipusokra jellemző az egymásközötti többé-kevésbé mozaikszerü elrendezés. Lárválís vagy imaginális struktura lehet ezért nemcsak egész szerv /pl. a lárva sajátos végtagjai, az imágó szárnykezdeményei, ill. szárnyai/, hanem akár annak csak kis része. Egy lárválisan müködő szervben /lárválís struktura/ az imaginális kezdeményt képviselő sejtfészkek az imaginális strukturát képviselik. Az egyes struktura-tipusok egymással bizonyos értelemben függetlenek is. Ez részben kapcsolatos azzal, hogy egészükben más-más általános differenciáltsági fokon állnak, másrészt a metamorfózis hormonokra eltérően reagálnak. Független evolúciójuk szintén szembetünő. Metafizikus szembeállitásuk természetesen értelmetlen, hisz mindig egymás rovására fejlődnek, és a rovarszervezet eme különböző tipusu szerkezeti elemek ellenére egységes egészként müködik.

Ez előzők alapján a metamorfózis fogalmát közelebbről is meghatározhatjuk. A tágabb értelemben vett metamorfózis az összes imaginális struktura postembrionális differenciálódása, amelynek van lárválís, a holometaboláknál különösen kifejezett pupális, továbbá ima-

ginális szakasza. A szükebb értelemben vett metamorfózis a legtöbb imaginális struktura differenciálódásának fő szakasza, amely ezért a holometabolákná fő-ként a pupális fejlődési időszakra terjed ki. Ez előbbi lényegében növekedéssel együttjáró felépülési folyamat, az utóbbi növekedéshez már nem kötött átépülési jelenség. A felépülés mértékét az imágó differenciáltsága adja, az átépülés fokát pedig nyilvánvalóan a lárva és imágó szervezete közötti különbség határozza meg.

A metamorfózis külső és belső átalakulásokkal jár. Külső átalakulás az imágó testnagyságának, testalakjának és testtagoltságának, továbbá epidermisstrukturáinak és testfüggelékeinek létrejötte. A külső átalakulás igy érinti a köztakarót, annak szerkezetét, szinét, skulpturáit és függelékeit, az imágó testnyilásainak /száj-, végbél-, ivarnyilás, stigmák/, végtagjainak /láb, szárny/, szájszerveinek és érzékszerveinek kialakulását. A metamorfózis során a testalak rendszerint a lárváénál zömökebbé válik, az egyes testtájak élesebben elkülönülnek és a testszelvények összeolvadása kifejezettebb lesz. A lábak tagoltabb, differenciáltabb formát öltenek, fejlettebb érzékszervek /pl. összetett szemek/ alakulnak ki, és uj szervként fellépnek a szárnyak és ivarszervek.

A belső átalakulás szorosan kapcsolódik a külsőhöz. Különösen kifejezett az izomzat jelentős részének átépülése, ami főleg a tor /repülőizmok!/, a lábak és szájszervek izomzatát érinti. A középbél rendesen megrövidül, az utóbél pedig meghosszabbodik. Az idegrendszer az imágónál erősebb koncentráltságot és differenciáltságot mutat.

A metamorfózis /tulnyomóan a pupális fejlődés/ során tulajdonképpen két ellentétes folyamat játszódik le. Az egyik nevezhető lárválisleépülésnek, a másik imaginális felépülésnek. Ez előbbi folyamat differenciált strukturákat érint /lárválisstruktúrák/, az utóbbi relative differenciálatlan struktúrákból indul /imaginális strukturák/. A lárválisleépülés helyet és tápanyagot ad a növekedő és fejlődő imaginális strukturáknak, az imaginális felépülés viszont helyet és tápanyagot igényel. E két folyamat /főként a külső átalakulás vonatkozásában/ sajátos vedlésekkel /bábbá vedlés, az imágó kibuvása/ és /elsősorban a belső átalakulást illetően/ a hisztolizis-hisztogenezis jelenségeivel kapcsolatos. Lárválisleépülésnek felel meg a régi kutikula leválasztása és a lárválisstrukturák hisztolizise. Imaginális felépülés az uj kutikula szekréciója, másrészt az imaginális strukturák hisztogenezise.

Érdemes foglalkoznunk a pupális fejlődésre nagyon jellemző hisztolizis és hisztogenezis kérdésével. A probléma tárgyalásához a bevezetésben idézett rovarélettani müvek megfelelő fejezetein kivül segitségül vettem még IMMS /62/, HANDLIRSCH /5o/ és WEBER /120/ munkáit.

A szövetoldás /histolysis/ a lárvális struktúrák pupális fejlődés alatti totális dezorganizációja, dezintegrálódása, lizise, amely főleg a mezo- és entodermális képződményeket érinti. Az érintett strukturák terjedelme szerint beszélhetünk akár sejt- vagy szervoldásról /cytolysis, organolysis/ is. AGRELL /4 / egyébként használja a citolizis /és citogenezis/ kifejezést.

A hisztolizis lényegére és közvetlen okaira vonatkozóan az irodalomban számos nézettel találkozhatunk. Egyesek extracellularis emésztési folyamatnak tartották. HANDLIRSCH /5o/ emlit olyan véleményt, mely szerint a lárva szétbomlott középbeléből kilépő szekrétum emészt. ANGLAS /19oo/ szerint a fagociták választanak ki emésztő fermentet /liocitózis/. Manapság mindezekkel szemben inkább az autolizis és fagocitózis látszik bizonyitottnak.

Az autolizis a szövetek spontán vagy más uton bekövetkező degenerációja, mely közben esetleg magából a szövetből is szabadulnak fel citolitikus ágensek. Auto-

lizist okozhat egyesek szerint káros anyagcsereter-mékek felhalmozódása. BATAILLON /1893/ szerint a lárvális szövetek az átalakulás beköszöntével asphyxiát szenvednek, és az ekkor felhalmozódó CO_2 okoz auto-lizist. BISHOP /1926-32/ más eredetü acidosist tar-tott az autolizis kiváltójának. TIEGS /1922/, MURRAY és TIEGS szerint a lárvális szövetek tulnövekedése miatt a sejtek diffuziós táplálkozása többé lehetet-lenné válik, és ez vezet a degenerációra. NOVÁK /86/ e szempontból bizonyos növekedési faktor /GF, ill.JH/ elvesztését tartja lényegesnek.

Más kutatók a fagocitózis mellett törnek lán-dzsát. Általában a hemocitáknak tulajdonitanak fagoci-táló képességet. KOVALEVSZKIJ /1887/ és VAN REES /1888/ szerint lárva-korban a lárvális szövetek bizonyos anya-gai gátlás alatt tartják a fagocitákat, amely gátlás azután a bábstádium beköszöntével hirtelen megszünik. Vannak, akik ilyen esetben a fagociták valamiféle ak-tiválását tételezik fel. Ma egyelőre vitatott, hogy az autolizis és fagocitózis közül a különböző fajok-nál, valamint egy fajnál is a szervezet más-más részén melyik van tulsulyban, illetőleg a két folyamat milyen mértékben összekapcsolt. Nagyon valószinünek látszik, hogy előbb az autolizis indul meg, és a már részben degenerálódott szövetet kezdik ki a fagociták. Ez kü-

lönben BERLESE és EVANS /1936/, valamint ujabban WIGGLESWORTH /129/ véleménye.

A szövetfejlődés /histogenesis/ az imaginális strukturák pupális fejlődés alatti növekedése és differenciálódása. Az érintett strukturák szempontjából beszélhetünk sejt-, ill. szervfejlődésről /cytogenesis, organogenesis/ is. A hisztogenezis kiinduló pontjai és organizációs centrumai az u.n. imaginális kezdemények vagy imaginális csirák, amelyeknek közös sajátságuk, hogy lárválisan általában nem funkcionálnak, a pupális fejlődés kezdetén még relative differenciálatlanok és a hisztolizist elkerülik. Felfedezésük LYONETT /1762/ nevéhez füződik, jelentőségükre pedig először WEISMANN /1864/ mutatott rá. WIGGLESWORTH /129/ szerint a látens imágó szervezetét látható formában reprezentálják. Már rendszerint a lárvális fejlődés kezdetén felismerhetők olyan sejtcsoportok, amelyek embrionális szinten maradt hisztoblasztjai további mitózisokra, növekedésre és differenciálódásra való képességüket sokáig megőrzik. Ezekre a sejtfészkekre használták, és még ma is gyakran alkalmazzák az imágó /imaginális/-korong /imaginal disc, Imaginalscheibe/ megjelölést. Ez a morfológiai meghatározás főként csak a köztakaróval összefüggő kezdeményekre érvényes, de ezeknél is jobbára csak a kezdeti állapotot tükrözi, hiszen legtöbbjük a lárvafejlődés végén

már korántsem korong alaku. A szükebb értelemben vett metamorfózis kezdetéig sok imaginális kezdemény már bizonyos foku differenciálódáson megy keresztül. Ez talán a végtagkezdeményeknél a legszembetünőbb.

Az imaginális csirák közül a testfüggelékek kezdeményei olykor a lárvális szerv belsejében vagy az alatt, az epidermishez kapcsolódva indulnak fejlődésnek /pl. a lábak kezdeményei/, máskor a későbbi fekvésnek megfelelő helyen /pl. szárnykezdemények/. A növekedés előrehaladtával a holometabol rovaroknál az ilyen kezdemény többé-kevésbé betürődik, miáltal nemcsak fokozottabb védelmet nyer, hanem fejlődéséhez is több tér áll rendelkezésére. Az ilyen imaginális kezdemény jellegzetes képet mutat; maga a tulajdonképpeni szervkezdemény legtöbbször egy u.n. peripodiális membránnal határolt peripodiális üregben fekszik. Az addig betürődve fejlődő, a köztakaróhoz csatlakozó imaginális kezdemény a praepupánál türődik ki a bábbá vedlés előtt a régi kutikula alá. IMMS /62/ ir magának az imágó fejének, torának és potrohának /köztakaró!/ kezdeményeiről is. Dipteráknál pl. megfigyelték, hogy fej epidermisének kezdeménye a szemekkel, csápokkal és szájszervekkel összefüggésben, ugyancsak betürődött állapotban található meg. A bábbá vedlés előtt azonban -

igy is felfoghatjuk - tulajdonképpen az egész epidermis imaginális kezdeménnyé válik. Ez azzal lenne kapcsolatos, hogy bizonyos funkcionális, szekréciós állapotában, az előző kutikula-réteg leválasztása után egészében is némileg differenciálatlanabb állapotba kerül, hogy azután - nem utolsósorban a hormonkörnyezettől függően - felvehesse uj szerkezetét.

Az imágó belső szerveinek kezdeményei lehetnek valamely belső szerv differenciálatlan részei /pl. az idegrendszer egyes elemei, a középbél regenerációs sejtfészkei/, vagy hozzájuk kapcsolódó, jobban elkülönült sejtcsoportok /pl. az imaginális elő-, és utóbél kezdeményét képező cardia-, ill. pylorus- és rectum-tájéki imaginális gyürü, az uj Malpighi-edények bazális fekvésü kezdeményei, és az imágó trachea-rendszerének csirái a lárvális főtörzsek mentén/. Bizonyos mesenchyma-sejtcsoportok szintén imaginális kezdeményként szolgálhatnak /pl. valószinüleg a végtagizmok kiindulását képező, a megfelelő végtagkezdemények alatti sejtfészkek, vagy az imágó csirtesténck - ha az legalább részben uj képződmény - kiinduló pontjai/. Az imaginális törzsizomzat kezdeményeiről nincs tudomásunk. Az izomzat átépülése, ill. uj izmok kialakulása különben is bonyolultabb folyamatnak látszik, amely-

ben pl. szerepet tulajdonitanak az epidermisből leváló egyes sejteknek, u.n. myoblast-oknak.

A hisztogenezis megindulását többféle tényezővel hozták kapcsolatba. Egyesek szerint az imaginális kezdemények valamiféle gátlása szünik meg hirtelen. ANGLAS /1901/ azt tartotta, hogy a lárvális szövetek bizonyos exkrétuma a lárvális időszak alatti inhibitor, mig KOPEC /1924/ a lárva agyának tulajdonitott ilyen gátló hatást. Más vélemények szerint inkább a csirák aktiválása történik a pupális fejlődés kezdetén. PÉREZ /1902, 1910/ a növekedésnek indult ivarmirigyek szekrétumában látta a kérdéses aktivátort, bár ujabban többnyire hormonális serkentésre gyanakszanak. FREW /1928/ in vitro kisérleteiben azt tapasztalta, hogy egyes imaginális kezdemények csak a báb hemolimfájának jelenlétében fejlődnek tovább.

A továbbiakban a metamorfózis alatti fiziológiai és biokémiai változásokkal szeretnék foglalkozni. A már emlitett rovarfiziológiai müvek mellett e részeknél még főként NEEDHAM /85/ és PFUGFELDER /89/ munkáira támaszkodnék.

A metamorfózist kisérő fiziológiai és biokémiai változások - akárcsak az anatómiai és hisztológiai jellegüek - tulajdonképpen már a bábfejlődés, ill. bábstá-

dium előtt megfigyelhetők. Az átalakulással például szorosan összefügg, hogy a lárvák fejlődésük során jelentős mennyiségü tápanyagokat halmoznak fel, főként zsir és glükogén formájában. Ami érdekes, a zsir és főként a glükogén felszaporodása még a táplálkozás befejezte után is folytatódik. Ilyen járulékos zsirtartalom-emelkedést észlelt DRILHON /1935/ a Saturniánál és Attacus-nál. Bábozódás előtti glükogén-felgyülemlést tapasztalt a Bombyx-nál BATAILLON és COUVREUR /1892/, valamint BATAILLON /1893/, a Prodema-nál BABERS /7/, a Heliothis-nál DITMAN és WEILAND /31/. PFLUGFELDER /89/ szerint az Apis-lárva, CHAUVIN /111/ szerint a Gastrophilus-lárva bábozódás előtti szárazanyagának kb 1/3 része glükogén. COUVREUR szerint a glükogén zsir átalakulásából keletkezik, bár WEINLAND ezt tagadja. PFLUGFELDER zsirt és fehérjét emlit glükogén-forrásként. WYATT és KALF /136/ szerint e kérdésnél a hemolimfában kimutatható trehalóz is számitásba jöhet.

A bábozódás előtt - éppen az előkészületekkel kapcsolatban - a lárva erős sulyvesztést mutat, ami mind a szárazanyag-, mind a viztartalomra kiterjed. JASIČ és MACKO /65/ szerint a Hyphantria-nál a sulycsökkenés bizonyos optimális hőmérsékleten a legkisebb. Egyesek ugy tartják, hogy főként vizvesztés történik

/KELLNER-SAKO-SAWANO, 1887, Bombyx; VANEY-MAIGNON, 1959, Bombyx; WEINLAND, 1905-7, Calliphora; SHINODA, 1925, Dictyoploca; HELLER, 1926, Deilephila; GERE, 1956, Hyphantria/. A védőtok, gubó készitése mindenekelőtt sok fehérje felhasználásával jár. A gubószövés alatt FLORKIN /1937/ szerint a vércukorszint magas. YAGI /1924/, GAMO és YAMAGUCHI /1927/ a hemolimfa vezetőképességének és ozmotikus nyomásának, BISHOP /1923/, BISHOP, BRIGGS és RONZONI /1926/ pH-jának és CO_2-tartalmának megváltozását tapasztalta. Bábbá vedlés előtt a légzés /O_2-fogyasztás = HELLER, 1926, Argynnis, Celerio; CO_2-termelés = BATAILLON, 1893, Bombyx; LUCIANI - LO MONACO, 1893, Bombyx/, valamint a redukálóanyag-tartalom /a hemolimfában = BISHOP-BRIGGS-RONZONI, 1925; FREW, 1929; HELLER- MOKŁOWSKA, 1930; KUWANA, 1937; az egész testben = EVANS, 1932-34; CRESCITELLI- TAYLOR, 1935; LUDWIG- ROTHSTEIN, 1949/ maximumot mutat. Vedlés idején - mint PFLUGFELDER is emliti - nő a tirozin-és tirozináz-tartalom.

A bábstádium alatt mind az élő-, mind a szárazsuly csökken, bár ennek mértéke fajonként és a külső körülményektől függően is különböző. BUCK /16/ hivatkozik olyan esetekre is, amelyeknél a suly szinte változatlan marad. A sulycsökkenés a bábstádium különböző szakaszaiban nem egyforma ütemü. Némely esetben viszony-

lag egyenletes esést tapasztaltak az élő- és szárazsulyban egyaránt /STRAUS, 1911, Apis; GERE, 1956, Hyphantria/, vagy csak az élősulynál /KELLNER- SAKOSAWANO, 1887, Bombyx; VANEY- MAIGNON, 19o5, Bombyx/. Az általánosabb észlelet azonban, hogy a bábstádium első és utolsó időszakában erősebb a sulycsökkenés /WEINLAND, 19o5-7, Calliphora; HELLER, 1926, Argynnis, Celerio; KONOK, 1957, Tenebrio; JASIČ- MACKO, 1961, Hyphantria/. AGRELL /2/ általánosságban foglalkozva a báb sulycsökkenésének problémájával, megállapitotta, hogy ez egyrészt a légzés és párologtatás intenzitásától, másrészt az RQ értékétől függ. A transpiráció természetesen csökkenti a sulyt, a légzéssel kapcsolatban azonban - ha az RQ o,727-nél kisebb - még sulynövekedés is történhet. A légzés és párologtatás együtt azonban általában mindig csökkenti a testsulyt.

A viztartalom CHAUVIN /111/ szerint a Sarcophaganál és Calliphora-nál csökken, DITMAN és WEILAND /31/ viszont a Heliothis-nál, GERE /42/ a Hyphantria-nál eléggé meggyőzően a viztartalom emelkedését mutatta ki, amit az előbbi két szerző a glükogén oxidációjával hozott összefüggésbe. A hamutartalom GERE szerint a Hyphantria-bábnál nem változik.

A rovarbábok légzésére áttérve, szólnunk kell az O_2-fogyasztás és CO_2-termelés mellett az RQ, a tran-

spiráció és a hőtermelés alakulásáról is. SPALLANZANI /18o7/ csak ugy általánosságban jegyezte meg, hogy a lárva és az imágó /lepkéknél/ 2-3-szor erősebben lélegzik, mint a báb. A későbbi vizsgálatok egyértelmüen azt mutatták, hogy emellett a bábstádium középső időszakában a légzés külön is még erősen lecsökken. AGRELL /2 / szerint például a Phalera-nál a kezdeti értéknek csak mintegy lo %-át adja. Igy tehát a báblégzés /akár O_2-fogyasztás, akár CO_2-termelés/ időbeli változásának ábrázolása minden esetben V-alaku görbét /diapauza-báboknál, ahol a középső periódus elnyujtott, U-alaku görbét/ mutat. Ilyen jellegzetes V-görbét kaptak: NEWPORT /1936, Sphinx/, REGNAULT- REISET /1849/, BATAILLON /1893, Bombyx/, LUCIANI- LO MONACO /1893, Bombyx/, SOSNOWSKY /19o2, Musea, Lucillia/, WEINLAND /19o6, Calliphora/, TANGL /19o9, Ophyra/, KROGH /1914, Tenebrio/, BODINE-ORR /1925, Drosophila/, FINK/ 1925, Leptinotarsa, Hippodamia, Hylemia, Ancylis, Popillia, Crioceris, Macrocentrus/; TAYLOR/ 1926, Phormia, Lucillia/; HELLER/ 1926, Argynnis, Celerio/; JANISCH/ 1927/; ROMEIS- WÜST/ 1926/; JANDA-KOCIAN/ 1932-33, Tenebrio/; KOZSANCSIKOV-MASZLOVA /1935, Agrotis, Ephestia, Loxostege/; WOLSKY/ 1938, Drosophila/; BELL/ 194o, Galleria/; SCHWANN/ 194o, Vanessa/; AGRELL/ 1947, 1949, Phalera, Calliphora/; KURSZANOV-

VISZKREBENCEVA/ 1953, Bombyx/; KONOK/ 1957, Tenebrio/. A légzési hányados a bábstádium folyamán hasonló V-görbe szerint alakul, az idevonatkozó adatokat azonban más helyen, saját kisérleteim megtárgyalása során szeretném előhozni. A hőtermelés BALZAM /1933/ szerint a Lymantria-nál, TAYLOR és CRESCITELLI /1937/ szerint a Galleria-nál ugyancsak a V-görbét mutatja, és a transpiráció értékeinél is hasonló menetet tapasztaltak, mégpedig KONOK /7o/ a Tenebrio-nál, WEINLAND /19o5-7/ pedig a Calliphora-nál. Mint majd látni fogjuk, az anyagcsere néhány más mutatója is kapcsolatba hozható a légzés eme alakulásával.

A metamorfózis fiziológiájával foglalkozó kutatókat régóta izgatja a kérdés, hogy lényegében milyen belső változások huzódnak meg az anyagcsere eme sajátos változásai mögött. KROGH /1914/ szerint a légzés a jelenlévő organizált szövetek mennyiségével arányos. NEEDHAM /85/ a szövetek müködőképességét tartja lényegesnek, és szerinte ezek a bábstádium középső periódusában jobbára funkcióképtelenek. A szélső magasabb értékeket igen gyakran a hisztolizis és hisztogenezis egymásutáni és energiafogyasztó folyamataival kapcsolták össze. Ez volt például HELLER /1925/ és FINK /1925/ véleménye, de alapjában PFLUGFELDER /89/ is ezt a nézetet vallja. Már HENNEGUY /19o4/ és NEEDHAM /85/, de

ujabban BUCK /16/ és KONOK /7o/ is inkább arra hajlik, hogy az átépülés egészében fokozatos, és a hisztolizis és hisztogenezis tulajdonképpen párhuzamosan egymás mellett zajlik le. KONOK említi például WIGGLESWORTH-ot /1953/, aki szerint a Drosophila-nál a hisztogenezis már a légzési minimum elérése előtt befejeződik. Egyesek ugy vélik, hogy a szélső maximumok a lárvális, illetve imaginális izmok aktivitásának, tónusának tulajdonitható. NEEDHAM ezzel kapcsolatban TANGL-nak /19o9/ az Ophyra-nál tett megfigyeléseit említi, de KONOK is érinti e problémát. Meglehetősen egyedülálló AGRELL-nek /1949/ az a nézete, hogy a két maximum az ekkor fokozottabb aminosav-oxidációval magyarázható, ami kapcsolatos azzal, hogy ilyenkor - AGRELL szerint - alacsonyabb a fehérje-szintetikus aktivitás.

WIGGLESWORTH /128/ a kérdést a trachea-rendszer átépülésével hozta összefüggésbe. Szerinte e folyamat során a bábstádium középső periódusában a szövetek átmenetileg bizonyos fokig anaerob körülmények közé kerülnek. A szerző ezt azzal igazolná, hogy ezidőtájt a vér is savasabbá válik, és CO_2-kapacitása csökken /savas anaerob metabolitok!/, az RQ alacsony /tökéletlen zsiroxidáció!/, és a bábstádium végén, a maximum elérése után az O_2-fogyasztás ismét esik /az "O_2-adósság" kiegyenlitése megtörtént/. WIGGLESWORTH teóriája ellen

szólnak DREHER /1936/ vizsgálatai, aki az Apis-nál a trachea-rendszer folyamatos átépülését tapasztalta. JANDA és KOCIAN /66/ szerint a Tenebrio-báboknál a stigmák nagy részének elzárásakor sem változik meg az O_2-fogyasztás. WOLSKY /1941/ egyenesen azt találta, hogy a szövetekben a pO_2 éppen a minimális O_2-fogyasztás idején a legnagyobb. A cáfolók sorából végül még SCHWANN-ra /1o4/ kell hivatkoznunk, aki tiszta O_2-atmoszférában tartott báboknál is a normálishoz hasonló légzésgörbét tudott megállapitani.

A légzés V-görbe szerinti alakulását illetően ujabban elsősorban a légzőenzimek mennyiségében vagy aktivitásában beálló változásokban látják a kérdés kulcsát. SCHWANN /194o/, WOLSKY /1941/ és AGRELL /3/ szerint az össz-dehidrogenáz aktivitás V-görbe szerint változik. Ugyanezt állitja WOLSKY /1938/, SACKTOR /1951/, továbbá BODENSTEIN és SACKTOR /1952/ a citokróm-citokrómoxidáz rendszer /legtöbbször mint szukcinoxidáz-rendszer/ aktivitásáról.

A légzés változásai kapcsán még megjegyezhetjük, hogy bábbá vedlés után közvetlenül az O_2-fogyasztás rendszerint kissé megemelkedik, az imágó kibuvása előtt pedig lecsökken. Érdekes, hogy a V-görbe egyes szárainak meredeksége és ezzel a légzésminimum időpontja is KOZSANCSIKOV és MASZLOVA /74/ vizsgálatainál füg-

gött a bábok eltartási körülményeitől: magasabb hőfokon az első, alacsonyabb hőfokon az utolsó szakasz volt rövidebb. A bábstádium egész időszaka alatt felvett O_2 /ill. leadott CO_2/ mennyisége a régebbi kutatók /pl. KROGH/ szerint minden körülmények között állandó, a későbbi vizsgálatok - amelyekről a bevezetésben már említés történt - azonban mégis arra mutattak rá, hogy ez a környezeti tényezőkkel /pl. hőmérséklet/ kapcsolatosan változik, és minimális értéke megfelel az állat optimumának.

A rovarbábok szénhidrát-anyagcseréjével foglalkozva ki kell térnünk mindenekelőtt a poliszacharidok /glükogén mint tartalék-tápanyag, kitin mint vázanyag/ és cukrok /főként glükóz/ mennyiségének változásaira. A bábstádium során - az irodalom adatai szerint - a glükogén-készlet szinte teljes mértékben felhasználódik. A csökkenés gyakran gyors, és rendesen egyenletes, bár AGRELL /5/ kimutatott bizonyos ingadozásokat. A glükogén-tartalomra vonatkozóan sok adatot szolgáltattak a Bombyx-on végzett vizsgálatok /BATAILLON és COUVREUR, 1892; BATAILLON, 1893; VANEY és MAIGNON, 1905; KOTAKE és SERA, 1909; LUDWIG és ROTHSTEIN, 1949/. A glükogén mennyiségének csökkenését mutatta még ki DITMAN és WEILAND /31/ a Heliothis-nál, BABERS /7/ a Prodenia-nál. CHAUVIN /111/ szerint a Tenebrio-nál és

Melasoma-nál teljesen el is tünik. A báb kitintartalma nő, amint ezt pl. BABERS a Prodenia-nál, GERE /42/ a Hyphantria-nál igazolta.

A báb glükóz-tartalma néhány adat szerint /BATAILLON, 1893, Bombyx; KONOK, 1957, Tenebrio/ a bábstádium középső periódusában maximumot mutat, tehát alapjában forditott V-görbe szerint változik. A teljes redukáló-anyag tartalom alakulásában HELLER és MOKLOWSKA /1930/ a Celerio-nál hasonló lefutást észlelt.

A szénhidrát-anyagcsere lényeges momentumai a poliszaccharidok szintézise és mobilis szénhidrátok keletkezése. SZISZAKJÁN és KUVAJEVA /116/ szerint a Bombyx bábstádiumának első szakaszában /proteolizis!/ defoszforilációval kapcsolatos poliszaccharid-szintézis, az utolsó periódusában /fehérje-szintézis!/ az összetett cukrok /valószinüleg glükogén/ foszforilációval összefüggő felhasználása játszódik le. WEINLAND /124/ a Calliphora bábfolyadékában cukorból kiinduló kitin-szintézist észlelt, amely nyugalomban hagyott folyadékban és O_2 jelenlétében erősebb. BABERS /7/ szerint a Prodenia-nál glükogénből és fehérjéből képződik a kitin. KONOK /70/ a kitin-szintézis szempontjából a glükóztartalmat is jelentősnek tartja.

A mobilis szénhidrátok /főként glükóz/ természetesen elsősorban a glükogénből hasadnak le. Ezt említi például CHAUVIN /111/, míg KONOK /7o/ emellett a zsirt is felhozza szénhidrát-forrásként. HITCHCOCK és HAUB /1943/ szerint a Phormia-nál a bábstádium folyamán először főként fehérjékből, később pedig lipidekből képződik szénhidrát. WEINLAND /124/ a Calliphora bábfolyadékában élénk cukorképződést mutatott ki, s ennek valószinü forrásaként fehérjéket említ. A glükóz-egységek mobilizálásában WYATT és KALF /136/ szerint a trehalóznak is szerepe van, amelynek mennyisége különben a bábstádium idején felére csökken.

A monoszacharidoknak /pontosabban a cukor-foszfátoknak/ közvetlenül az energia-szolgáltatásban is kiemelkedő funkciójuk van. SZMOLIN /117/ szerint a Bombyx-nál a bábstádiumban jelenik meg a fruktóz-6-P és a fruktóz-1,6-diP, és ezt ő az ekkor fokozottabb, a PASTEUR-effektussal kevésbé elnyomott glükolizissel hozta kapcsolatba. KURSZANOV és VISZKREBENCEVA /77/ Bombyx-en végzett vizsgálatai szerint a glükóz, illetve a fruktóz-1,6-diP növeli a bábfolyadék O_2-fogyasztását.

A báb zsirtartalmát /meghatározva rendesen mint össz-lipid tartalom/ tartják általában a legfontosabb

energiaforrásnak. A zsirtartalékok jelentős része - ugymint a szénhidrát - felhasználódik, bár HELLER /1926/ szerint a Celerio-nál a zsirfogyasztás csak kisfoku. A zsirtartalom csökkenését mutatta ki VANEY és MAIGNON /19o5/, TANGL/19o9/, CRESCITELLI és TAYLOR /1935/, BUSNEL és DRILHON /1937/, valamint MELAMPY /194o/. A zsir bizonyos mennyisége - CHAUVIN /111/ szerint az Apis-nál 25 %-a, PFLUGFELDER /89/ szerint lepkebáboknál kb 1/5 része - megmarad az imágó tartalékának.

Több szerző egybehangzó adatai arra mutatnak, hogy a zsirfelhasználás a bábstádium első és utolsó szakaszában erősebb. Ez szintén összevág az emlitett V-görbékkel. STRAUS /1911/ az Apisnál, LEVINSON és SILVERMAN /1954/ a Musca-nál, GERE /1956/ a Hyphantria-nál kapott ilyen zsirfogyasztási adatokat. CHAUVIN /111/ szerint ez jellemző általában a Diptera-bábokra. WEINLAND /126/ szerint a Calliphora-nál a bábstádium idején több a szabad zsirsav. AGRELL /5/ adatai a zsirsavakra nézve ugyancsak a bábstádium elején és végén tapasztalható erősebb fogyásra mutatnak.

A nitrogén-anyagcserét illetően először is megállapithatjuk, hogy az össz-N a bábstádium során változatlan. Ezt észlelte KELLNER, SAKO és SAWANG /1887/,

valamint INOUYE /1912/ a Bombyx-nál, AGRELL /5/ a Calliphoránál, EVANS /1932/ a Lucilia-nál, ugyancsak EVANS /1934/ a Tenebrio-nál, HELLER /1932/ a Celerio-nál, és ANDERSON /1948/ a Popillia-nál. Bár LUDWIG /1954/ szerint a fejlődési alakok közül a bábnál van a legtöbb fehérje, NEEDHAM /85/, KELLNER, SAKO, SAWANG /1887/ és INOUYE /1912/ Bombyx-on végzett vizsgálati eredményeit idézi, amelyek szerint a bábnál kevesebb a protein és pepton, és relative több a foszfowolfrámsavval ki nem csapható N. CHAUVIN /111/ arról ir, hogy a Bombyx-nál és Apis-nál a bábstádium során a fehérje-tartalom növekszik. AGRELL /5/ a Calliphoranál ezt nem észlelte, viszont a peptid-tipusu anyagoknál a bábstádium közepén bizonyos foku esést, majd emelkedést figyelt meg.

Az amino-N-tartalom HELLER /1924/ szerint a Celerio-bábnál konstans, és ugyanezt állapitja meg HELLER és MOKLOWSKA /1930/ szintén az előbbi fajnál a nem fehérje N-ről. Utóbbi két szerző szerint az össz-aminosav mennyiség is változatlan. AGRELL /1949/ a Calliphora-bábnál azt tapasztalta, hogy nemcsak a teljes aminosav-titer, hanem az egyes aminosavak koncentrációja is közel konstans. Az utóbbi megállapitások ellen szól, hogy RICCERI /1953/ a Bombyx-bábnál a monoaminosav-tartalom csökkenését észlelte, amit ő

purin-magok szintézisével hozott összefüggésbe. JEZEWSKA /1926/ a Calliphora-nál ugy találta, hogy a bábban triptofán-szintézis történik. STAMM és AQUIRE /1955/ a Saturnia és Ocnogyna esetében a tirozin-tartalom emelkedését tapasztalta, miközben a fenilalanin-tartalom csökken. SZISZAKJÁN és KUVAJEVA /116/ szerint a Bombyx bábstádiumának első időszakában /hisztolizis!/ nagyobb az aminosavak mennyisége.

A báb N-anyagcseréjének kétségtelenül legfontosabb folyamata a fehérjék lizise, illetve szintézise, emellett természetesen a N-tartalmu vegyületek szállitása /főként peptidek és aminosavak formájában/, és bizonyos nitrogént tartalmazó bomlástermékek felhalmozása is lényeges kérdés. SZISZAKJÁN és KUVAJEVA /116/ a Bombyx-nál mind a totál-homogenizátumban, mind a belső folyadékban a bábstádium első időszakára eső proteolitikus aktivitást mutatott ki, amelyet azután felváltott a fehérje-szintézisre utaló aktivitás. A bábokban deaminációs termék a hugysav és karbimid /urea/, amelyek - mint pl. PFLUGFELDER /89/ a Popillia esetében megállapitja - a szervezetben felhalmozódnak. HELLER és MOKLOWSKA /1930/ szerint a felgyülemlett hugysav 99 %-a a szövetekben raktározódik.

JUCCI és DEIANA /1930/, valamint FLORKIN szerint a báb hemolimfája hugysavval telitett, és ennek koncentrációja nem változik.

A foszfor-anyagcsere számos kérdése még meglehetősen tisztázatlan, és e területen különösen sok még az egymásnak ellentmondó adat. A kutatók hangsulyozzák azt a tényt, hogy a báb vérének vagy extraktumának szervetlen P-tartalma meglehetősen magas /HELLER és MOKLOWSKA, 1930, Celerio; KHOUVINE és GREGOIRE,1940, Calliphora; LEVENBOOK, 1952, Calliphora; BRECHER, 1939, Pieris; BIALASZEWICZ és LANDAU, 1938, Bombyx; DRILHON és FLORENCE, 1946, Sphinx/. A szervetlen P-tartalom HELLER /1949/, HELLER és MOKLOWSKA /1949/, valamint LEVENBOOK /1953/ vizsgálatai szerint a Celerio-nál, ill. Calliphoránál forditott V-görbe szerint változik. A szerves P-tartalom BIALASZEWICZ és LANDAU /1938/ szerint a Bombyx-báb vérében állandó, LEVENBOOK /1953/ ellenben ugy találta, hogy a Calliphora-nál a bábstádium elején nő ennek mennyisége. Foszfagénként mindenekelőtt az ATP és a kreatin-P jön számitásba, amelyek SZMOLIN /117/ szerint a Bombyx minden életszakában megtalálhatók. LEVENBOOK /1953/ az "ATP-like" foszfor koncentrációgörbéjeként a jellegzetes V-görbét kapta. A szervetlen és szerves P, valamint a foszfogének mennyiségi változásai minden bizonnyal kapcsolatban állnak a foszfori-

lációs-defoszforilációs folyamatokkal, és általában az anyagcsere, az energiatermelés intenzitásával.

Itt kell szólnunk a nukleinsavak anyagcseréjéről is. AGRELL /1952/ szerint mennyiségük a Calliphora-bábban 25 %-al emelkedik, és a DNS- és RNS-tartalom egymással forditott arányban áll. SZISZAKJÁN és KUVAJEVA /116/ a Bombyx-szal végzett vizsgálataiban ugy találta, hogy az össz-nukleinsav mennyiség a báb homogenizátumában kb V-görbe szerint változik. Az RNS-tartalom alakulása W-formáju görbét, a DNS-é pedig M-alaku görbét /az előzőnek mintegy tükörképét/ mutatta. Az RNS- és DNS-tartalom inverz változásait AGRELL /5/ is végigkövette. Az össz-nukleinsav-, illetve a DNS- és RNS-tartalom emlitett ingadozásai némileg bepillantást adhatnak a mitózisok és a fehérje-szintézis mennyiségi és időbeli alakulásába.

Röviden kitérünk még a hemolimfát érintő változásokra. A hemolimfa térfogata a bábstádium során HELLER /1932/ szerint a Celerio-nál kb 9o %-al csökken. A vér viztartalma - mint azt KURODA /1934/, AKAO /1935/ és KUWANA /1937/ vizsgálataiból tudjuk - nagyjából változatlan. BUCK /16/ megállapitja, hogy a báb hemolimfájában a K-ion több, a Mg-, Ca- és Cl-ion kevesebb mint a lárvánál, a Na-ion pedig hiányzik. A

vér pH-ja KURUSAWA és KANAZAWA /1938/ szerint a bábnál savasabb. AGRELL /5/ ugy tapasztalta, hogy értéke a bábstádium folyamán kb 7,o és 6,5 között változik, és időben kb a V-görbe szerint alakul. A redox-potenciál értéke a hemolimfában ACHARD és REISS /1943-46/ vizsgálatai szerint kb a fehérje-bontás, ill. szintézis optimális értékei közé esik.

A rovarbábban, pontosabban a bábfejlődés alatt lezajló legfontosabb folyamatok az átépüléssel és az imágó felépülésével kapcsolatos hisztolizis és hisztogenezis. A báb legtöbbször másirányu aktivitást nem is mutat. Ha a gyakran nehezen összehasonlitható fiziológiai és biokémiai vizsgálati eredményekből egy összképet akarunk kapni, általában szembetaláljuk magunkat azzal a nehézséggel, hogy az egyes eredmények az egész szervezetre vonatkoznak, és ezért az egymás melletti, és esetleg ellentétes tendenciáju folyamatoknak csupán mintegy kvantitativ összegét adják. Hiszen a bábban - éppen az átépülés miatt - olyan ellenkező irányu változásoknak kell lejátszódniok, mint pl. fehérjék lizise és szintézise, rezerv anyagok bontása és mobilizálása és esetleges ismételt felépitése, amihez természetesen hozzájárulnak még az energiatermelés és a bomlástermékek kiküszöbölésének folyamatai. Eme

nehézségek ellenére mégis ugy látszik, hogy a bábfejlődés során bizonyos, ha nem is határozottan elkülönithető és az egyes fajoknál és a fejlődés körülményeitől is függően változó hosszuságu szakaszokat tudunk megállapitani, amely talán legjobban a különböző területeken nyert V- vagy forditott V-alaku /vagy ezekhez némileg hasonlitó/ görbékben jut kifejezésre. Ezek a görbék egyben azt is elárulják, hogy a bábstádium első és utolsó /de nem postpupa!/ szakaszában lényegében az egész szervezetre nézve ellenkező irányu folyamatok játszódnak le. Sajnos, egy fajnál sem vizsgálták egészében az imágó-szervezet felépülésének egyes mozzanatait, s egyidejüleg az összes szerv és szervrendszer átalakulásának időbeli lefolyását. Igy tehát nem tudjuk biztosan, hogy adott időpontban milyen mennyiségben vannak jelen lárvális, ill. imaginális strukturák, s mennyiben funkcionálnak, továbbá hogy a hisztolizis és hisztogenezis folyamatai egymással milyen mennyiségi arányban állnak. Néhány általánosabb megállapitást azért mégis megkockáztathatunk. Ezzel kapcsolatban itt főként AGRELL /3 [illegible] 5/ vizsgálataira szeretnék hivatkozni, aki a Calliphora-bábnál a különböző testtájakra /fej, tor, potroh/ elkülönitve igyekezett végigkövetni a metamorfózis során lezajló

néhány változást /pl. dehidrogenáz-aktivitás alakulása, sulyváltozás/, kiegészitve némi anatómiai-hisztológiai megfigyeléssel. AGRELL megállapitotta, hogy a bábstádium során kvantitative legfontosabb folyamat egyrészt a lárva izomzatának és zsirtestének hisztolizise, másrészt az imágó izomzatának felépülése. A hisztolizis a bábstádium elején, a hisztogenezis pedig annak második felében dominál, s előbbi centruma elsősorban a potroh, az utóbbié pedig a tor. Azt valóban el kell fogadnunk, hogy a törzsizmok /elsősorban az imágónál/ a testsuly tulnyomó részét teszik ki, és ezek metamorfózisánál a hisztogenezis feltétele az előzetes teljes hisztolizis /kivéve a változatlanul átvett vagy csak kissé átépült izmokat/. A többi szervnél azonban a hisztolizis és hisztogenezis folyamatai valószinüleg egymás mellett is végbemennek, természetesen más-más módon és arányban, esetleg különböző időbeli dominanciával, de ezek a változások a kvantitativ össz-képet jóval kevésbé befolyásolják. Ma tehát szinte biztosnak látszik, hogy a fiziológiai és biokémiai mutatók a bábfejlődés két döntő folyamatával, a hisztolizissel és hisztogenezissel /a lizis és szintézis reakciói, jelenlévő szövetek mennyisége és funkciós állapota/ állnak kapcsolatban, és bár a hisztolizis és hisztogenezis folyamatai egészükben egyidejüek, a bábfejlő-

dés elején a hisztogenezis, utolsó szakaszában a hisztolizis van tulsulyban.

A rovarok metamorfózisa mind a lárválís, mind a pupális /sőt bizonyos fokig az imaginális/ fejlődési szakaszban bizonyos belső szabályozó mechanizmus irányitása alatt áll, amely természetesen a környezeti tényezőkkel is meghatározott kapcsolatot kell, hogy tartson. A holometabol rovaroknál e kontrollmechanizmus feladata kezdetben a lárválís állapot fenntartása, később pedig magának a metamorfózisnak /szükebb értelemben!/ a meginditása és véghezvitele. A lárválís állapot fenntartása NOVÁK /86/ terminológiája szerint egyenlő, harmonikus, izometriás növekedést eredményez. Ezen időszakban egyrészt a lárválís strukturák serkentését, másrészt az imaginális strukturák gátlását kell feltételeznünk. A metamorfózis /pupális fejlődés/ során NOVÁK szerint egyenlőtlen, diszproporcionális, allometriás növekedés történik, amelynek viszont a lárválís strukturák gátlása és az imaginális strukturák serkentése az alapja.

A serkentő és gátló hatások megitélését számos körülmény neheziti. Mindkettő lehet ugyanis csak virtuális és relativ, ill. indirekt módon érvényesülő. NOVÁK szerint a lárválís időszakban tulajdonképpen

csak a lárválís strukturák serkentéséről /JH!/ van szó, mert az imaginális strukturák gátlása csak látszólagos és viszonylagos, s tulajdonképpen indirekt uton, a belső tápanyagfelhasználási korreláció /l. később!/ alapján valósul meg. A pupális időszak kezdetén a lárválís strukturák gátlás alá kerülnek, olyannyira, hogy ez leépülésükre vezet, és ez a körülmény virtuálisan, relative és indirekt módon serkenti az imaginális strukturák differenciálódását. NOVÁK hipotézisében tehát a lárválís strukturák kontrollja a döntő. Más kutatók ezzel szemben az imaginális strukturákra ható gátló vagy serkentő hatásokat tételeznek fel.

A gátlás vagy serkentés kiváltó tényezője lehet valamilyen növekedési faktor, anyagcseretermék, elegendő táplálék és hely hiánya vagy jelenléte. A növekedési faktort maguk a szövetek is tartalmazhatják. Jelenlétében növekedés és differenciálódás, hiányában a szövet pusztulása, leépülése következik be. Ilyen pl. a NOVÁK /86, 87/ által feltételezett "Gradient-Faktor" /GF/, egy hipotetikus biokatalizátor, desmohormon. A metamorfózis szabályozásával kapcsolatban szóbakerültek bizonyos felhalmozódó káros anyagcseretermékek vagy szövet-termékek, váladékok, amelyekről a hisztolizis-hisztogenezis kapcsán már említés történt.

József Attila Tudományegyetem Könyvtára SZEGED

Az ujabbkeletü vizsgálatok a legfontosabb, sőt szinte kizárólagos irányitó szerepet a metamorfózis-hormonoknak tulajdonitják. Szabályozó szerepük bizonyos általános sajátságaikkal is kapcsolatos. A metamorfózis hormonokra általában jellemző: 1. strukturatipus specifitás, 2. kvantitativ érvényesülés, és 3. időszakos termelődés. A struktura-tipus specifitás azt jelenti, hogy vagy csak a lárvális, vagy csak az imaginális strukturákra hatnak, vagy legalábbis a kettőre alapvetően más a befolyásuk. Más specifitásuk nincs vagy nem kifejezett, például a tapasztalat szerint nincs fajspecificitásuk, és egy struktura-tipuson belül a különböző szövetekre - alapjában nem - de részleteiben eltérő hatást gyakorolnak. Kvantitativ érvényesülésük abban mutatkozik, hogy egyrészt - mint erre WIGGLESWORTH /129/ is rámutat - közvetlenül, kvantitative résztvesznek valami uton-módon a sejtanyagcserében, másrészt az egész szervezetre /vagy struktura-tipusra/ kiterjedő hatásuk rendelkezésre álló mennyiségükkel is arányos. A hormon mennyisége kapcsolatba hozható a hormontermelő szerv méreteivel és aktivitásával. A metamorfózis-hormonok időszakos termelése váltja ki a metamorfózis egy-egy feltünőbb lépését, fázisát, és ez általában idegi vagy neuroszekrétum általi aktiválás hatására következik be.

Ismereteink mai állása szerint a rovaroknál tipikus metamorfózis-hormon a vedlési hormon és a juvenil-hormon. A vedlési hormont /MH, moulting hormone, ecdyson, growth and differentation hormone/ a prothorax-mirigyek és a velük homológ /vagy csak analóg/ szervek - WIGGLESWORTH /130/ szerint a hemociták is - termelik. Egyesek szerint csupán a vedlésekhez szükséges, mások viszont hangsulyozzák, hogy az imaginális kezdemények fejlődéséhez is nélkülözhetetlen. A juvenil-hormon /JH, neotenin, inhibitory hormone, statusquo hormone, das larval Hormon/ az u.n. corpus allatum-okban képződik. A lárvális állapot fenntartásában van szerepe.

Nem tipikus metamorfózis hormonok, viszont a metamorfózis irányitásában jelentőséggel birnak a központi idegrendszer bizonyos neuroszekrétumai.Ilyen az aktiváló hormon /AH/, amely az előagy bizonyos részében /mediális és laterális sejtcsoportok a pars intercerebralis protocerebri-ben/ képződik, ahonnan a szekrétum-cseppek az axonokon az agy mögötti u.n. corpus cardiacum-okba vándorolnak, majd kiválasztódnak a hemolimfába. A metamorfózisban főként azáltal játszik szerepet, hogy aktiválja a vedlési hormont termelő szerveket. MOROHOSHI /1957/ a suboesophagea-

lis ganglion bizonyos sejtjei neuroszekrétumának növekedésgátló hatást tulajdonit, ami viszont közvetve befolyásolhatja a metamorfózist.

Arra a kérdésre nézve, hogy a metamorfózis jelenségeinek irányitásában az egyes hormonok hogy-mint állnak egymással kapcsolatban, igen elterjedt az u.n. antagonális hormonegyensuly feltételezése. Ez a magva például MOROHOSHI /1957/ elképzelésének, aki szerint a JH és a suboesophagealis ganglion neuroszekrétumának egyensulya nemcsak a metamorfózis lefolyását szabályozza, hanem a testméretek alakulását, a vedlésszámot és az évi generációk számát is. A JH szerinte a növekedésre serkentő, a másik váladék gátló hatásu. A legtöbb kutató, pl. SCHARRER /1948/, WILLIAMS /1952/, KARLSON /1956-57/ és WIGGLESWORTH /19/ a MH-t és JH-t tartja ilyen antagonisztikus viszonyban állóknak. Az MH az imaginális irányba hajtja a fejlődést, a JH ellenben a lárvális szintet igyekszik fenntartani. Mindkettő képződése az agy /a JH esetében közvetlen idegi, a MH-nál neuroszekrétum általi/ szabályozása alatt áll. A kérdés manapság ugy néz ki, hogy ezen antagonisztikus hatásu hormonoknak nem annyira a közvetlen mennyiségi aránya és egyensulya, hanem inkább eltérő időszakokban történő termelődése határozza meg

a metamorfózis egyes lépéseit. A MH pl. a lárvánál csak a vedlések alkalmával képződik, a JH pedig a vedlések közötti periódusokban. A bábnál csak a MH van meg, az imágónál viszont e két hormon csupán az ivarsejtek /a MH a spermatociták, a JH az ovumok/ normális fejlődéséhez szükséges.

Nem kifejezett hormon-antagonizmusról van szó NOVÁK /86/ elméletében. Szerinte a MH elsősorban a vedlések szabályozásában játszik szerepet, és igy legfeljebb közvetve befolyásolja a metamorfózist. NOVÁK teóriájában uj vonás a "Gradient-Faktor", egy, a fejlődéshez nélkülözhetetlen tényező feltételezése, amely szerinte postembrionálisan csak az imaginális strukturákban van meg, a lárvális részekben ellenben már korábban inaktiválódott. Ezért az utóbbiak csak a JH jelenlétében képesek fennmaradni, és ha a JH-hatás megszünik /bábozódáshoz/, megindul a lárvális strukturák leépülése. NOVÁK szerint tehát a JH serkentő anyag, és a termelődésében bekövetkező változásokban látja a metamorfózis közvetlen okát.

A metamorfózis menetére bizonyos tényezők - ha másodlagosan is - ugyancsak befolyással lehetnek. Ilyen faktor a tápanyag- és helyigény. NOVÁK beépiti elméletébe az u.n. belső felhasználási korreláció törvényét is. Ez kimondja, hogy a szervezetben valamely nagyobb

tömeg /pl. a lárvánál a lárvális strukturák/ több tápanyagot fogyaszt, és ezzel szinte elvonja a táplálékot a kisebb tömegü részektől /az emlitett esetben az imaginális strukturáktól/. Ez a jelenség igy maga is gátolhatja a kisebb tömegü részek megnövekedését, differenciálódását. A helyigény elsősorban az uj epidermis-strukturák és a hozzájuk tapadó izmok kialakulásával kapcsolatban lép fel. Ezek csak vedlés során, az előző kutikula levetése után képesek uj formában fejlődésnek indulni. Ez is egyben rámutat arra, hogy maga a metamorfózis mennyire szoros kapcsolatban áll a vedlésekkel.

A metamorfózis lényegét általában abban látják, hogy a formaképzés jelentős része postembrionálisan játszódik le, a holometaboláknál pedig éppenséggel főként a postembrionális fejlődés végére összpontosul. A formaképzés, a differenciálódás tehát a növekedés javára többé-kevésbé késést szenved. HENSON /57/ szerint a rovarok egyedfejlődésében meghatározott fejlődési ciklusokat figyelhetünk meg, amelyek alkalmával a formaképzés intenzivebb. Ilyen szakasz maga az embriogenezis, s ezután pedig minden vedlés. A holometaboláknál az utolsó vedlésekkel kapcsolatosan legerőteljesebb a differenciálódás.

Már korán felvetődött annak a gondolata, hogy a metamorfózis tulajdonképpen azáltal jött létre, hogy az embrionális fejlődés, formaképzés utolsó szakasza postembrionálissá vált. A dezembrionizáció gondolata főként a BERLESE-JESHIKOW teóriában csucsosodott ki. A kutatók ebben először is azt hangsulyozzák, hogy a rovarlárva felfogható ugy, mint egy mozgó, táplálkozó, növekedő tojás /pete//ARISTOTELES; RAMDOHR, 1811/, amelynek korai kibuvása, kelése a kevés peteszik következménye. A bábról ezért egyesek azt tartották, hogy ez mintegy visszatérést jelent a tojás /pete/ formába /HARVEY, 1651/. A lárva kelése LUBBOCK /1883/ szerint a fejlődés különböző stádiumaiban történhet meg, és a kibuvás időpontja JESHIKOW véleménye szerint éppen a peteszik mennyiségével áll kapcsolatban. A BERLESE-JESCHIKOW teória értelmében - amelyet például IMMS /62/ is elfogad - a holometabolák főként a polipod, a hemimetabolák /heterometabolák/ az oligopod stádiumban kelnek. Ezért azután a lárva - ugy vélik - embrionális sajátságokat mutat, a báb pedig a félátalakulással fejlődők nympha-alakjaival homologizálható. Bár a vázolt elméletet később több vonatkozását illetően is indokolt kritikák érték, NOVÁK /86, 87/ hipotézisének is

magvát adja. NOVÁK a problémakört főként a hormon-, ill. növekedési faktor hatások bevonásával igyekezett bővíteni. Szerinte a JH-hatásának kezdete a kelléssel egyidejü, és ezért a különböző kelési időpont miatt a holo- és hemimetaboláknál /heterometaboláknál/ más-más a hatásának és érvényesülésének terjedelme. A differenciálódásra ható késleltető befolyás a holometaboláknál sokkal kifejezettebb.

Megvizsgálhatjuk a holometabolia és ezzel a bábstádium eredetére vonatkozó hipotéziseket is. A holometabolák monofiletikus eredete mellett foglal állást SAVATKIN /1953/, aki ősüknek a mai Palaeopterákhoz közelálló vizi rovarokat tartotta, továbbá Du PORTE /1958/, aki bizonyos ősi Endopterygotákból /l. később/ próbálta levezetni őket. HANDLIRSCH /5o/ szerint a holometabolák heterofiletikusan származtathatók le különböző heterometabola-csoportokból. A holometabolia létrejöttének időszakát általában a karbon-korszak tájára helyezik. HANDLIRSCH szerint az első holometabol rovarok a karbon-perm fordulóján bekövetkezett jégkorszak után jelentek meg a déli féltekén.

A bábstádium és a báb mint fejlődési alak létrejöttének okaira nézve HANDLIRSCH emlit néhány, már

akkor is tulhaladott, teleologikusnak tünő elképzelést, amelyek valamilyen irányu, egyoldalu adaptációt helyeznek előtérbe. LAMEERE a hajdani Megasecopterák endofág életmódjához való alkalmazkodás eredményének és maradványának tekinti a bábot, azaz tehát olyan formából vezethető le, amelynél a mozgékony végtagok és szárnyak előnytelenek voltak. Többen kellemetlen, hideg vagy száraz időszakhoz való adaptációval hozták összefüggésbe a bábstádium felléptét, illetve arra mutattak rá, hogy az esetleges rövid vegetációs periódus ideje alatti fokozottabb növekedést a formaképzés viszonylag kis időre, főként a bábstádiumra eső korlátozódása segithette elő.

A modernebb, evolueiós alapon álló elméletek szerint a báb módosult, esetleg uj fejlődési alak, amely az erősebb foku átalakulás, metamorfózis szükségletéből keletkezett, amelyet nem utolsósorban a juvenilis alak /lárva/ és az imágó viszonylag független evolueiója váltott ki. KOZSANCSIKOW /1946/ szerint a báb uj, más formákkal nem homologizálható fejlődési alak. A BERLESE-JESHIKOW teóriában - NOVÁKnál is - a nympha-alakokkal rokon, mig Du PORTE /91/ szerint módosult imágó forma. NOVÁK kifejti, hogy a lárvánál csak betürődve fejlődőképes egyes imaginá-

lis kezdemények, bizonyos epidermis-strukturák kitürődéséhez, majd teljes kifejlődéséhez két egymásutáni vedlés szükséges, mégpedig azok, amelyek a bábstádiumot közrefogják. A holo- és heterometaboláknál a fő különbség abból adódik, hogy mig a holometaboláknál a szárnyak imágó-korongjai akkor indulnak fejlődésnek, amikor az állat testét már szilárd kutikula boritja, és ezért ezek csak betüródve kezdhetnek növekedni /Endopterygota/, a heterometaboláknál már a keléskor vannak külső szárnykezdemények /Exopterygota/, amelyek igy akadálytalanul fejlődhetnek tovább. Igen figyelemreméltó POYARKOFF /1914/ elmélete, amelyet Du PORTE /91/ fejlesztett tovább. Eszerint az uj, imaginális izmok kialakulásának előfeltétele, hogy egyrészt az eredési és megtapadási helyeik egymástól való távolsága már kifejlődésük alkalmával a véglegesnek megfelelő legyen, másrészt az uj kutikulához még annak elválasztása, képzése idején rögzüljenek. A báb - alakbeli hasonlóságával is - mintegy mintáját adja a későbbi imágónak, amelyben az imaginális izmok a definitiv köztakaróval egyidőben jöhetnek létre. Du PORTE - mint emlitettük is - a rovarbábot egy első imágó-alaknak tekinti, olyannak, amely még egyszer vedlik, és amelynek elkülönülése a lárva és a végleges imágó forma divergens fejlődésével állt szoros

kapcsolatban. Ez a kapcsolat kétoldalu volt, mert az első imágó forma azzal, hogy lehetővé tette az izomzat átrendeződését, maga is fokozta az emlitett divergenciát, viszont ez visszahatott erre az alakra, s benne egyre erősebbé vált az átépülés. Ennek következtében mindinkább elvesztette saját aktivitását, fokozatosan olyan nyugvó alakká, bábbá fejlődött, amely most már teljesen a metamorfózis szolgálatában áll. Érdekes, hogy ennél a hipotézisnél is előtérbe kerül az, amit már a báb fiziológiai és biokémiai sajátságaival kapcsolatban hangsulyoztunk, t.i. az izomzat átépülése. Valószinü azonban, hogy az epidermis-strukturák és izmok metamorfózisa mellett, egyéb tényezők - akár környezeti hatások is - közrejátszhattak a holometabolia, ill. a bábstádium létrejöttében. A differenciáltság fokozódásával együtt járhatott a hormonális kontroll tökéletesedése, amely - ma ugy látszik - a genetikusan rögzült jelenségek mellett teljesen irányitása alatt tartja a metamorfózis folyamatait.

A ROVAROK DIAPAUZÁJA

A diapauza a rovarok speciális nyugalmi állapota. A fogalom magyar megjelölésére egyesek az átfekvés szót használták.

A jelenség maga bizonyára már régóta ismert, hisz mindazok, akik a rovarok áttelelésével valamilyen vonatkozásban is foglalkoztak, diapauzában lévő alakokkal is feltétlenül szemben találhatták magukat. Az ilyen kutatók sorából BODENHEIMER /13/ elsőként ARISTOTELES, majd a jóval későbbi időkből SCHMIDT /1808/, REAUMUR, KURBY, SPENCE /1818/, VAUDONER /1827/ és BAHMETJEV /1898/ nevét említi. Az mindenképpel bizonyos, hogy DUCLAUX /1869/ a Bombyx mori petéknél diapauza-jelenséget figyelt meg.

A görög eredetü diapauza szót / διαπαυσις = nyugalom, pihenés/ először WHEELER /1893/ használja, éspedig egy Orthoptera /Xiphidium ensiferum/ embriogenezisében a morfogenezis bizonyos stádiumának megjelölésére. WHEELER diapauzának nevezi a blastokinesis két aktiv fázisa /anatrepsis és katatrepsis/ közötti nyugalmi szakaszt. HENNEGUY /1904/ később e fogalmat sokkal általánosabban értelmezi: "the condition

of arrested growth", "all phenomena of arrested development", "interruption of work". Több szerző ezután a rovarok mindenfajta nyugalmi állapotát diapauzának nevezte, de már hamarosan felfigyeltek azokra a lényeges különbségekre, amelyek alapján a tulajdonképpeni diapauza elválasztható más nyugvó állapotoktól. Igy egyre inkább megtörtént a diapauza-fogalom pontosabb körülhatárolása. SHELFORD /1929/ szerint például a diapauza az u.n. "quiescence"-szel szemben "spontán" következik be, ROUBAUD /1930/ pedig hasonló eltérés alapján "pseudodiapause", ill. "diapause vrai" állapotokról ir.

A diapauza problémája jelenleg a rovarélettan igen aktivan kutatott területe, amelynek jelentősége a későbbiekből majd részleteiben kiviláglik. Éppen ezért a számos közlemény, és főként ANDREWARTHA /6/, BODENHEIMER /13/, LEES /80/ és USATINSZKÁJA /119/ monográfikus munkája alapján ma már eléggé átfogó képet alkothatunk a diapauza fontosabb kérdéseiről.

A diapauzára mint nyugalmi stádiumra jellemző, hogy időszaka alatt szünetel a fejlődés és növekedés, és emellett legtöbbször a másfajta aktivitás /pl.mozgás, táplálkozás/ is. Legjellemzőbb kétségen kivül a fejlődés hiánya, mivel a növekedés kiesése csak a lár-

ránál, az aktivitás hiánya pedig a lárvánál és néha az imágónál szembetünő. A fejlődési szünet az imágónál természetesen a még fejlődésben lévő szervekre, tehát a szaporitó szervekre terjed ki. A fejlődés hiányát azonban - sok jel arra mutat - sohasem szabad a diapauzánál abszolutnak tartanunk, bizonyos minimális differenciálódás, morfogenezis a diapauza alatt is történhet.

A diapauzát bizonyos speciális jellegei elkülönitik a rovarok másfajta nyugalmi állapotaitól. Jellemző rá ugyanis, hogy mindig csak meghatározott fejlődési stádiumban jelentkezik, előkészitő folyamatai vannak, és irányitásában a külső tényezők hatása közvetett. Mindez összefügg azzal, hogy a rovarok a diapauzával szemben a más nyugalmi állapotoktól eltérő diszpoziciót mutatnak, ami a genetikus befolyás mellett a sajátos neuro-humorális kontroll-mechanizmus jelenlétének köszönhető.

Szükségesnek látszik, hogy kissé megvilágitsuk a diapauza helyét az élővilágban előforduló nyugalmi állapotok sorában. LEES /8o/ is rámutat arra, hogy meghatározott nyugalmi stádium jelenléte változó környezetben élő szervezetek közös sajátsága. Ha körülnézünk az élő természetben, könnyen meggyőződhetünk róla, hogy egyrészt szinte valamennyi szervezet képes

hosszabb-rövidebb időre nyugalmi állapotban is fenntartani magát, másrészt a legtöbb élőlény életciklusában rendszeresen is előfordul nyugvó stádium. Ennek demonstrálására szolgáljanak az alábbi példák. Nyugalmi állapotban vannak a kristályos virusok, a legkülönbözőbb spórák és cysták, és bizonyos peték /pl. számos Rhabdocoela és Rotatoria petéje, a Cladocerák téli petéi, egyes Branchiopoda-rákok szárazságtürő petéi/. Nyugvó formák a növények magvai és rügyei, s a különböző áttelelő részek /pl. növényi hagymák, gumók, rhizómák stb; egyes Poriferák gemmulái, a Bryozoák blastophorjai/. Sajátos nyugalmi állapot a gerincesek körében megfigyelhető téli vagy nyári álom, vagy akár maga az alvás is. Nyugalmi szakasz azonban átmenetileg és jelentősebb károsodás nélkül sok szervezetnél a legkülönbözőbb életszakaszokban előfordulhat, amennyiben az életkörülmények valamilyen okból kedvezőtlenné válnak, és ezért leáll a fejlődés és növekedés, megszünik az aktivitás és az anyagcsere alacsony vagy alig észlelhető szintre ugrik. Elég itt gondolnunk a különböző beszáradt vagy megfagyott formákra.

Nem szabad azonban elfelejtenünk, hogy jelentős különbségek tapasztalhatók a nyugalom mélységében, szelekciós, adaptációs előnyeiben, és az előidéző okokban. A különböző nyugalmi állapotok csoportositását -

mint fontos általános biológiai problémát is - csak ezek szem előtt tartásával oldhatjuk meg. A diapauza helyes értékelése és besorolása is csak ilyen uton lehetséges.

A különböző tankönyvek, egyetemi jegyzetek, mint pl. ÁBRAHÁM /1/ munkája, a jól kifejezett életjelenségeket mutató aktuális élettel szembehelyezik az u.n. látens élet fogalmát, amelynél - bár élőről van szó - nincsenek észrevehető életjelenségek. Ezzel tulajdonképpen a két szélső esetet ragadjuk meg. El kell ismernünk azonban, hogy közöttük számos átmenet, fokozat lehetséges, amelyek mindegyike valamilyen nyugalmi állapotot képvisel.

A legujabb irodalom tükrében a nyugalmi állapotok csoportositása - részben az elnevezésbeli zavarok miatt is - korántsem látszik teljesen kidolgozottnak. KEILIN /67/ dolgozatában az aktiv élettel ellenkező oldalra állitja a MONTEROSSO-tól /1934/ átvett hypobiosis fogalmát. A hypobiosis-on belül KEILIN két csoportot vesz fel: cryptobiosis és dormancy. A cryptobiosis-ban lévő szervezet nem mutat anyagcserét /ametabolism/, a dormancy-ban az anyagcsere csak lecsökkent /hypometabolism/. A KEILIN-féle cryptobiosis - ahogy a szerző maga is rámutat - megfelel a régebbi "latent life", illetve a PREYER-féle /1891/ anabiosis és a

SCHMIDT-féle /1948/ abiosis fogalmának. A dormancy körébe KEILIN a hibernation, aestivation és quiescence mellé felveszi a diapauzát is. A nyugalmi állapotokkal foglalkozó 1961-es szimpóziumon - amint az HALVORSON /49/ bevezetőjéből is kitünik - a cryptobiosis szót már az összes nyugalmi állapot megjelölésére használták, de külön csoportositással nem foglalkoztak.

KEILIN már emlitett csoportositása - a terminológiától függetlenül - továbbra is reálisnak látszik, bár a dormancy-ra nézve-számomra ugy tünik - bizonyos kiegészitésekre szorul. KEILIN ugyanis itt lényeges különbségeket nem vett számitásba, hiszen például a hypobiosis összes formáját, tehát a beletartozó dormancy eseteit is, az előidéző tényezők alapján is csoportositja. 5 csoportot vesz fel, amelyek közül az első négy: anhydrobiosis /előidézi: dehydration/, cryobiosis /cooling/, anoxybiosis /lack of oxygen/ és osmobiosis /high salt concentration/. Az 5. csoportot az előzők valamilyen kombinációja képezné. Ehelyütt mindjárt felvetődhet a kérdés: vajon a téli és nyári álom, vagy akár a diapauza ilyen alapon megmagyarázható és besorolható-e? Nemcsak arról van szó, hogy KEILIN kiváltó okokat meglehetősen szük körre korlátozta, hanem arra sem volt figyelemmel, hogy

egyes nyugalmi állapotok nemcsak közvetlen és kedvezőtlen behatásra következnek be, és jelentkezésük időszaka sem tetszőleges.

A felmerült nehézségek megoldására javasolni szeretném, hogy a dormancy csoporton belül kétfajta nyugalmi állapotot különböztessünk meg. Az elkülönités alapja az adaptációs és szelekciós jelentőség, a környezeti tényezők irányitó szerepe és a szervezetben már eleve meglévő diszpozició. Az egyik csoportot nevezhetjük primer dormancy-nak. /Sajnos, a dormancy-ra nehéz lenne pontos magyar kifejezést találni./ A primer dormancy körébe tartoznak mindazon nyugalmi állapotok, amelyeket közvetlenül valamilyen kedvezőtlen tényező /pl. hideg, szárazság, O_2-hiány/ vált ki, és amelyek a szervezet életének tetszőleges időszakában léphetnek fel /természetesen csak a dormancy és nem a Keilin-féle cryptobiosis mélységében/. Eme állapotnak KEILIN felsorolásából a quescence felel meg, és ezen belül is azok a tipikus /de nem kizárólagos/ esetek, amelyeket ő a kiváltó tényezők kapcsán sorolt fel /anhydrobiosis, cryobiosis stb/. A másik nagy csoport a szekunder dormancy, a nyugalmi állapotok azon fajtája /a dormancy mélységében/, amely mintegy az életciklus részeként jelentkezik. A szekunder dormancy legszebb példái a különböző gerinceseknél előforduló téli

és nyári álom, vagy a rovarok diapauzája /KEILIN-nél: hibernation, aestivation, diapause/.

Röviden összefoglalhatjuk a primer és szekunder dormancy lényeges különbségeit. A primer dormancy legfőbb jelentősége a szervezet károsodásának, pusztulásának elkerülésében van, a szekunder dormancy viszont azzal is, hogy megfelelő életszakaszban lép fel, elsősorban az életciklust szabályozza. Ez nem jelenti azt, hogy a primer dormancy - különösen, ha hosszabbra elnyulik - nem befolyásolhatja az életciklust, továbbá hogy a szekunder dormancynak nem lenne szerepe a kedvezőtlen környezeti hatások elkerülésében. A nyugalom irányitásában /kiváltás, fenntartás és megszüntetés/ a primer dormancy esetében kedvezőtlen tényezők /ill. azok megszünésének/ direkt hatása érvényesül. A szekunder dormancy u.n. "jelző" tényezők /pl. fotoperiodizmus, hőmérséklet/ indirekt szabályozása alatt áll. Direkt hatáson azt kell értenünk,hogy a kérdéses faktor közvetlenül az anyagcserére, fejlődésre, növekedésre stb. hat, az indirekt befolyás viszont neuro-endokrin szabályozó mechanizmus közvetitésével valósul meg. Ezzel függ össze, hogy a primer dormancy a szervezet legkülönbözőbb fiziológiai adottságaitól függhet, a szekunder dormancy felléptének ellenben sajátos, erre differenciálódott kontrol-mecha-

nizmus is a feltétele. Mint látni fogjuk, a diapauza mind eme vonatkozásokban a szekunder dormancy szemléletes példája.

Visszatérve magának a diapauzának a problémaköréhez, szólnunk kell a diapauza különböző tipusairól, fajtáiról. A megkülönböztetések alapja az előfordulás időszaka. Nézhetjük a kérdést először az évi generációk szempontjából. Eszerint beszélhetünk obligát diapauzáról, ha az minden generációban fellép, és fakultativ diapauzáról, ha csupán bizonyos generációknál jelentkezik. Az obligát diapauzát természetszerűleg a monovoltin, a fakultativ diapauzát pedig a polivoltin fajoknál találhatjuk meg. Egy generáción belül is vizsgálhatjuk a diapauza megjelenését. Az irodalmi adatok ismeretében szembetünik, hogy a diapauza fajonként /gyakran közeli rokonoknál is!/ meglehetősen eltérő időszakokban, fejlődési stádiumokban következik be. Viszont nagyon jellemző, hogy egy adott fajnál mindig specifikus morfogenetikai stádiumban, életszakaszban fordul elő. Ennek megfelelően a diapauza bizonyos eltérő sajátságokat is mutat, szinte különböző tipusairól beszélhetünk, ugyhogy a megfelelő fejlődési szakasz megjelölése - amelyben tehát a diapauza fellép - elengedhetetlenül fontos. Legáltalánosabban megkülönböztethetünk embrionális és postembrionális

diapauzát. Embrionális diapauza másnéven a tojás-/vagy pete-/ diapauza. A postembrionálisnak pedig a következő tipusai vannak: 1. lárva- /vagy lárvális/ diapauza, 2. báb- /vagy pupális/ diapauza /Holometabola!/, és 3. imágó- /vagy imaginális/diapauza. A pupális diapauza egyik altipusának fogható fel a praepupa- /vagy praepupális/ diapauza, és ugyanigy az imaginális diapauza sajátos formájának tarthatjuk a postpupa- /vagy postpupális/ diapauzát.

Az egyes fejlődési stádiumokon belül is különböző szakaszokban figyelhetünk meg diapauzát. A tojás-/pete/-diapauza főként a középső fejlődési időszakban jelentkezik, a lárvális diapauza elsősorban a korai stádiumoknál vagy az utolsó fejlődési szakaszban lép fel. ANDREWARTHA /6/ kiemeli, hogy a diapauza mindig egy fejlődési stádium végén foglal helyet, és megszüntét ezért vedlés követi. A báb-diapauza lehetséges praepupa-alakban, ill. a bábstádium középső időszakában. Az imaginális diapauzának több fajtája fordulhat elő. Bizonyos altipusokat nevezhetünk totális imaginális diapauzának, amikoris a diapauza együttjár mindenfajta aktivitás hiányával. Ide sorolható pl. a postpupális diapauza. Az u.n. parciális imaginális diapauzát főként csak a gonádaktivitás hiánya jellemzi. Ez az az imaginális diapauza tipus, amelyet LEES

/8o/ "reproductive type"-nak, "gonotrophic dissociatio"-nak nevez.

Ritka esetben egy generációnál kétszer is bekövetkezik a diapauza. Ezek egyike rendszerint kevésbé stabil. Ilyen esetekben különböztet meg PFLUGFELDER /89/ primer és szekunder diapauzát. Tojás- és báb-diapauza együtt jelentkezik pl. KOZSANCSIKOV /195o/ szerint az Operophtera brumata-nál, BILIOTI /1953/ szerint a Thaumetopoea processionea-nál.

Lényeges kérdés, hogy milyen szelekciós előnyökkel jár a diapauza. El kell ismernünk, hogy jelentős mértékben kellemetlen klimatikus viszonyokhoz való adaptációt jelent. Nem véletlen, hogy a mérsékelt égőv alatt a hideg évszakot, szubtrópusokon és trópusokon a száraz időszakot a legtöbb rovar diapauza-állapotban vészeli át. NOVÁK /86/ az előbbi esetben hideg tipusu, az utóbbi esetben meleg tipusu diapauzáról beszél. A diapauza nemcsak azáltal kedvező, hogy az aktivitás, morfogenezis hiánya és az alacsony szintü anyagcsere hosszabb időre is gazdaságos tápanyagfelhasználást és bizonyos rezisztens sajátságokat eredményez, hanem még azáltal is, hogy már a mostohább viszonyok beköszöntése előtt fellép és esetleges átmeneti,kedvező irányu időjárásváltozások sem szüntetik meg.

A diapauza legfőbb jelentősége mindezek ellenére abban van, hogy bizonyos szinkronizáló hatások következtében szabályozza az életciklust. A fejlődés ritmusát, uj generációk megjelenését mindenekelőtt az évszakváltozásokhoz szinkronizálja, és ezzel biztositja, hogy a táplálkozó, esetleg szaporitó alak az optimális időjárási körülmények közé, a vegetációs periódusba kerüljön. Emellett az egyes egyedek fejlődési gyorsaságát, életritmusát is bizonyos fokig összhangba hozza. Ezuton lehetséges a táplálkozás közel egyidejü megkezdése /tojás-diapauza után/ vagy folytatása /lárva-diapauza után/, az imágók nagyjából szinkron megjelenése /báb-diapauza után/, és a szaporitás, peterakás majdnem azonos idejü elkezdése /imágó-diapauza után/. Sok esetben valamely parazita és a megfelelő gazda életciklusát szinkronizálja.

A diapauza közvetlen okaira, lényegére nézve számos hipotézist állitottak fel, amelyek nagy része ma már tulhaladott. Egyesek a diapauzát csupán belső, genetikus tényezőkre vezették vissza. Szerintük a diapauza veleszületett, öröklődő ritmus-jelenség az életciklusban. Ezt hangoztatta például PICTET /1913/, BABCOCK /1927/, UVAROV /1931/ és THEODOR. Igen meglepő, hogy PFLUGFELDER /9o/ még manapság is ezt a nézetet vallja. A legtöbben azonban észrevették, hogy a

diapauza irányitásában belső és külső tényezők együtt hatnak. A környezetnek - ha néha másban nem is - legalább a diapauza megszüntetésében jelentőséget tulajdonitottak. Sokáig tartotta magát az a nézet, hogy a diapauza a fejlődéshez valami módon kedvezőtlen belső körülmények, tényezők következtében jön létre, és éppen ezek kiküszöbölését teszi lehetővé, illetve ilyen szempontból egyenesen szükséges. SIMMONDS, másrészt BODENHEIMER /13/ a diapauzát patológiás tünetnek tartja, mégpedig olyan fiziológiai abnormalitásnak, amelynek lényege a fejlődés koordináltságának az anyagcsere és a vitalitás csökkenésével járó megbomlása. SLIFER /1946/ szerint a diapauzát a viztartalom csökkenése, BAUMBERGER /1917/ és SQUIRE /1940/ szerint a tápanyagtartalom /főként zsir/ aránytalan megemelkedése okozza. AGRELL /1951/ bizonyos vitaminok hiányát tartotta a diapauza közvetlen előidézőjének.

Igen sokan valamilyen inhibitor anyag előzetes felhalmozódásával számoltak. Toxikus anyagcseretermékek okozta autointoxicatio, asthenobiosis lenne a diapauza lényege SAJÓ KÁROLY /1896/, egyidőben BAUMBERGER /1914/, és legfőképpen ROUBAUD /1922/ véleménye szerint. ROUBAUD a kérdéses anyagot hugysavnak /"urate"/ tartotta. A diapauzát gyakran öntisztulásnak, a káros termékektől való megszabadulásnak vélték. Később kü-

lönböző speciális diapauza-faktorok jelenlétére gyanakodtak, amelyek a diapauza során megfelelő körülmények között /hideghatás!/ leépülnek, inaktiválódnak. Ezzel kapcsolatban GOLDSCHMIDT /1927/ "Latenzstoff"-ját, BODINE /1932/ "diapause factor"- vagy "X-factor"-át, a SALT /1947/-féle "Y-factor"-t, és az UMEYA /1926/ és RAGURE /1933/ által feltételezett "hibernation substance"-ot vagy másnéven "voltinism determiner"-t kell megemlitenünk.

Ma szinte általánosan elfogadott és meglehetősen bizonyitott a hormonális teória, amelynek megalkotása WIGGLESWORTH /1936, 1948/ nevéhez füződik. A hormonális elmélet a diapauzát bizonyos neuroszekréciós centrumok, és más hormontermelő szervek müködésében beálló változásokkal hozza összefüggésbe. A továbbiak során a diapauza jelenségeit ezen elmélet alapján tárgyaljuk.

A diapauza hormonális szabályozása a legujabb kutatások szerint a következő. A lárva- és báb-diapauza esetén az agy neuroszekréciós sejtjei bizonyos körülmények hatására /l. később!/ meghatározott időben beszüntetik az aktiváló hormon /AH/ termelését. Az AH hiánya következtében a prothorax-mirigyek /ill. a velük homológ vagy analóg szervek/ szekréciós tevékenysége leáll, nem képződik tovább a vedlési hormon /MH/. A vedlési hormonról WILLIAMS /1951/ azt tartotta, hogy az energia-szolgáltató mechanizmus normális müködésé-

nek feltétele, de ujabban inkább WIGGLESWORTH /1957/ feltételezése honosodott meg, mely szerint ez a hormon a bioszintetikus aktivitás /elsősorban a fehérjeszintézis/ nélkülözhetetlen serkentője. Az MH hiányában tehát az emlitett folyamatok /valószinüleg először az utóbbi/ leállnak, és ez diapauza-állapotot hoz létre. Az imágó-diapauza irányitásában szintén az agy az elsődleges központ, amelynek e szempontból a corpus allatum-okra gyakorolt hatása a lényeges. Ha az agy közvetlen idegi vagy hormonális /AH/ serkentése bizonyos okokból adott időpontban megszünik, a corpus allatum-ok müködése /a totális imaginális diapauza esetén többirányu befolyása, a parciálisnál gonadotrop hatása/ is megáll, és emiatt diapauza lép fel. A parciális imaginális diapauza legfeltünőbb jelenségeként az ivarszervek funkciójának/nősténynél a petefészekben a peteérés/ szünetelése következik be.

A tojás-diapauza külön érdekessége, hogy tulajdonképpen már az előző generációban, a tojást lerakó anya szervezetében váltódik ki, és innen tevődik át a peték kezdeményeire a bábstádium idején. Elsősorban HASEGAWA /1951/ és FUKUDA /1953/ Bombyx mori-val végzett vizsgálatai alapján tudjuk, hogy a diapauza kiváltásához a suboesophagealis ganglion bizonyos sejtjeinek neuroszekrétuma szükséges. E sejtek funkcióját

az agy a circum-oesophagealis connectivum-on keresztül gátolhatja vagy serkentheti, és igy lényegében ez dönti el, hogy a diapauza bekövetkezik-e vagy sem. A tojás-diapauza tehát abban is eltér az előbb említettektől, hogy ezt nem hormon hiánya, hanem éppen jelenléte váltja ki, és a neuroszekrétum szerepe itt közvetlenebb. Egyelőre sajnos problémát jelent még magánál a peténél az irányitás mechanizmusa. A kutatók először az anyából átkerülő "hibernation substance"-nak, ill. "voltinism determiner"-nek tulajdonitották a diapauza bekövetkezését, mely anyagok azután a diapauza idején fokozatosan felhasználódik.. Ujabban inkább az látszik valószinünek, hogy bizonyos extra-embrionális szöveteknek /pl. petehéj/ jut lényeges szerep. Ezek az embriónak a morfogenezishez alkalmatlan belső körülményeket teremtenek /pl. viz- és O_2-hiány/, és azért az kénytelen nyugalmi állapotban maradni. Igy esetleg feltételezhető, hogy maga az embrió nem is kimondottan diapauza-nyugalomban van, és a tojásnak mint egésznek a diapauzáját már ebben az időszakban az extra-embrionális strukturákat érintő változások szabályozzák.

A diapauza különböző jelenségeit - amelyek egyébként nemcsak kimondottan a diapauza időszakára korlátozódnak - két fő csoportra oszthatjuk, A diapauza-

jelenségek egyik csoportja a szabályozó, kontroll mechanizmus körébe tartozik, mig a másik csoportba a diapauzára jellemző egyéb morfológiai, fiziológiai, biokémiai, stb. változásokat sorolhatjuk.

A diapauza speciális kontroll mechanizmusáról beszélhetünk tágabb és szükebb értelemben. Tágabb értelemben ide tartozik a hormonális szabályozás is, amelyről már az előbbiekben szó esett. Ehelyütt azonban a kontrol mechanizmust szükebben szeretném értelmezni, értve ezen mindazon strukturákat és funkciókat, amelyek a rovaragy sajátos, a diapauzával kapcsolatos neuroendokrin tevékenységét irányitják, és ezzel végső soron szerepük van egyrészt a diapauza kiváltásában és megindításában, másrészt fenntartásában és megszüntetésében. A szabályozó mechanizmus egyik fontos tevékenysége ennek megfelelően az u.n. diapauza-determináció vagy diapauza-indukció, a másik pedig az u.n. diapauza-fejlődés.

A diapauza-determináció határozza meg, hogy a két alternativa közül /diapauza - nem diapauza/ melyik érvényesül. Ha a diapauza-indukció kifejezést használjuk, a kérdést csak a diapauza szempontjából nézzük. A diapauza-indukció dönti el, hogy a diapauzára való potencia realizálódik-e vagy látens marad. A szóbakerült két fogalom valóságos tartalma lényegében ugyanaz.

A diapauza-determináció a diapauzát megelőző /praediapauza/ jelenség, amelyben egyrészt belső, genetikus tényezők, másrészt sajátos külső ingerek müködnek közre.

Elsőnek a genetikus tényezők szerepére térnék ki. Előfordult az irodalomban olyan nézet, hogy tulajdonképpen mindenfajta diapauza genetikusan determinált. Ezt az álláspontot gyakran aztán ugy módositették, hogy csak az obligát diapauza öröklötten meghatározott, a fakultativ diapauza kiváltásában ellenben a környezetnek van döntő szerepe. Teljesen ellenkező végletet képviselt végül SIMMONDS /1948/, aki szerint még az univoltin fajok diapauzájánál sincs örökletes befolyás. Ma a problémát ugy látjuk, hogy a diapauza kiváltásánál ténylegesen van u.n. konstitucionális vagy genetikai háttér, de a genetikus tényezők befolyása rendesen csak viszonylagos. NOVÁK-nak /86/ az a megállapitása, hogy csak a diapauzára való képesség öröklődik, alapjában helytálló, de talán mégsem egész pontos. Beigazolódott, hogy az obligát diapauza létrejöttében is nélkülözhetetlenek bizonyos környezeti ingerek, viszont az is általában megfigyelhető, hogy a diapauza vonatkozásában is minden populáció többé-kevésbé kevert. Azonos körülmények között is esetleg nem minden egyed kerül diapauzába, és egyedenként is bizonyos

fokig eltérő lehet a diapauza intenzitása /l. később/. Genetikus alapon kell, hogy értelmezzük azt a szintén nem ritka jelenséget, hogy egyes rovarfajok areáljén belül természetes szelekcióval voltinizmusban, és a diapauza vonatkozásában eltérő rasszok alakultak ki, amit azután a Bombyx-nál mesterségesen is sikerült elérni. A kérdés tehát eléggé összetett, és a diapauza kiváltásában valójában számos gén és egyéb tényező müködhet közre. Egyes jellegek /pl. a determináló külső inger fajtája és hatásának időszaka/ konzervatívabbak lehetnek, mig mások kevésbé /pl. a hatások optimuma, ill. hatékony skálájuk terjedelme, a determináció egyéb körülményei/. Többen - EPHRUSSI /1939/ után - a determinációban szereplő receptorokat és központokat tartották a " point of attack of the genotype"-nak, LEES /8o/ pedig arra mutatott rá, hogy a genetikus kontrollvoltaképpen a receptor mechanizmus reakciójának megváltoztatásán keresztül hat.

Ami bizonyos külső ingerek közremüködését illeti, a diapauza-determináció fontos része ezeknek felvétele valamely - meghatározott és jellemző - diapauza előtti szenzitiv periódusban. Ha azután diapauzára történt indukció, szükséges még ennek megőrzése és átvitele bizonyos /néha rövid/ és a determinációban már nem szenzitiv perióduson, továbbá bizonyos "jelzés",

amely kérdéses agyi /rendszerint közvetlenül a neuroszekréciós/ centrumot alkalmas időpontban gátlás alá helyezi. LEES /81/ is látja, hogy itt érdekes "emlékező" mechanizmusról van szó, de a jelenséget akár a biológiai információ-átvitel egyik esetének is tarthatjuk. Sajnos, mindeme folyamatok részletei szinte teljesen ismeretlenek, ugyhogy e kérdés-komplexumból csupán a szenzitiv periódus és maguknak az ingereknek /és némiképp felvételük módjának/ problémájával foglalkozhatunk.

A szenzitiv periódus fekvése és időtartama fajra jellemző. A lárva- és báb-diapauza esetében a megelőző lárva-stádiumra esik, az imágó-diapauzánál a determináció is az imaginális korban történik. A tojásdiapauzára még az előző generáció tojás állapotában /az embriogenezis késői időszakában/ van determináció. A szenzitiv periódus időtartama meglehetősen változó, a lárvánál rendesen több fejlődési /vedlési/ stádiumra terjed ki. Néha hosszura nyulik /pl. a Grapholithanál az egész lárvafejlődés időszakára/, máskor feltünően rövid /a Diataraxia-nál 2 nap/.

A diapauza-determinációban közrejátszó inger voltaképpen ingersorozat, amely ilyen szempontból folyamatos ingerületi állapotot létesit. Az ingerek sajátságai mellett majd külön szólunk az ingerfelvétel

feltételezett helyéről is. A diapauza-determináció ingereinek közös sajátsága, hogy általában nincsenek kapcsolatban az állat optimumával, viszonylag stabilan jelentkeznek, és szinkronizáló szerepet töltenek be. Utóbbin azt kell értenünk, hogy jelzik például az évszakot vagy esetleg az életciklus, fejlődés megfelelő időszakát /anya életkora - tojás diapauza, gazda - parazita kölcsönhatása, l. később/. Éppen az emlitett tulajdonságok alapján irt LEES /8o/ " token stimuli"-ról, vagy HARVEY /54/ "signals"-ról. A diapauza kiváltásában - különösen a mérsékelt égővön - tulnyomórészt a fotoperiodizmus szerepel, de számba vették még a hőmérséklet és bizonyos fokig a légnedvesség és a táplálék minőségének hatását is. Mint látni fogjuk, a tojás-diapauza létrejöttét az anya életkorával is kapcsolatba hozták, és figyelembe vehető a parazita és a gazdaszervezet egymásrahatása is, egyikük vagy mindkettőjük diapauzájával kapcsolatban.

A fotoperiodizmus - a nappalnak és éjszakának megfelelő világos és sötét periódusok váltakozásának - jelentőségét a diapauza kiváltásában elsőként KUGORE /1933/ ismerte fel a Bombyx tojás-diapauzája esetében. A fotoperiodizmus kapcsán szólunk egyrészt magukról a periódusokról, másrészt a hatékony fény természetéről.

Hangsulyoznunk kell, hogy a diapauza-determinációban nem maga a világos vagy a sötét, hanem e kettő megfelelő és viszonylag szabályos váltakozása a döntő tényező. Szem előtt kell tartanunk mindenek előtt a megfelelő hatás kiváltásához szükséges fotoperiódusok számát /amely természetesen a szenzitiv időszak hosszával is kapcsolatos/, továbbá, hogy változó vagy konstans fotoperiódusokkal van-e dolgunk. A változó fotoperiódus jöhet számitásba, ha pl. meglehetősen hosszu a szenzitiv időszak, mint ezt CORBET /1954/ az Anax-nál feltételezi. Ez esetben tulajdonképpen a nappal és éjszaka hosszában beálló lassu, évszakos változás maga az inger. Konstans fotoperiódusokról akkor beszélünk, ha a szenzitiv időszakban lényegesen nem változik a világos és sötét periódus hossza, illetve nem ez a voltaképpeni inger. A legtöbb megfigyelés és kisérleti adat a konstans fotoperiódusok hatékonyságát igazolta. Ilyen esetekben azt is sikerült megállapitani, hogy egy 24 órás időszakon belül a világos és sötét abszolut, és nem relativ hossza a lényeges. Az állat természetestől eltérő hatásokra /pl. rövididejü közbeiktatott megvilágitás vagy sötét, teljes sötétség/ rendszerint nem reagál. Azokat a rovarokat, amelyeknél a hosszu megvilágitás, relative nagyobb naphosszuság gátolja a diapauza létrejöttét, hosszunappalos rovaroknak nevezzük. Ilyen faj pl. a

DANYILJEVSZKI /1948/ által tanulmányozott Acronicta rumicis. Rövidnappalos rovarról akkor beszélünk, ha a diapauza felléptét a rövid megvilágitás, naphosszuság gátolja meg. KOGURE /1954/ ezt az esetet tapasztalta a Bombyx mori-nál. Találtak a fotoperiódusokra érzéketlen rovarokat is, amilyen pl. a DICKSON /1949/ által tanulmányozott Listrodes.

A fotoperiodizmusban hatékony fény minimális intenzitása LEES /8o/ szerint a fehér fényre nézve egy "foot candle" /gyertyaláb/, azaz már a holdfény erőssége feletti érték. Ezen érték felett - azt találták - a fényerősség változtatása nincs külön hatással. A kutatások szerint a kék és a kékeszöld szinü fény a leghatásosabb.

A hőmérséklet LEES /8o/ szerint az Antheraeanál nincs befolyással a diapauza kialakulására. A kisérleti adatok többsége azonban mégis arra mutat, hogy - főként a fotoperiodizmussal kombinálva - a hőmérséklet is figyelembe veendő. A természetest megközelitő fotoperiódusok hatása általában csak meghatározott, középső hőmérsékleti intervallumokban érvényesül. A hőfok bármely irányu erősebb eltolódása megváltoztatja a hatékony periódusok hosszát rendszerint olyképpen, hogy magasabb hőmérsékleten rövidebb, alacsonyabb hőmérsékletnél hosszabb megvilágitás szükséges. Szélső hőértékek-

nél - ugy látszik - már maga a hőmérséklet is lehet kiváltó vagy gátló tényező. Ilyen esetekben a magas hőmérséklet gátolja, az alacsonyabb serkenti a diapauza felléptét. Érdekesek WAY vizsgálatai, aki a fotoperiódusokkal kombinálva az állatokat különböző hőmérséklet hatásának is bizonyos periódusokban tette ki. BODENHEIMER / 13 / szerint a diapauza kiváltásában az éjszakai hőmérsékleti minimumok változó sora is számitásba jöhet. Mindez felveti esetleges termoperiódusok befolyásának lehetőségét.

A légnedvesség hatása inkább csak feltételezett. NOVÁK / 86 / szerint a szárazság gátolja, a nedvesség elősegiti a diapauza felléptét.

A növényi táplálék minősége jelezheti a vegetációs periódus különböző időszakát, ugyhogy ezért feltételezték, hogy szintén szerepet játszik a diapauzadeterminációban. Bár SZTRELNYIKOV /1936/ szerint a Loxostege esetében a tápnövény viztartalmának megváltozása, SQUIRE /194o/ szerint a Platyedra-nál a táplálék zsirtartalmának eltérése vezet diapauzára, az ujabb vizsgálatok mégis inkább cáfolni látszanak e feltevést.

LEES /8o/emlit néhány adatot, amelyek szerint az anya életkora hatással volt a lerakott tojások diapauza-determináltságára. Azt találták ugyanis, hogy idő-

sebb nősténytől több diapauza-egyed származik.

Érdekes kérdés, hogy a parazita és a megtámadott gazda szervezete miként befolyásolja egymás diapauzáját. Gyakori eset ugyanis, hogy egyidőben kezdik meg vagy egymás hatására függesztik fel diapauzájukat. Egyik esetben - ugy tünik,- a gazda, máskor a parazita szabja meg fejlődésük ritmusát. Sajnos, egyelőre még homályos, hogy ilyen esetekben valójában milyen kölcsönhatásról, befolyásról van szó.

A diapauza-determináció ingerei végsősoron a megfelelő neuro-endokrin centrumokba érkeznek. Az inger eljuthat hosszabb, közvetett uton vagy közvetlenül. Az előbbi esetre példaként ANDREWARTHA /6/ elméletét, az u.n. "food mobilisation hypothesis"-t hozhatjuk fel. ANDREWARTHA abból indul ki, hogy a neuro-endokrin szervek feltehetően nem képesek kétfajta, merőben eltérő ingerre /a diapauza-determináció és a diapauza-fejlődés ingerei/ reagálni, és ezért - számára ugy tünik - a diapauza-determináció ingerei elsődlegesen nem ezeket a központokat érik. Ez emlitett szerző szerint a megfelelő környezeti behatások következtében a diapauzára determinálódó rovarnál u.n. "intractable food reserves" épülnek fel. Az utóbbi fogalmat ANDREWARTHA tágan értelmezi, amely jelentheti a normálistól eltérő, a leépülésnek ellenálló rezerv

tápanyagok felhalmozódását, vagy a tápanyag lebontásában szereplő enzimrendszer hiányát /inaktivitását/, de esetleg a kettő kombinációját is. A neuro-endokrin központok müködéséhez - a szerző szerint - a tápanyagok leépülése, az u.n. "food mobilisation" szolgáltatja az állandó serkentést. Ha azonban "intractable food reserves" halmozódtak fel, az anyagcserében "unbalance" keletkezik, a tápanyag-leépitő folyamatok intenzitása és ezzel a kérdéses centrumok serkentése is minimálisra csökken.

Ma sokkal valószinübb, hogy a kellő stimulus egészen közvetlenül érkezik a központokba. Az ingerfelvétel problémáját eddig csak a fotoperiodizmussal kapcsolatban tanulmányozták. Mindenekelőtt az ingerfelvétel helyének és a kiváltott reakcióknak a kérdése merül fel. Az ingerfelvétel helyére nézve két lehetőség kinálkozott. Az egyik esetben valamilyen érzékszerv /fotoreceptorként az egyszerü vagy összetett szem/ juttatja el az idegimpulzusokat az agyi centrumba. A másik az, hogy - bármily meglepő - maga az agy, ill. neuroszekréciós sejtjei veszik fel a szükséges ingereket. S az ujabbkeletü vizsgálatok éppenaaz utóbbi lehetőséget tették valószinüvé. LEES /81/ például azt tapasztalta, hogy a levéltetveknél a fotoperiodizmussal kapcsolatban az agy teteje a fotoszenzitiv régió. Ugyan-

csak LEES /8o/ a fény leghatékonyabb spektrális összetétele alapján azt is feltételezte, hogy karotenoidok vesznek részt a fotorecepcióban. Jelenlegi ismereteink alapján természetesen nem lehet még végleges álláspontot elfoglalni e kérdésben.

Ami a kiváltott reakciókat illeti, ezek szempontjából - ugy tünik - a sötét periódusok legalább oly fontosak, mint a világosak. Azt is valószinünek tartják, hogy más folyamatok játszódnak le a megvilágitás idején, és mások sötétben, és talán a hőmérséklet befolyása is eltérő a két fázisban. Bizonyos esetekre érvényesnek látszik LEES-nek / 80 / az a feltevése, hogy az egyik szakaszban valamilyen aktiv, a diapauza szempontjából serkentő vagy gátló termék szintetizálódik, a másikban pedig leépül vagy valamiképp inaktiválódik.

A diapauza kontroll-mechanizmusának másik lényeges folyamata - mint már emlitettük - az u.n. diapauza-fejlődés. A diapauza-fejlődés magában foglalja mindazokat a diapauza alatti - elsősorban fiziológiai - változásokat, amelyek a diapauza befejezésének /természetes körülmények között/ nélkülözhetetlen feltételei. A probléma tulajdonképpen már a diapauza-determináció kérdése előtt felmerülhetett. Az elnevezés /diapause development/ ANDREWARTHA-tól /6/ származik. ANDREWARTHA

a fejlődésnek két aszpektusát /morfológiai és fiziológiai/ különböztette meg, és beszélt diapauza-állapotról, amely átmeneti szünet a morfogenezisben, valamint diapauza-fejlődésről, ami szerinte a diapauza-állapot alatti fiziogenezis. Az utóbbi a morfogenezis ismételt megindulásának előfeltétele.

A diapauza-fejlődés fogalmának tartalma az ismeretek bővülésével változott. SIMMONDS és BODENHEIMER szerint ez voltaképpen az összes diapauza alatti folyamat, hiszen szerintük maga a diapauza is a fejlődés ujrafelvételének alapfeltétele. Más szerzőknél ez lenne az a folyamat, amely a diapauzát előidéző kedvezőtlen körülmény megszünéséhez, valamilyen inhibitor-anyag, diapauza-faktor, stb. leépüléséhez nélkülözhetetlen. Az ANDREWARTHA-féle "intractable food reserves" is e folyamat révén számolódnak fel. A hormonális teóriában ma eléggé elfogadott, hogy a diapauza-fejlődés az agyban vagy a neuro-endokrin centrumokban megfelelő környezeti feltételek mellett lejátszódó speciális változások összessége. Ezen megállapitás csak a tojás-diapauzára nem érvényes, mert ez esetben valószinüleg az extra-embrionális szövetekben folynak le hasonló jelentőségü reakciók.

A diapauza-fejlődéssel kapcsolatban tanulmányozták egyrészt azokat a külső körülményeket, amelyek a

szervezetben lejátszódó változásokhoz nélkülözhetetlenek, másrészt - ha nem is részleteiben - a végbemenő reakciókat. A diapauza-fejlődés környezeti feltételei általában mások, mint a diapauza-determinációban szereplők. Legfontosabb tényező a hőmérséklet. A diapauza felfüggesztéséhez rendszerint meghatározott időtartamban alacsony hőmérséklet behatása szükséges. Igen régen megfigyelték már, hogy az áttelelő rovarbábok a későbbi keléshez bizonyos foku "kifagyasztást" kivánnak. Ez az a jelenség, amellyel az irodalomban is gyakran találkozunk "Treiben", "cold storage", ill. "chilling" néven.

A diapauza-fejlődés szempontjából lényeges a megfelelő hőfok és a hőhatás alkalmas hosszusága. Az igényelt vagy optimális hőmérséklet fajonként eltérő, és a diapauza különböző időszakában is más-más. A diapauza kezdő szakában általában az enyhén meleg a kedvező, ezután viszont rendszerint hosszabb idejü hideghatás szükséges. Az optimális hőfok a mérsékelt égővön o-lo C^{o} közötti érték, főként + 5 C^{o} körül. DANYILJEVSZKI /1949/ érdekes összefüggést talált a Saturniidae-család néhány fajánál a diapauza alatti hőoptimum és a kérdéses faj elterjedési területének klimája között. Az irodalmi adatok szerint a diapauza legvégén ismét az enyhén meleg a kedvező, sőt nélkülözhetetlen. LEES /81/ az O_2-tartalom befolyását is emliti; a hideghatás idején aerob, a végső meleghatás alkalmával bizonyos fokig anaerob körülmények kedvezőek. A diapauza-fejlődés környezeti

tényezőinél minden vonatkozásban /pl. hőfok, időbeli terjedelem/ megállapitható olyan optimum, amelynél a legrövidebb a diapauza. Az ettől eltérő kombinációk vagy meghosszabbitják a diapauzát, vagy más uton is károsak, és ezzel növelik a mortalitást, sőt teljesen letálisak is lehetnek. Egyes szerzők szerint, ha a hideghatás tul hosszura nyulik, a diapauza esetleg befejeződik, de ezután az állat még "quiescence" állapotban marad.

A diapauza-fejlődés folyamatai kevéssé ismertek, igy sokszor csak hipotézisekre hivatkozhatunk. BODENHEIMER /13/ szerint alacsony hőmérséklet mellett fokozatosan nő a "brain factor" /feltehetően AH/ termelésére való képesség, és a végső magasabb hőmérséklet e faktor felszabadulását segiti elő. LEES /8o/ szerint a diapauza fejlődés során a szervezetben "multiple thermal reactions" játszódnak le, azaz két vagy több olyan folyamat, amelynek más a hőkoefficiense, és amely reakciók ugyanazon szubsztrátért versenyeznek. Az optimális hőmérséklet a diapauza felfüggesztéséhez vezető legkedvezőbb reakciókat helyezi előtérbe. SCHNEIDERMAN és HORWITZ /1958/ szerint két ellentétes folyamat - szintézis és oxidativ leépülés - játszódik le, és ezek közül az utóbbit az alacsony hőmérséklet lassitja. Ezzel magyarázzák, hogy tapasztalatuk szerint a

"chilling" bizonyos fokig reverzibilis. Voltak, akik már jobban megközelitették a kérdéses fiziológiai-biokémiai folyamatokat. KLOOT /1955/ kutatásai például arra mutattak rá, hogy diapauza-báboknál az agy neuronjai relative depolarizált állapotban vannak, amit az elektromos aktivitás és a kolineszteráz-tartalom csökkenése is mutat. A diapauza-fejlődés során nő a kolinerg anyagok /pl. acetilkolin/ mennyisége, és ez a folyamat éppen az optimálisnak tartott hőmérsékleten a leggyorsabb. A tojás-diapauzával kapcsolatosan érdekesek WAY /1959-60/ vizsgálatai, aki szerint alacsony hőmérsékleten a diapauza-fejlődés bizonyos lipoprotein membránok felhasadásában jut kifejezésre.

Sokan megkisérelték - mintegy a diapauza-fejlődés megkerülésével - a diapauza mesterséges megszüntetését. Bár az imágó-diapauzával kapcsolatban nem tudunk ilyen próbálkozásokról, és a báb-diapauzánál is csak a MH-injekció volt hatásos, lárváknál és főként tojásoknál különböző, egyébként nem természetes és kedvezőnek sem nevezhető mechanikai, fizikai és kémiai behatásokkal sikerült felfüggeszteni a diapauzát. E hatások pontos mechanizmusa alig ismert, és feltehetően egyidejüleg többféle lehet. Lárváknál különböző hőhatások /hősokk, perzselés/, ill. mechanikai behatások /pl. szurás/ voltak eredményesek. LEES / 80 / szerint ezek a tényezők

valamiképp az endokrin szerveket befolyásolták. A tojásnál a mesterséges behatások valószinüleg az extraembrionális szöveteket érintik elsődlegesen, s mindenekelőtt a petehéj szerkezetét változtatják meg. E szempontból valószinüleg a viaszréteg és a hydropyle-sejtek a legérzékenyebbek. Tojás-diapauzát meg tudtak szüntetni hősokkal, elektromos sokkal, centrifugálással, különböző zsiroldószerekkel /xilol, széntetraklorid/, ill. koncentrált, meleg savakkal /HCl, H_2SO_4/ való kezeléssel, és azzal, hogy a tojást különböző, táptalajjal ellátott baktérium- vagy élesztő tenyészetek hatásának tették ki /enzimatikus bontás!/. BUCKLIN /1953/ vizsgálatai szerint a petehéjból kivett diapauzaembrió megfelelő Ringer-függőcseppben tartva rövid időn belül megszüntette diapauzáját. Bizonyos kezelésekkel /hősökk, HCl/ diapauzára determinált tojásnál meg lehetett akadályozni a diapauza jelentkezését is.

Felmerült néhány olyan eset, amelyekben - ugy látszik - a diapauza szabályozó mechanizmusa némileg eltérő. Bizonyos hernyók /Dendrolimus, Euproctis, Stilpnotia/ áttelelésekor a diapauza a fotoperiodizmus állandó kontrollja alatt áll, azaz a fotoperiódusok nemcsak a diapauza kiváltásában, hanem megszüntetésében is részt vesznek. KEVAN /1944/ szerint a Diatraea-nál, LEES /1953/ szerint a Metatetranychus-nál éhezés követ-

keztében diapauza következhet be, amelyet a megfelelő táplálkozási körülmlnyek helyreállitása megszüntet. Az utóbbi példáknál valószinünek látszik, hogy nem tipikus diapauza-nyugalmat figyeltek meg.

A diapauza azon jelenségeit, amelyek nem közvetlenül a kontroll-mechanizmussal állnak kapcsolatban, három fő periódusra, a diapauza előtti /praediapausa/, a tulajdonképpeni diapauza, és a diapauza utáni /postdiapausa/ időszakra sorolhatjuk be.

A praediapausa jelenségek mintegy előkészületet jelentenek a diapauzára. Rendszerint jól kifejezettek a legtöbb lárva, báb és imágó diapauzája előtt, és különösen szembetünők - a nem-diapauza generációval való összehasonlithatóság miatt - a fakultativ diapauzáju rovaroknál. Gyakran épp e jelenségekben látták a diapauza legközvetlenebb okát. Ma viszont arra kell gyanakodnunk, hogy valamiféle szabályozás már a diapauza előtt érvénybe lép, és a kérdéses jelenségek ezzel hozhatók kapcsolatba. A praediapausa jelenségek körébe tartozik sok ösztön-megnyilvánulás, pl. valamilyen nyugodt hely felkeresése - amely egyes imágóknál megváltozott geo- és fototaxissal is kapcsolatos - vagy a szövedékkészités /lárvák/. Igen gyakori a diapauza előtti tápanyag- /főként zsir/ felhalmozás és bizonyos foku dehidráció.

A tulajdonképpeni diapauza-jelenségek sorából először a morfológiai, anatómiai és hisztológiai jellegüeket vesszük szemügyre, azután pedig az egyes fiziológiai-biokémiai jelenségeket.

Diapauza-imágóknál - mint JOLY is kimutatta a Dytiscus-nál - a gonádok rendszerint kisebb terjedelmüek. Báboknál tapasztalták, hogy diapauza idején kevesebb a sejt a hemolimfában. FOA /1927/ szerint a Bombyx diapauza-tojásokban eltérő a nucleus-protoplasma ráció. Hyalophora-bábok epidermis-sejtjeiben viszont azt mutatták ki, hogy diapauza idején megváltozik bizonyos intracelluláris organellák /mitokondriumok, endoplazmatikus retikulum/ elrendeződése, alakja és szerkezete. Bár a diapauzára jellemző a morfogenezis szünetelése, ANDREWARTHA /6/ szerint azért gyenge morfológiai változásokat mégis feltételezhetünk. Itt kell még megemlitenünk, hogy elég gyakran a diapauza generáció /fakultativ diapauza!/ egyes rajzolatokban, szinárnyalatokban eltérő. Ezt láthatjuk pl. az Araschnia levana esetében. JASIČ és MACKO /65/ kimutatták, hogy a Hyphantria cunea imágó sötét szárnyfoltjai diapauza után gyakrabban és kiterjedtebben jelentkeznek.

Igen jellegzetesek a diapauza fiziológiai sajátságai, jelenségei. Ezek sorából először azzal a fogalommal kell foglalkoznunk, amelyet az irodalom csak ép-

pen érint, a diapauza intenzitásával, mélységével. A diapauza intenzitását főként a diapauza hosszával és a diapauza alatti anyagcsere erősségével szokták kifejezni. Optimális körülmények között minél hosszabb a diapauza, annál nagyobb az intenzitása. LEES /8o/ említi, hogy a Lymantria tojás-diapauzája 14 hónapig is eltarthat. Az Eriogaster lanestris és a Biston alpinus bábja STANDFUSS /1891/, ill. DANYILJEVSZKI /1951/ szerint 6-7 évig is nyugalomban maradhat. Feltünően hosszu időtartamu diapauzát figyeltek meg néha a Saturniidae-családba tartozó fajok bábjainál. A Rothschildia jorulla bábja például ROWLEY /1923/ szerint 8 évig is diapauzában maradt.

Minél alacsonyabb szintü diapauza idején az anyagcsere, annál intenzivebbnek tartják magát a diapauzát. Már régebben megfigyelték különféle lepkebáboknál, hogy az anyagcsere erőssége eltérő lehet, és ez a körülmény kapcsolatban áll a fejlődés különböző gyorsaságával. Ebből a szempontból jellemzőnek találták bizonyos anyagcsere-görbék /sulyveszteség, O_2-fogyasztás/ legalacsonyabb pontján talált értékeket. HELLER / 55 / szerint a báb anyagcseréje függ a hőmérséklettől és az alapanyagcserétől. Az utóbbi genetikusan meghatározott és ezalapon két fejlődési tipus különithető el: az u.n."latent" és a "subitan" fejlődés. A HELLER által "latent"-nek ne-

vezett tipus valószinüleg megfelel a mai értelemben vett diapauzának. AGRELL /2/ már szól külön diapauza-tipusról is, vizsgálati adataiból azonban kiderül, hogy ez nála körülbelül annak az állapotnak felel meg, amelyet mesterségesen előidézhetünk, ha a diapauza-fejlődés optimális körülményeit nem biztositjuk, és igy tartjuk megnyujtott nyugalomban az állatot. AGRELL a diapauza-tipuson kivül ugyancsak beszél még "latent" és "subitan" fejlődésü bábokról is. Előbbi megfelel kb. a hideghatás alatti diapauza időszaknak, az utóbbi a meleghatás és az azutáni /tehát főként már postdiapausa/ stádiumnak. E három fejlődési tipus AGRELL-nél mintegy sort képez, amelyben fokozatosan nő a fejlődési potencia, és megváltozik az anyagcsere tipusa. Az RQ és bizonyos hőmérsékleti koefficiensek alapján két anyagcseretipust különböztet meg. Az u.n. "conversion"-tipusnál AGRELL szerint az RQ alacsony, és feltehetően zsir ⟶ szénhidrát átalakulás történik a szervezetben. A "combustion"-tipusnál magasabb az RQ és itt főként csak oxidáció játszódik le. Az AGRELL értelmezése szerinti diapauza-alakra állitólag a "conversion" tipus lenne jellemző, mig a "latent", majd a "subitan" fejlődésnél a "conversion" tipusból a "combustion"-tipusba való fokozatos átmenetet lehet megfigyelni.

A kutatások egyértelmüen igazolták, hogy diapauza idején /kivéve a parciális imágó-diapauzát/ jelentősen alacsonyabb az anyagcsere. Emiatt az időegység alatti sulyveszteség, és főként a zsirtartalom csökkenése relative gyengébb. A légzés /O_2-fogyasztás/ meglehetősen alacsony. HELLER /1926/ vizsgálati eredményei szerint a Celerio euphorbiae-nál a légzési minimum a diapauza-bábnál fele akkora, mint a nem-diapauza-alaknál. SCHEIDERMAN és WILLIAMS /1953/ szerint a Hyalophora cecropia diapauza-bábjánál a légzési minimum 1,4 %-a a kifejlett hernyó légzésének. USATINSZKÁJA /1956/ mérése szerint a Leptinotarsa decemlineata imágó-diapauzája alkalmával a légzés 1/4-ére csökken. BODINE és BOELL /1937/ a Melanoplus differentialis tojásánál azt tapasztalta, hogy a diapauza időtartamára a légzés 1/3-ára redukálódott.

A diapauza intenzitásában - sok megfigyelés erre mutat - részint genetikus alapon, részben a diapauza-determináció körülményeitől függően alkalmanként és egyedenként eltérések lehetnek. Ami pedig magának az anyagcserének az intenzitását illeti, ebben - ugy látszik - a diapauza különböző időszakában is némi változások történhetnek, minden bizonnyal a diapauza-fejlődéssel összefüggésben.

A diapauza sajátos anyagcseréjéről külön is ér-

demes szólnunk. A parciális imaginális diapauza e tárgyalás körén kivül helyezhető, az emlitendő jellegzetességek erre az esetre nem, vagy csak korlátozottan érvényesek. Először is néhány általánosabb megállapitást kell tennünk. Több szerző, igy például WILLIAMS /1948/ és HARVEY /54/ kiemeli annak jelentőségét, hogy a diapauza alkalmával - különösen a tojás- és báb-diapauza esetében - izoláltan tanulmányozhatjuk az u.n. fenntartó vagy alapanyagcserét. A szervezet energiakészletét ugyanis máskülönben három alapvető folyamat fogyasztja: a funkció vagy effektor aktivitás, a morfogenezis, és az alapanyagcsere. Diapauza idején pedig - mint már szó is esett róla - a funkció és a morfogenezis szünetel. A parciális imaginális diapauzát bizonyos fokig éppen az effektor aktivitás megléte miatt tekinthetjük kivételes esetnek. Ezzel kapcsolatban érdemes megjegyezni, hogy e diapauza-fajtánál sokszor éppen fokozottabb aktivitás, például vándorlási tevékenység tapasztalható, mint azt FEDOTOV /1944/ az Eurygaster integriceps-nél, COMMON /1953/ pedig az Agrotis infusanál megfigyelte. A morfogenezis hiánya a diapauza fő jellegzetessége, bár az ujabb vizsgálatok szerint - amelyeket HARVEY /54/ is felsorol - bizonyos foku bioszintézis végbemegy a szervezetben. Erre mutat jelzett P és aminosavak beépülése.

Az alapanyagcsere egyes szerzők szerint maga is alacsonyabb szintü a szokásosnál, amit TELFER és WILLIAMS /196o/ bizonyos energiakonzerváló berendezéseknek tulajdonit. Szerintük igy pl. lehetséges, hogy a molekulák és ionok aktiv transzportja és regulációja helyett bizonyos permeabilitás-korlátok lépnek fel. HARVEY /54/ tanulmányában kiemeli, hogy a diapauza anyagcseréjének fő jellegzetessége egyrészt az enderganikus bioszintétikus aktivitás, másrészt - az előbbivel szoros kapcsolatban - az exergonikus energia-szolgáltató aktivitás csökkent volta. A kisebbfoku bioszintézisre mutat például, hogy diapauzában az RNS:DNS viszony a fejlődő szervezetre jellemző 7,4 helyett csak 5,6. A gyengébb energia-felhasználást viszont az is igazolja, hogy az ATP:ADP arány az ATP javára kedvező. Az energia-szolgáltató mechanizmus csökkent müködésével áll kapcsolatban - mint arról később még szó lesz - a citokróm-rendszer bizonyos foku leépülése.

A diapauza anyagcseréjének további jellegzetessége a többek által tapasztalt, de ujabban mégis kétségbe vont alacsony RQ, és emellett bizonyos rezisztens jellegek jelenléte. E problémákra is még a későbbiekben visszatérünk, ugyhogy ehelyütt inkább csak felsorolásra szoritkozhatunk. Gyakran tapasztalható, hogy diapauza idején megnövekszik a fagyállóság, amelyet ujabban fő-

ként a glicerin felhalmozódásával hoztak összefüggésbe. Egyesek szerint diapauzában az anaerobiózisra való hajlamosság is nagyobb. A légzés sajátos rezisztens jellegei, bár gyakran csak meghatározott körülmények között és korlátozott terjedelemben jelentkeznek, külön tanulmányt érdemelnek. A légzés hidegrezisztenciájára mutat, hogy KOZSANCSIKOV[73] szerint diapauzában megnövekszik az u.n. termostabil légzéskomponens, és ezzel együttjár a légzés narkotikumokkal szembeni fokozottabb ellenállása. Bizonyos mérgek - amelyek elsősorban a citokróm-rendszer egyes elemeire hatnak -, mint például a CO, cianidok, azidok, pilokarpin és származékai, antimicin-A, diftéria-toxin, diapauza idején sokkal kisebb mértékben mérgezőek. A karbomonoxido- és cianorezisztenciát különösen intenzíven tanulmányozták.

Az egyéb fiziológiai sajátságok kapcsán megemlithetjük, hogy diapauza-bálnál SCHNEIDER /1949/ alacsonyabb szivverésszámot észlelt, SMITH és SCHNEIDERMAN /1954/ tanulmánya óta beigazolódott, hogy az epidermis megsértése után a sebgyógyulás mechanizmusa diapauzában a hormálistól eltér: nincs mitózis, csupán sejtmegnagyobbodás.

A diapauza után bizonyos postdiapausa jelenségek is megfigyelhetők. Ezek sorából - mint elsősorban ösztön-megnyilvánulásokat - a buvóhely, szövedék, stb.

elhagyását említhetjük meg /lárvák, imágók/. Tojás- és néha lárva-diapauza után a továbbfejlődés, növekedés csak vízfelvétel után indul meg.

A diapauza filogenezisével kapcsolatban a szerzőknek általában az a véleménye, hogy a diapauza különböző tipusai bizonyos fokig egymástól függetlenül alakultak ki. A diapauzához vezető fejlődési uton NOVÁK /86/ a következő fokozatokat tételezi fel: 1. az életfolyamatokat és fejlődést szabályozó hormonrendszer kialakulása, 2. az időszakos produkciós szünet idején müködő enzimrendszer és a vele kapcsolatos fiziológiai sajátságok létrejötte, 3. a hormon-elválasztás örökletesen stabilizált szünetelése kedvezőtlen körülmények következtében, 4. a diapauza-determináció kialakulása.

Feltehető, hogy a rovaroknál kezdetben csak primer dormancy /1. a nyugalmi állapotoknál elmondottakat/ fordult elő. Ekkor tehát pusztán kedvezőtlen tényezők váltottak ki nyugalmat. Lehetséges, hogy az ilyen esetek gyakoriságát növelhette például olyan körülmény - amelyre különben a diapauza filogenezisével kapcsolatban NOVÁK /86/ is kitér -, mint a szárazföldi életmódra való áttérés /szárazság!/, ill. a klima zordabbá válása /hideg!/. A primer dormancy azáltal alakulhatott át szekunderré /ez esetben diapauzává/, hogy szabályos

időközönként, megfelelő fejlődési stádiumban jelentkezett, és bizonyos adaptációs-szelekciós előnyei voltak. Az átalakulás alapvető feltétele lehetett a fejlődést, általában az életfunkciókat irányitó hormonrendszer jelenléte. Döntő lépésnek kell tartanunk a hormonprodukcióban fellépő időszakos szünetet, amely most már maga is nyugalmi állapotba helyezi a szervezetet. Feltételezhetjük egyrészt, hogy a primer dormancy maga is lecsökkentette a hormontermelést, másrészt hogy a szervezet számára előnnyel járt, ha a kényszeritett nyugalom éppen a hormonprodukciós pauzában következett be. Valószinü, hogy a megfelelő időszakokban később már genetikus alapon vagy a kialakult sajátos szabályozó mechanizmus hatására állt le a hormontermelés. Ezzel a nyugalmi állapot bizonyos fokig már függetlenné vált egyes kedvezőtlen körülmények jelenlététől, azaz szekundér dormancy, diapauza alakult ki. A sajátos szabályozó rendszer /diapauza-determináció, diapauza-fejlődés/ létrejöttéhez az vezethetett, hogy fokozatosan valamiféle asszociáció alakult ki az agyi centrumokat /esetleg más részeket is/ érő, de egyébként esetleg semleges ingerek és a nyugalmi állapot /közvetlen környezethatásra vagy genetikusan irányitott/ fellépte és megszünése között. A kapcsolat kialakulását elősegithette, hogy egyrészt ezek az ingerek mindig szabályosan, közel azonos elosz-

lásban, intenzitásban stb. jelentkeztek,és hatásuk a szervezetet mindig a nyugalmi állapothoz viszonyitott azonos időszakban érte. A külön-külön kialakult diapauza-tipusok közötti nagy hasonlóság részben a már meglévő, vagy az együtt fejlődő azonos anatómiai, fiziológiai, stb. sajátságoknak /beleértve a neuro-humorális rendszert/ köszönhető, részben hogy kialakulásukhoz közel hasonló hatások és szelekciós előnyök vezettek.

VIZSGÁLATI ANYAG

Kisérleteimhez az amerikai fehér szövőlepke /Hyphantria cunea Drury/ diapauza-bábjait használtam fel. A Hyphantria cunea az Arctiidae /Kirby/ familia Actiinae /Aurivillius/ subfamiliájába, és ezen belül természetesen a Hyphantria /Harris/ genusba tartozó lepkefaj. Más, korábban emlitett magyar nevei: fehér medveszövőlepke, amerikai medveszövő. Eredeti elterjedési területe Észak-Amerika /itteni népies neve: "fall webworm" = őszi szövőhernyó/. Európába ugy hurcolták be, és itt éppen hazánkban jelentkezett először 1940-ban. 1946-ban már kártevése is megfigyelhető volt, és 1948-ra pedig az egész ország területén elterjedt, sőt rövidesen a szomszédos országokba is áthuzódott. Kezdetben ISSEKUTZ /63/ és SURÁNYI /113/ még a Hyphantria textor fajnak tartották, de hamarosan éppen SURÁNYI /114/ mutatott rá arra, hogy a kérdéses állat valójában a H. cunea. Az egyes fejlődési alakjainak leirásával, az életciklusával, biológiájával, kártételével, és a védekezés lehetőségeivel részletesen foglalkozik NAGY, REICHART és UBRIZSY /84/ monográfiája. Természetesen a különböző növényvédelmi szak-

munkák, például UBRIZSY és REICHART /118/ könyve is, bővebben kitérnek ismertetésére.

Az amerikai fehér szövőlepke európai elterjedését, meghonosodását és kártevővé válását elősegitették egyrészt a számára kedvező klimatikus viszonyok, másrészt, hogy polifág kártevő. Ehhez még hozzájárult, hogy az uj területen természetes ellenségeinek száma kezdetben kevés volt. UBRIZSY és REICHART /118/ szerint legkedvezőbbek számára a körülmények az országnak azon területein, "... ahol a hőmérséklet magas, a napsütéses órák száma nagy, de a csapadék nem tul sok, de nem is kevés, ahol 68-75 százalékos páratartalom biztositott" /p. 152/. Nálunk elsősorban az utszéli fasorok, továbbá a parkok, ligetek, gyümölcsöskertek kártevője, ahol egyes gradációs években komoly tarrágásokat is okozhat. Közép-Európában 25o, hazánkban pedig mintegy 18o tápnövényét tartják nyilván. Kedvelt növényei az eperfa és a kőrislevelü juhar, majd a szilva, alma, dió és cseresznye.

A Hyphantria elleni mechanikai növényvédelem megnyilvánulhat a fiatal hernyófészkek leszedésében és megsemmisitésében, szalmaöveknek a fák derekára való felhelyezésében, és az ezekbe bábozódott állatok elpusztitásában. A vegyi védekezés csak a fiatal hernyók ellen eredményes, és főként DDT-tartalmu permetező- és

porozószerek alkalmazásából állhat. A biológiai védekezésre a parazita-mentésen kivül /az összegyüjtött bábokat nem semmisitjük meg, hanem olyan zárt helyen távoljuk, ahonnan később csak a bábok parazitái távozhatnak/ elsősorban a hernyóknál járványokat előidéző baktériumok és virusok felhasználása adhat lehetőséget.

Az amerikai fehér szövőlepkének nálunk évente rendszerint két - egy tavaszi-nyári és egy nyárvégi-őszi, rendesen áttelelő - nemzedéke van. Főként a déli országrészeken és egyes kedvező évjáratokban csökevényes III. generáció is felléphet. Érdemes kitérnünk - az utóbbi problémával kapcsolatban is - azokra az összefüggésekre, amelyek a klimatikus viszonyok és a Hyphantria cunea évi generációinak száma /voltinizmusa/, ill. a faj elterjedése között fennállnak. E szempontból különösen azt kell megfigyelnünk, hogy a klimatikus, ill. éghajlati tényezőktől miként függ egyrészt a diapauza jelentkezése, másrészt a fejlődés gyorsasága.

A Hyphantria cunea-nál fotoperiodikusan indukált fakultativ báb-diapauzát találunk. A diapauza-determináció szenzitiv periódusa JERMY és SÁRINGER /1956/ szerint az utolsó lárvastádiumra esik, JASIČ és MACKO /65/, valamint JASIČ /64/ ujabbkeletü vizsgálatai azon-

ban inkább azt igazolták, hogy ez a hernyó-állapot első felére korlátozódik. 21-22 C°-on tartott állatoknál megállapitották, hogy 15 órás napi megvilágitás után nem lép fel diapauza, 14 órás fényhatás azonban már nem akadályozza meg. A Hyphantria tehát u.n. hosszunappalos rovar. A diapauza-determinációban a hőmérsékletnek is van befolyása, eltolódást okozhat a kritikus fotoperiódust illetően /magasabb hőmérsékleten rövidebb, alacsonyabb hőfok esetében hosszabb megvilágitás gátolja meg a diapauza fellépését/. Állandó sötétben nevelt állatoknál a fejlődési optimumnál alacsonyabb hőfok /18-22 C°/ diapauzát vált ki. A táplálék minősége - ugy találták - nem játszik szerepet a determinációban. A determináció ilyen körülményei folytán szélességi övünkön /naphossz alakulása!/ az I. generáció bábjai nem kerülnek diapauzába, és ezért még egy generáció jelentkezik. E második nemzedék bábjai viszont már diapauzára determináltak, tehát áttelelni képesek.

Az évi generációk száma és eloszlása szoros kapcsolatban van a fejlődés gyorsaságával is, ami viszont részben ugyancsak különböző klimatikus, ill. időjárási tényezők /pl. hőmérséklet, csapadék, légnedvesség/ függvénye. E faktorok minden bizonnyal közvetve, a tápnövény minőségén keresztül is hatnak, és főként akkor válnak

még a faj előfordulásának is korlátjaivá, ha a diapauza-determinációval mintegy ellentétbe kerülnek. Ha például az I. vagy a II. generáció bábjai nem diapauzára determináltak, tehát még ugyanezen évben ujabb nemzedék /II., ill. III./ lép fel, viszont ez az ujabb generáció a kedvezőtlen körülmények következtében lassu fejlődésü, ugy ez a körülmény döntően megszabja pl. a szóbanforgó faj európai areáljét. JASIČ és MACKO /65/ szerint ha a vegetációs periódusban az átlaghőmérséklet 13 C°, a Hyphantria II. generációs hernyóinak fejlődése ugy meglassul, hogy a hidegebb időszak beköszönte előtt nem jutnak el a bábozódásig. Hazánkban inkább a fejlődés meggyorsulásával számolhatunk. Nálunk valószinüleg az első generáció is viszonylag gyorsabban futja le életét, és ezért a következő nemzedék diapauza-determinációjának szenzitiv időszaka is nagy átlagban előbbre, a hosszabb nappalok idejére tolódik el. Mivel ekkor a hőmérséklet is rendszerint magasabb, a kritikus fotoperiódus is ennek megfelelően módosul. E kettő együtt hozzájárulhat ahhoz, hogy a II. generációnál - főként délibb fekvésü, melegebb klimáju területeken, ill. kedvező évjáratban - számos báb még elkerüli a diapauzát, és igy egy csökevényes III. generáció is fellép. A Hyphantria cunea e III. nemze-

dékét magam is gyakran megfigyeltem Szegeden. A Tisza-parti ártéri ligeterdőkben szeptemberben és sokszor még október közepéig is megtalálhatók egészen fiatal hernyófészkek. Valószinü, hogy e területen /magasabb nyári hőmérsékleti átlagok!/ a III. generációs állatok gyakrabban és nagyobb számmal jelentkeznek.

A Hyphantria III. generációja rendszerint nem fejezheti be életutját, mivel hernyói a késő őszi-tél eleji időszakban - mielőtt teljes kifejlettségüket elérhetnék - elpusztulnak. Ebben közrejátszik a hideg /és nedvesség/, amely meglassitja a fejlődést, csökkenti a virusfertőzéssel szembeni ellenállást, majd közvetlenül is /éjszakai hőmérsékleti minimumok!/ pusztitó hatásu. Közben természetesen a tápnövény minősége is romlik, ill. táplálékhiány áll elő /levelek sárgulása, lehullása/. Mindezek ellenére Szegeden - talán e III. nemzedék kissé korábbi jelentkezése miatt - sikerült néhány alkalommal ilyen késő őszi hernyókat a szabadban /!/, igaz védett helyen, felnevelnem. Ezekből természetesen diapauza-bábok származtak.

Az utolsó fejlődési stádiumu Hyphantria hernyó bábozódás előtt 4-8 nappal befejezi táplálkozását, és izgatott mászkálással bábozódási helyének felkeresésére indul. NAGY-REICHART-UBRIZSY /84/ munkája szerint a hernyók "bábozódáskor a sötét és száraz, lehetőleg fe-

lülről /csapadéktól/ védett helyeket keresik fel elő-szeretettel" /p. 27/. Leggyakrabban fatörzseken a kéreg alatt vagy kéregrepedésekben, odvakban bábozódnak, sokszor azonban messzebbre is elvándorolnak, és az avarban vagy - ha lehetőségük nyilik rá - keritések, falak réseiben, farakásokban, eresz alatt, padláson, nád és zsuptetőben keresnek védett helyet. Egyesek szerint a faj összesodort levelek között és talajban is bábozódik. Jellemző rá, hogy szeret társasan bábozódni, és ezért bábszövedékei, bábjai igen gyakran nagy tömegben együtt találhatók.

Az amerikai fehér szövőlepke bábszövedéke szürkés vagy szürkésbarna szinü, ovális alaku. Hossza 1,7-2 cm, szélessége o,8-1 cm. Viszonylag laza szövetü, vastag selyemszálakból felépitett, amelybe a hernyó kihullott szőreit, de sokszor más tárgyakat is belesző. A báb fedett vagy mumiabáb /pupa obtecta/, hosszusága 7-14 mm, szélessége 3,5-5 mm. A potroh végén 1o-16 kis tüske található, végükön apró horoggal. E berendezés valószinüleg a bábszövedékben való megkapaszkodásra szolgál. A potroh utolsó két szelvényének ventrális oldalán megfigyelhető szkulpturák alapján lehetőség van az ivarok elkülönitésére. A nőstény báb egyébként is rendszerint nagyobb, potroha vastagabb. A légzőnyilások száma: 8 pár. Az utolsó kivételével minden potrohszelvény

oldalán látható 1-1. Az első pár stigma a toron helyezkedik el a pro- és mesothorax között, kissé dorzálisan eltolódva. A bábbá vedlés 1-2 napi előbáb állapot után történik meg. A friss báb szine zöldessárga, 1-2 napon belül azonban kutikulája fokozatosan sötétebbé, gesztenyebarnává, sötétbarnává válik. A köztakarón keresztül kezdetben a hátedény lüktetése is megfigyelhető.

A bábstádium hossza az I. generációnál normális környezeti feltételek mellett 7-11 nap. A him bábideje kissé hosszabb. A bábstádium terjedelme a hőmérséklettől /és bizonyára más tényezőktől/ is függ. JASIČ és MACKO /65/ szerint a ♂-nél 28,3 C°-on átlagban 9,1 nap, 2o,1 C°-on 16,6 nap; a ♀ esetében az előbbi hőmérsékleten 8,6, az utóbbi hőfok mellett 15,7 nap. A magyar monográfia szerint 18 C°-on 27-3o napos a bábidő. JASIČ és MACKO arra a megállapitásra jutott, hogy a bábstádium alatt a fejlődéshez minimálisan szükséges hőmérséklet 1o,o C°, mig a minimális effektiv hőösszeg értéke a ♂-nél 168,1 ± 1,9 C°, a ♀-nél 158,5 ± 3,1 C°. A II. /és a III./ generáció diapauzabábjai áttelelnek, igy ezeknél a bábstádium szabadban akár 7-8 hónapig, a következő év április közepéig- május elejéig is eltart.

A következőkben a Hyphantria cunea bábokra vo-

natkozó fiziológiai-biokémiai vizsgálati eredményeket szeretném összefoglalni elsősorban GERE /42/, valamint JASIĆ és MACKO /65/ munkája alapján, külön nem hivatkozva a megfelelő szerzőkre /kivéve, ha máshonnan származó adat is előfordul/. A vizsgálatok főként nem-diapauza-bábokon történtek.

A bábozódási előkészületek idején az állatok testsulyuknak mintegy 25 %-át vesztik, amely nagy része - mint GERE egy másik közleményében /41/ is rámutat - vizleadás. A sulyvesztés az optimálisnak mondható hőfokon /26 C°/ a legkisebb. A Hyphantria báb sulya függ a hernyó nevelési körülményeitől és tápnövényétől. A második nemzedékü, valamint általában a ♀ bábok sulya nagyobb. A bábstádium során a testsuly csökken /a II. generációs diapauza-báboknál az időtartamhoz képest kevésbé/. 26 C°-on /optimum!/ legkisebb a sulyveszteség /I. gen. ♀ = 8,69 %/. A napi sulycsökkenés a bábstádium elején és végén nagyobb. A bábok kezdeti szárazsulya meglehetősen állandó, nem függ az ivartól, generációtól, a hernyó nevelési körülményeitől és tápnövényétől; értéke 31,8- 34,2 %. A bábállapot során a szárazanyagtartalom is természetszerüleg csökken. Saját mérésem szerint II. generációs diapauza-báboknál a fejlődés végén /ápr. közepe/ 15 ♂-nél átlagban 29,6, ugyanennyi ♀-nél átlagban 27,6 % volt. Ha ezeket az

adatokat összehasonlitjuk az előbb megadott értékekkel, kiderül, hogy a diapauza hosszu időszaka alatt sincs tul erős szárazsulyvesztés. A viztartalom a bábstádium során kissé emelkedik.

A bábok össz-lipid tartalma függ a hernyó tápnövényétől és a tartási hőmérséklettől. 26 C°-on nevelt állatoknál a legnagyobb. Az I. generációs, ill. általában a ♂ bábok zsirtartalma magasabb. Az összlipid tartalom az I. nemzedékü ♂- eknél az élősuly 9,32-15,22, a ♀ -eknél 6,o9- 11,76 %-a. A zsirtartalom a bábstádium során csökken, 25 C°-on /optimum!/ a legkevésbé. A lipid-tartalom változása legerőteljesebb az első és utolsó bábszakaszban.

A Hyphantria-bábok össz-nitrogén tartalmára a hernyók tartási hőfoka és tápnövénye nincs jelentősebb befolyással. Viszont megjegyezhetjük, hogy BALOGH és GERE /9/ szerint a szövőlepke-hernyók a levegőből is növelik N-szükségletüket bizonyos feltételezett szimbionta mikroorganizmusok közremüködésével. A nitrogéntartalom a ♀ -nél magasabb: az élősuly 2,8o- 3,52 %-a, mig ez a ♂ -nél 2,ol- 2,81 %. A lipid-/zsir-/, ill. N- /fehérje-/ tartalom II. generációs /áttelelő/ báboknál való jelentőségének megitélésében különböző vélemények alakultak ki. SZALAY-MARZSÓ /115/ szerint "... az áttelelő bábok szempont-

jából a fehérje-tartalom fontosabbnak tünik, mint a testükben raktározott zsir /lipid/ mennyiség" /p. 5o./. Ezzel szemben JASIČ és MACKO /65/ azon a véleményen van, hogy a II. nemzedéknél az alacsonyabb lipid-tartalom nem annak kisebb jelentőségére mutat, hanem ez csupán az őszi hernyók növekedése alatti alacsonyabb hőmérséklet és csökkent minőségü táplálék következménye. Az utóbbi két szerző szerint a ♂ és ♀ nitrogén- és lipid-tartalma közötti eltérések "... point to unequal requirement and needs of nutritions substances of these groups for both sexes" /p. 111./. A kitin-tartalom a bábstádium során nő, a hamutartalom nem változik. A Hyphantria báb össz-O_2-fogyasztása 25 C^o-on a legkisebb.

Hogy vizsgálataimhoz kellőszámu diapauza-bábhoz jussak, az 1959-62. években szeptember vége és október közepe közötti időszakban a szabadból idős II. generációs és középidős, részben még fészkekben együtt tartózkodó III. generációs Hyphantria cunea hernyókat gyüjtöttem be. Az állatokat a Tisza-menti ártéri ligeterdőben /Populeto-Salicetum/ szedtem össze, a szegedi D-i partrészleten, az u.n. Boszorkány-sziget közelében. A hernyók főként különböző fűzféléken /Salix alba, triandra és viminalis/ tartózkodtak, de kisebb számban egyéb növényeken /Populus, Acer, Rubus/ is találtam őket.

A többszázas csoportokban összegyüjtött hernyókat terjedelmesebb, világos és szellőzött terrárium-szekrényben neveltem fel. A nevelőházat 1959-ben kb 17-2o C^{o} hőmérsékletü világos helyiségben, a többi évben szabadban, éspedig zárt, nyirkos és hüvös udvarban helyeztem el. Tápnövényként füz szolgált /Salix viminalis és alba/. A hernyók ugyanazon őszön, október vége és november eleje között bábozódtak. A III. generációs hernyók tulnyomó része elpusztult, nem érte el a bábállapotot. A bábszövedékek sürün egymás mellett feküdtek a szekrény hajlataiban, zugaiban, a füzágak között, és a szekrény aljára elhelyezett faforgácsban.

A bábokat kivettem szövedékükből, és a kisérletekig nyitott Petri-csészékben vattán, különböző létszámu /3o-2oo db/ csoportokban helyeztem el. 1959-ben /a cianidos vizsgálatokhoz/, 196o-ban /a CO_2-os vizsgálatokhoz/ a bábok összegyüjtése a bábozódás után kb 1-2 héttel történt. A következő év márciusában végrehajtott kisérletekig első esetben 2o-21 C^{o}-os, utóbbi esetben hüvösebb, nedvesebb 14-15 C^{o}-os /65 % rel. páratartalom/ helyiségben tartottam az állatokat. A fel nem használt bábokból mindkét alkalommal április végén kezdtek kelni a lepkék. Az anaerobiózis-vizsgálatokhoz 1962-ben április 11-ig, 1963-ban január 3o-ig szabad-

ban, szövedékeikben hagytam a bábokat. Ezután első esetben /a bábok az u.n. rövid időtartamu anaerobiózis-vizsgálatokhoz felhasználva/ viszonylag állandó 2o C°-on /szobában tartott, nem fütött vizes termosztátban/, a második esetben /hosszabb időtart. anaerob. vizsg.!/ 25 ± 1 C°-on, termosztátban, kb 5o %- rel. páratartalom mellett történt a bábok további tárolása. Ez utóbbi esetekkel kapcsolatban fontos megjegyeznem, hogy minden kisérlet a termosztátba helyezés után 2-5 nappal elkezdődött, viszont a lepkék kelése csak 2 1/2-3 hét mulva indult.

1959-6o-as méréseim szerint a kisérletekhez felhasznált Hyphantria cunea bábok hossza 9-12, szélessége 3-4 mm, sulyuk pedig 8o-15o mg volt.

A vizsgálati anyaggal kapcsolatban felvetődhet néhány körülmény, amely esetleg a kisérleti eredmények helyes értékelését megnehezitheti. Az egyik ilyen kérdés, hogy a kisérletek időpontjában a bábok valóban diapauza-állapotban voltak-e. Ahhoz - ugy gondolom - nem fér kétség, hogy a bábok valóban diapauzára determinálódtak, hiszen JASIČ és MACKO /65/ szerint - mint szó is volt róla - a fotoszenzibilis időszak a lárvafejlődés első fele, ezt pedig a hernyók mindenképpen a szabadban töltötték. Egyébként is, a kisérletek minden esetben a bábozódást követő évben történtek, ezideig

viszont a nem-diapauza bábok elpusztultak volna /szabadban/ vagy belőlük kikeltek volna a lepkék /szobában/. A nehézség inkább abból adódhat, hogy a kisérletek kezdetéig már lezajlott a diapauza-fejlődés, és igy megszünt a diapauza. Fontos tehát szemügyre vennünk, megvoltak-e a diapauza-fejlődés feltételei, és mit árulnak el a mért O_2-fogyasztási értékek.

Az 1959-6o., illetve 196o-61. években a bábokat nem érte a diapauza-fejlődéshez feltehetően e fajnál is megkivánt huzamosabb hideg-hatás. Igy ezeknél az állatoknál - ha volt is diapauzafejlődés - ez nagyon elnyulhatott, és ezért még a kisérletek idején is fennállhatott a diapauza. 1961-62., ill. 1962-63. év telén a szabadban hagyott báboknál /anaerobiózis vizsgálatokhoz!/ feltétlenül megtörtént a "kifagyás". Tudjuk azonban, hogy a normális diapauza-fejlődésben van egy utolsó - ha nem is tul hosszu - melegszakasz is. Ez szintén előfeltétele a diapauza befejezésének. Már említés történt róla, hogy a szabadból behozott bábok 2o, ill. 25 C^o-os hőmérsékletre kerültek, és röviddel ezután /2-5 nap/ meg is indult minden vizsgálat. Ezen az alapon feltételezhetjük, hogy a kérdéses Hyphantria-bábok a diapauza-fejlődés /és diapauza/ emlitett utolsó szakaszában voltak.

Ha megnézzük a megfelelő táblázatokat /2-3-5-6.

táblázat/, láthatjuk, hogy az O_2-fogyasztási értékek 1o-2o µl /h/ 1oo mg élősuly /másképpen kifejezve 1o-2o ml [≈cm^3]/h/kg élősuly/ körül vannak. E számértékeket érdemes összevetni más szerzők ugyancsak diapauza-bábokra vonatkozó eredményeivel. AGRELL /2/ szerint a Phalera bucephala-nál bábozódás után 4-6 héttel - tehát már a diapauza idején - 1o cm^3/h/kg az O_2-fogyasztás. HELIER /56/ a Celerio euphorbiae "latent" fejlődésü bábtipusánál /megfelel a diapauzának/ O_2-fogyasztási minimumként 2o cm^3/h/kg értéket állapitott meg. KOZSANCSIKOV /73/ különböző diapauza-rovarok, közöttük diapauza-bábok /Acronycta, Diphtera, Calocasia, Loxostege/ O_2-fogyasztására 25-7o mm^3/h/1 g élősuly /azaz kb 2,5-7 µl/h/1oo mg élősuly/ értékeket ad meg. Mindezen eredmények alapján megállapithatjuk, hogy a kisérletekhez felhasznált Hyphantria-bábok O_2-fogyasztása megfelel körülbelül a diapauza-állapotban más esetekben mért értékeknek, legfeljebb enyhén magasabb. A vizsgálatok időtartama alatt előfordult némi, egy esetben kétszeres légzés-emelkedés /L. 6. táblázat/, ez azonban minden bizonnyal még nem a morfogenezis kezdetét jelezte, hiszen WYATT /134/ szerint a Hyalophora-bábnál a diapauza utáni fejlődés 2. napjára a légzés a diapauza-érték 7,1-szeresére nőtt. Ezzel kap-

csolatban inkább USATINSZKÁJA /119/ megállapitása nyujt felvilágositást, aki szerint a diapauza mélysége /és ezzel bizonyára a légzés is/ az idő során változik.

Más jellegü problémákat okozhat az anyag bizonyosfoku inhomogenitása. Jogosan felmerülhet például az a kétely, valóban élő bábok kerültek-e felhasználásra. A frissen elpusztult báb sajnos közvetlenül nem ismerhető fel, a korábban elpusztultak viszont a kutilula foltos vagy teljes elsötétedése miatt könnyen észrevehetők. Beszáradás következtében ilyenkor a suly is erősen lecsökken. A bábok eltartása közben az elsötétedett állatokat kiselejteztem. A cianidos vizsgálatok előtt a bábokat egyedenként mértem le, s az esetleges feltünőbben alacsony sulyu példányokat sem használtam fel. A többi kisérlet kapcsán erre ugyan nem került sor, viszont a kisérletekhez igénybe nem vett, és a kontroll báboknál a mortalitás nem volt tul jelentős. Gondolhatunk esetleges parazitált bábok felhasználására is. A felnevelés során azonban fertőzésre nemigen volt lehetőség, és a báboktól valóban egy alkalommal sem tapasztaltam parazita kelését. Nem valószinü, hogy számottevő III. generációs báb is bekerült az anyagba, de ezektől egyébként is - mivel ugyancsak diapauza-állatokról van szó - nem várható alapvető fi-

ziológiai eltérés. Az ivari különbségek bizonyos vonatkozásokban lényegesek lehetnek. A cianidos és CO_2-os vizsgálatoknál a nemek elkülönitése nem történt meg, és ezzel a hibalehetőséggel esetleg számolnunk lehet, viszont éppen a cianorezisztenciával kapcsolatban a különböző szerzők nem hivatkoztak ivari különbségekre. Az anaerobiózis vizsgálatoknál, ahol megvolt a himek és nőstények elkülönitése, a két ivar légzésének alakulásában nem mutatkozott lényeges eltérés. Feltételezem, hogy a CO_2-al szemben sem várható különösebben elütő reakció. Az inhomogenitásból fakadó esetleges hibákat jelentősen korlátozza az a tény, hogy minden esetben több báb együttes viselkedését tanulmányoztam /ezt különben maga a mérési módszer is megkivánta/, továbbá, hogy egyes esetekben párhuzamos mérések is történtek.

Számolnunk lehet a kisérletek időtartama alatt bekövetkező változásokkal is, amelyek magával a vizsgálati anyaggal is kapcsolatosak. Igy eltérések adódhatnak a légzésben, pl. a diapauza más-más szakaszának megfelelően /erről a kérdésről már szó esett/, vagy a napi fiziológiás ritmusból fakadóan. Utóbbi problémával kapcsolatosan érdemes megjegyeznünk, hogy a Tenebrio-nál a légzés napi oszcillációját figyelték meg. MICHAL /1931/ szerint a lárva légzése konstans körül-

mények között is maximumot mutat 2o- és 24^h között, mig 12- és 16^h között minimum értékeket vesz fel. MICHAL /1931/, JANDA és KOCIÁN /66/, és ujabban KONOK /7o/ a bábnál is tapasztalt ilyen ritmust. Az előbbi szerzők szerint a maximum 13- és 17-, illetve 24- és 5 óra között mutatkozott. KONOK 9^h-kor alacsonyabb, 21^h-kor magasabb O_2-fogyasztást mért. Hogy egészen sajátos endoritmus-jelenségről van szó, ezt az is bizonyitja, hogy mindez a központi idegrendszer jelenléte nélkül is lejátszódik, illetve izolált testrészeken is megfigyelhető. Az eljárás során elkerülhetetlen hőmérséklet-változások és egyéb körülmények /pl. légnyomás/ ugyancsak különbségeket okozhatnak. Mindezekért nagyon fontos volt kontroll-csoportok egyidejü vizsgálata is, amelyeknél észrevehetők a nem kisérletileg kiváltott változások. Hangsulyozni szeretném azonban, hogy a kontroll mindig csak összehasonlitó értékeket adott, amelyekkel nem végeztem külön korrekciót.

VIZSGÁLATI MÓDSZEREK

A Hyphantria cunea diapauza-bábjaival végzett vizsgálataim három fő csoportba oszthatók, amelyeket az egyszerüség kedvéért a következőknek nevezem: 1/ cianidos vizsgálatok, 2/ széndioxidos vizsgálatok, és 3/ anaerobiózis vizsgálatok. E témák annyiban rokonok, hogy mindegyik a diapauza-bábok anyagcseréjével, pontosabban az energiatermelés, sejtlégzés valamely mozzanatával foglalkozik.

1/ Cianidos vizsgálatok

Cianidos vizsgálataim célja volt megállapitani, hogy a káliumcianid meghatározott koncentrációban miként befolyásolja a báb total-homogenizátum O_2-fogyasztását megfelelő inkubálási körülmények /kedvező és állandó hőmérséklet és pH, exogén szubsztrát/ biztositása mellett. Három párhuzamos mérést /mindegyiknél egy kisérleti és egy kontroll elegy/ végeztem. A kisérlet menete főbb vonalakban a következő volt:

1/ homogenizátum elkészitése,

2/ reakcióelegy összeállitása,

3/ első inkubálás és az O_2-fogyasztás mérése,

4/ gátlószer hozzáadása a reakcióelegyhez,

5/ második inkubálás és az O_2-fogyasztás mérése,

6/ szárazanyag-tartalom meghatározása.

A homogenizátum készitésére minden esetben annyi bábot használtam fel, hogy a reakcióelegy 1 ml-ébe kb loo mg szárazanyag jusson /egy-egy elegyhez tehát kb lo-12 darabot/. Az állatok összezuzása kevés pufferoldat hozzáadása mellett POTTER-ELVEHJEM-féle homogenizátorban történt, amelynél azonban a zuzófejet csak kézzel mozgattam óvatosan. A báb kutikuláját nem is apritottam apró részletekre, ez cafatokban lerakódott, és utána nem pipettáztam ki.

A 3 ml reakcióelegy, amely a Warburg-edény főterébe került, a következő alkatrészeket tartalmazta:

1/ báb totálhomogenizátum /a kutikula-részek kivételével/, kb loo mg szárazanyag/ml,

2/ puffer: pH = 7,3-ra beállitott foszfát-puffer /KH_2PO_4, Na_2HPO_4/, $5,1o^{-2}$ koncentrációban,

3/ exogén szubsztrát: borostyánkősav /$C_2H_4-(COOH)_2$/, $7,1o^{-3}$ M koncentrációban,

A Warburg-edény fülrészéből átöblitett gátlószer /a kontrollnál desztillált viz/: káliumcianid /KCN/ $1,7 \cdot 1o^{-3}$ koncentrációban /már a reakcióelegyre vonatkozó koncentráció!/. Viszonylag rövid idejü mérésről lévén szó, a lugedénykébe esetleg átdesztilláló cianidmennyiség valószinüleg elhanyagolható.

Az elegy O_2-fogyasztását mindkét esetben 3o percig /3xlo perc/ mértem. A második mérés a gátlószer bejuttatása után 5 perccel indult. /Az O_2-fogyasztás mérésének módszerét l. később!/ A kisérlet 25 C^o-on zajlott le.

A szárazanyag-tartalom meghatározását edényenként külön-külön, a reakcióelegy alikvotjából végeztem. A kihevitás lo5 C^o-on 3 óra időtartamu volt.

2/ Széndioxidos vizsgálatok

A széndioxidos vizsgálatok során annak megállapitására törekedtem, hogy különböző időtartamokra CO_2-atmoszférában tartás miként hat a bábok O_2-fogyasztására többé-kevésbé állandó hőmérséklet mellett. Egy sorozatban mindegyik vizsgálatnál két kisérleti és egy kontroll bábcsoportot tanulmányoztam. Az egyes kisérletek a következő menetet követték:

1/ O_2-fogyasztás mérése,

2/ a bábok CO_2-atmoszférában való tartása,

3/ O_2-fogyasztás mérése.

Minden alkalommal 15-15 darab bábot 25o ml-es Erlenmeyer-lombikba helyeztem, és ezután a kisérleti csoportoknál autoszifon-palackból CO_2-gázt fuvattam az edénybe. A palackot előzetesen/viz nélkül!/ a hozzávaló kis patronból töltöttem fel gázzal. A CO_2-atmoszféra

előállitásában kétségkivül kevéssé pontos és kontrolálható eljárást követtem, mégis feltételezem, hogy a gáz befuvatása után, a ledugaszolt lombikok alján a bábok közel loo %-os CO_2-atmoszférában tartózkodtak. A kisérleti állatok 3o-, 45-, 6-, 75- és 9o perces időtartamokra maradtak CO_2-gázban szobahőmérsékleten /18-22 C°/.

Az első O_2-fogyasztás-mérés 45 /3x15/ percig tartott. A második mérés mindegyik esetben a CO_2-atmoszférából való kivétel /levegőre vitel/ után pontosan lo perccel indult, és 25 /5x5/ perc időtartamu volt. Mivel az utóbbi időszakban az O_2-fogyasztás jelentősen változott, az egyes 5 perces értékeket külön is számitásba vettem.

3/ Anaerobiózis vizsgálatok

A kisérletek eme csoportjánál annak kideritése volt célom, hogy a báboknál különböző időtartamu anoxibiotikus környezet milyen hatással van: 1. az O_2-fogyasztásra, 2. a fejlődés időtartamára, 3. a mortalitásra, és 4. a kibuvó imágó habitusára közel állandó hőmérsékleten. Legbővebben az első problémával foglalkoztam, a többi kérdésben inkább csak kiegészitő adatokat nyujthatok.

Az anaerobiózis O_2-fogyasztásra való hatásának vizsgálata a következő menet szerint történt:

1/ O_2-fogyasztás mérése,

2/ a bábok anoxybiotikus /N_2/ atmoszférában való tartása,

3/ O_2-fogyasztás mérése.

Anoxibiotikus /anaerob/ körülmények mesterséges létesitésére általánosságban két ut kinálkozik: 1. légritkitott térbe, 2. O_2-mentes közegbe helyezés. Ha tisztán az anaerob folyamatokra, ill. azok kihatásaira vagyunk kiváncsiak - és legtöbbször ez a helyzet -, fontos követelmény, hogy az O_2 távollétén kivül lehetőleg más károsodás, hiány ne érje a szervezetet. Miután a dekompresszionak magának is lehetnek következményei, az anaerobiózis vizsgálatokhoz ez a módszer nem ajánlható. Marad tehát a másik lehetőség. Az O_2-mentes közeg azonban - akármilyen halmazállapotu is - fontos, hogy fiziológiailag semleges legyen. Éppen ezért elzáró folyadékként leggyakrabban vizet, gázként pedig nitrogént, hidrogént, vagy valamilyen nemesgázt alkalmaztak. BRAND /15/ szerint vizbe meritve biztositottak anaerob viszonyokat a rovaroknál, pl. LYONETT /1872/, DEVAUX /1891/, GAUCKLER /1897/, FIELD /1904/, NIGMANN /1908/, DEIBEL /1911/ és BRUNETEAU /1931/, mig az emlitett gázok valamelyikét használta fel hasonló célból pl. HAUSMANN /1803/, LUCIANI-PUITTI /1888/, REGEN /1906/, WALLING /1906/, SCHWARZ /1908/, COOK /1932/, GILMOUR

/194o/ és HARNISCH /1939, 1941/. A technikai kivitelezésnél legfőbb problémát a közeg esetleges O_2-szennyeződéseinek eltávolitása /pl. a viz kiforralása, gázok O_2-mentesitése/, és az állatok körül a levegőnek az uj közeggel való tökéletes felcserélése /vizbemeritéskor a testfelületen buborékok ne maradjanak; az állatot tartó térség jól zárt legyen, és belőle a levegőt teljesen kiüzzük/ jelenti. A módszertani hibák - mint arra SLATER /109/ is rámutat - gyakran téves eredményekre és következtetésekre vezettek.

A kisérleteimben felhasznált berendezést az 1. rajz mutatja /az arányok szándékosan torzitottak/. Elzáró közegül nitrogén-gázt alkalmaztam, amelyet közvetlenül a gázbombából nyomáscsökkentő szelep közbeiktatásával vezettem ki. A gázt ezután O_2-mentesitás céljából két, egymásután kapcsolt loo ml-es Bunsenféle gázmosón vezettem át. Az 1962-es vizsgálatoknál /rövid időtartamu anaerobiózis!/ az egyik mosó 4o ml folyadékban finoman szuszpendált $Mn/OH/_2$ csapadékot /2o ml o,5 n $MnCl_2$ old. + 2o ml o,5 n NaOH old./, a másik pedig lugos pirogallol oldatot /2o ml 5 %-os pirogallol old. + 2o ml 12 %-os NaOH old./ tartalmazott. 1963-ban /hosszu időtartamu anaerobiózis!/ mind a két gázmosóba lugos pirogallol-oldatot töltöttem.

Az átmosás után a gáz még egy 25 ml-es száraz $CaCl_2$-al töltött U-csövön mint szárítón haladt keresztül. Ezután következtek egymásután kapcsolva azok a kis, 9-12 ml-es edénykék, amelyekbe maguk a bábok kerültek.

Az edényke tulajdonképpen egy kis csapos tölcsér, amelyet gumidugóval elzártunk, és e dugóba csappal ellátott üvegcsövet erősitettünk. A bábok behelyezése után a gumidugót nemcsak erősen a szájadékba szoritottam, hanem még a réseket megolvasztott paraffinnal is elzártam. A nitrogéngázt az alapos átmosás biztositására viszonylag lassu áramban vezettem át a rendszeren, éspedig 4-5 /1962-ben/, illetve 15 /1963-ban/ percig. Az anaerobiózis kezdetét a gázáram megindulásától számitom. A N_2-gázba helyezés szobahőfokon történt.

Az O_2-fogyasztással kapcsolatos vizsgálatokat - kissé önkényesen, de a könnyebb tárgyalhatóság érdekében - két csoportra osztottam. Az u.n. rövid időtartamu /r.i./ anaerobiózis vizsgálatokat 1962-ben végeztem. Ezek során a Hyphantria diapauza-bábok o,5-, 1-, 1,5-, 2-, 3- és 24 óra időtartamokra kerültek anoxibiotikus körülmények közé. A nitrogénbe zárt bábokat szobahőfokon /18-22 C^o/ tartottam, és a kontroll bábok mellettük feküdtek kis csészékben. Az u.n. hosszu időtartamu /h.i./ anaerobiózis vizsgálatokra 1963-ban ke-

rült sor. Ekkor 2-3- és 6 napra /pontosan: 2 nap $9^h35'$; 3 nap $8^h5o'$; 6 nap 14^h 25'/ lettek az állatok O_2-től elzárva. A bábok ezekben az esetekben az anaerobiózis idejére is 25 C^o-os termosztátba kerültek. A kontroll bábokat hasonló kis edénykékbe helyeztem, amelyeket azonban nem zártam le tökéletesen. Az r.i. vizsgálatoknál lo-es, a h.i. vizsgálatoknál 6-os /kontroll/, illetve 8-as /kisérleti/ bábcsoportokkal dolgoztam. Táblázataimban egy mérési sorozat eredményeit közlöm.

Az anaerobiózis előtti O_2-fogyasztás mérése az r.i. anaerobiózis vizsgálatoknál 4o /4xlo/ percig, a h.i. anaerobiózis vizsgálatoknál 9o /3x3o/ percig tartott. Az anaerobiózis utáni O_2-fogyasztás megállapitása a módszerből kifolyólag /Warburg-edénybe helyezés, a vizfürdő hőfokának átvétele/ csak bizonyos idő multán indulhatott meg. Az r.i. vizsgálatoknál esetenként lo-, 15-, ill. 2o perc elteltével, a h.i.vizsgálatoknál 3o-, 4o-, ill. 6o perc után. A postanaerob O_2-fogyasztás mérése az r.i. vizsgálatoknál 15 /3x5/, 2o /4x5/ és 25 /5x5/ percig történt. A h.i. vizsgálatoknál első két esetben /2, 3 nap anaerob/ 1,5 óra /3x3o perc/, az utolsó esetben /6 nap anaerob/ 1 óra /2x3o perc/ ideig tartott.

Az anaerobiózisnak a fejlődés hosszuságára, a mortalitásra és a kielt imágó habitusára gyakorolt ha-

tását a h.i. anaerobiózis vizsgálatokra felhasznált báboknál tanulmányoztam. Mind a kontroll, mind a kisérleti bábokat kartongyürüvel magasitott, alul vattával bélelt Petri-csészékbe helyeztem és 25 C°-os termosztátban tartottam el. Ez esetben különösen fontos a kontrollés kisérleti bábok adatainak összehasonlitása, továbbá az ivaronként elkülönitett és statisztikus értékelés.

A fejlődési idő egész hosszát nem volt lehetőség figyelembe venni, ezért annak csak egy meghatározott utolsó, pl. az anaerobiózis kezdetétől számitott és az egyes imágók keléséig tartó részletével tudunk számolni. /Itt most ezt értem fejlődési időn./ Egy-egy bábcsoportnál az egyes egyedek fejlődési idejéből statisztikusan megállapitható bizonyos átlagérték és erre nézve tudjuk megállapitani a különbségeket. A mortalitásra gyakorolt hatást a különböző bábcsoportoknál tapasztalható pusztulási százalék alapján értékelhetjük. Az imágó habitusára, morfológiájára való esetleges befolyást kontrollés kisérleti bábokból származó megölt és kipreparált imágók összehasonlitásával derithetjük ki.

Az O_2-fogyasztás mérése

A kisérletek folyamán az O_2-fogyasztást WARBURG

manometrikus módszerével mértem. A mérések minden esetben 25 C^{o}-on és CO_2-mentes levegő-atmoszférában történtek. /A maximálisan 2 órás mérési idő alatt a viszonylag alacsony O_2-fogyasztás csak elenyészően csökkentette az O_2-tartalmat./

A cianidos vizsgálatoknál "Labor"-tipusu WARBURG-készülékkel dolgoztam, és miután folyadék volt az edényekben, rázatást is alkalmaztam. A többi kisérletnél cirkuláris vizfürdőjü berendezésben történtek a mérések. Folyadék ekkor nem volt az edények főterében, igy rázatásra sem volt szükség.

Többszöri /a megfelelő helyeken zárójelben feltüntetett számu/ leolvasás értékeivel számoltam. Amikor ép bábok /nem homogenizátum/ O_2-fogyasztását számitottam ki, az edényállandók meghatározásakor általánosan használt képletben - mivel nem volt folyadék - a számláló $V_F \cdot \alpha$ tagját elhagyhattam. A V_G értékével kapcsolatban a bábok saját térfogatából adódó csökkenést nem vettem figyelembe. Az ebből adódó hiba azonban valószinüleg csekély. Az egyes edények térfogatában, valamint a kontroll és kisérleti bábok számában nem volt tul erős eltérés, másrészt megismételt mérésnél /CO_2, ill. N_2 atmoszféra előtt és után/ egy-egy bábcsoport mindig ugyanazon edénybe került vissza.

Az O_2-fogyasztást /pontosabban: O_2-fogyasztási kvócienst, Q_{O_2} / µl/h/loo mg élősuly/ vagy szárazsuly/ formában fejeztem ki. Hogy a vonatkoztatás nem mg-sulyra történt, ezt azzal indokolnám, hogy az összehasonlitásnál talán kedvezőbb, jobban érzékelhető a lo-es és nem a tizedes nagyságrend, másrészt ez jobban megközeliti az egy bábra /loo mg körül!/ eső értéket. Az élősuly megállapitását torziós mérleggel végeztem. Ez közvetlenül az első mérések előtt történt, és később mindig /tehát a második mérések esetében is/ ezzel az értékkel számoltam, bár természetesen - különösen 6 nap után - történhetett némi sulycsökkenés.

A légzési hányados meghatározása

A légzési hányados /respirációs kvóciens,RQ/ megállapitása két, párhuzamosan alkalmazott Warburg-edény segitségével történt. A meghatározás kivitelezésére és a számolásokra vonatkozó utmutatásokat DÉNES és SZÉKELY /30/ a Warburg-technikával foglalkozó munkájának "A széndioxid direkt mérése" /p. 472./ és a "Warburg-féle indirekt módszer" /p. 491./ cimü fejezeteiből kaptam. A problémát a nem folyadékos mérésre való alkalmazás jelentette.

Az RQ efajta meghatározásában alapfeltétel, hogy a légzés a testsullyal arányos legyen, és hogy a termelődő CO_2 ne befolyásolja jelentősen az O_2-fogyasztást, illetve a további CO_2-kibocsátást. Bizonyos adatok arra mutatnak - mint ezt EDWARDS /36/ is megjegyzi - hogy a holometabol rovaroknál a légzés a testsullyal arányos, és ezt az összefüggést, ha nem is loo %-osan, a Hyphantria bábokra is érvényesnek találtam. Az edények térfogatához képest a mérés maximális 2 órája alatt képződött CO_2 mennyisége nem érhette el a fiziológiailag hatékony szintet.

A 25 C^o-on, rázatás nélkül végrehajtott meghatározásoknál az egyik edényben /I. edény/ lug nélkül az O_2-fogyasztás és a CO_2-termelés különbségéből adódó térfogatváltozást /X/ állapitottam meg. A másik edényben /II. edény/ egyszerüen az O_2-fogyasztást mértem /X_{O_2}'/. Az I. edénybe s sulyu /nagyobb suly, hogy magasabb értéket kapjak/ bábcsoport került. Az edényállandó itt k, a nyomásváltozás értéke h. A II. edény S sulyu bábcsoportot tartalmazott, és itt az előzőknek megfelelő értékek K, ill. H. 1,5 órás /3x 3o perc/, ill. 2 órás /4x3o perc/ méréseket végeztem, és az RQ-t a nyert adatok alapján az I. edényre vonatkoztatva /a II.-ra is lehet!/ számitottam ki.

A II. edényben a gáztérfogat-változás egyenlő az

O_2-fogyasztással, értéke X'_{O_2} = K.H. Mivel a légzés a feltételezés /és tapasztalat/ szerint a sullyal arányos, az I. edényben az O_2-fogyasztás:

$$X_{O_2} = \frac{X'_{O_2} \cdot 5}{S} = \frac{K.H.s}{S} .$$

Az I. edényben a gáztérfogat változása /X = k.h/ az O_2-fogyasztás és a CO_2-termelés különbsége. Az I. edényben termelt CO_2 mennyisége $X_{CO_2} = X_{O_2} - X$. Ennek értéke az előzőekben kiszámitott X_{O_2} behelyettesitése után:

$X_{CO_2} = \frac{K.H.s}{S} - k.h.$ Az RQ-t az X_{CO_2} és X_{O_2} hányadosa adja: / $RQ = \frac{X_{CO_2}}{X_{O_2}}$ /, amely végső formájában:

$RQ = 1 - \frac{k.h.S}{K.H.s}$. Az edényállandók kiszámitásánál ugy járunk el, mint általában az O_2-fogyasztás mérésénél /nincs folyadék!/.

A KISÉRLETI EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

Cianidos vizsgálatok

A cianidos vizsgálatok eredményeit az 1. táblázat tartalmazza. Mind a kontroll, mind a kisérleti reakcióelegyeknél láthatjuk a cianid hozzáadása előtti /"előtte"/ és utáni /"utána"/ O_2-fogyasztási értékeket. A számadatokból - az erős szórás ellenére - kiolvasható, hogy a második mérésnél a légzés mindenütt alacsonyabb volt. Külön feltüntettem, hogy az O_2-fogyasztás hány százalékára süllyed. Az utóbbi értékekből, amellett, hogy átlagban felére csökkent a légzés, még az is szembetünően kiderül, hogy a kontroll és kisérleti elegyek viselkedésében jelentős eltérést nem láthatunk. Mindhárom párhuzamos vizsgálatnál a kisérleti elegy a cianid jelenlétében is még jól kifejezett légzést mutatott. Ezekből viszont - leszámitva az alább emlitendő nehézségeket - arra tudunk következtetni, hogy az adott koncentrációban /$1{,}7 \cdot 10^{-3}$ M/ a KCN észlelhető mértékben nem gátolta a diapauza-báb totálhomogenizátumának légzését.

A kisérletben beállitott 7,3-as pH a citokróm-oxidáz müködéséhez kedvező. Vizsgálataim körülményei azonban felvethetik a kérdést, sikerült-e vajon stabilan biztositani ezt a pH-t. A puffer kapacitását csökkenthette az a körülmény, hogy esetleg a bábfolyadék saját pH-ja is közbelépett. AGRELL /5/ szerint a Calliphora-báb folyadékában a pH minimuma kb 6,5. Feltételezhetjük, hogy a Hyphantria-báboknál is a pH legalábbis a savas tartományba esett, viszont mivel jelentős higulás is történt, ez a savasság talán mégsem törte át a puffer kapacitását. Valószinü, hogy endogén szubsztrát is felhasználódott, és igy nem tisztán a szukcinoxidáz-rendszer müködését vizsgáltam.

KURSZANOV és VISZKREBENCEVA /77/ a Bombyx mori bábfolyadékának O_2-fogyasztását vizsgálva azt tapasztalták, hogy kezdetben a légzés feltünően csökken, és csak kb 6o-9o perc után stabilizálódik. Lehetséges, hogy kisérleteim során az első mérésnél olyan körülmény állott fenn, ami fokozta az O_2-fogyasztást, mint például polifenolok oxidációja, amelyre a folyadék kisérlet alatti enyhe sötétedéséből lehet is következtetni. Az sem valószinütlen, hogy valamilyen kedvezőtlen tényezők léptek inkább előtérbe a második mérés során.

Összefoglalva megállapitható tehát, hogy az adott kisérleti feltételek között a szukcinoxidázrendszer feltehetően nem működött kizárólagosan, egyenletesen és optimális körülmények között. Tekintve, hogy a cianid 10^{-3} M koncentrációban erős mértékben blokkolja a citokróm-oxidázt, és ezzel - normális körülmények között - a terminális légzés erős inhibitora, viszont az O_2-fogyasztás gátlását az ismertetett kisérletek nem mutatták, az eredményekből a Hyphantria-báb adott diapauza-szakaszának bizonyosfoku cianorezisztens légzésére következtethetünk.

Diapauza-tojásoknál és -báboknál számosan kimutatták, hogy légzésük cianid, ill. CO-mérgezéssel szemben jelentős ellenállást árul el. Hivatkozhatunk pl. BODINE és BOELL /1934/ vizsgálataira /Orthoptera-tojások/, vagy a Hyalophora /Platysamia/ cecropia lepke diapauza-bábjaira vonatkozóan WILLIAMS /1950, 1951/, SCHNEIDERMAN és WILLIAMS /1951-54/ kutatásaira. BODINE /1934/ szerint a Melanoplus differentialis tojás O_2-fogyasztását 0,001 M cianid csak 20 %-ban gátolta.

A régebbi kutatók, igy pl. BODINE és BOELL /1936/ a rovaroknál két légzéskomponenst különitettek el. Szerintük a sértetlen sejtstrukturához kötött "iron-dependent" légzés az aktiv morfogenezis feltétele, mig az ép sejtszerkezetet fel nem tételező, "iron-independent"

légzés éppen a diapauza-állapot jellemzője. KOZSANCSIKOV /73/ az utóbbival hozta összefüggésbe a rovarlégzés narkotikumokkal /pl. kloroform/ és hideggel szembeni különböző foku és a diapauza idején erősebb ellenállóképességét. Szerinte az u.n. "thermostable" légzéskomponens /a 15 C^{o}-on mért O_2-fogyasztás azon része, amely 0 C^{o}-on is megmarad/ a diapauza-állapotban a legnagyobb.

Később a citokróm-rendszerre terelődött a figyelem. Megállapitották, hogy a normális fejlődés egyik feltétele az ép, tökéletesen funkcionáló citokróm-rendszer, és mind a bábstádium során, mind a diapauzával kapcsolatban a citokróm-rendszer, ill. annak aktivitása változásokat szenved. A bábstádium középső időszakában, éppugy a diapauza beköszöntével, a citokróm-rendszer tevékenysége lecsökken, ami különösen kifejezett diapauza-tojásoknál és -báboknál. A leépülést, destrukciót nemcsak a megnövekedett CO- és CN-rezisztencia, hanem például az is bizonyitja, hogy ilyen időszakokban a diftéria-toxin /a citokrómok protein-részére emlékeztet/, valamint az amidazol és származékai: metil-, dimetilimidazol, pilokarpin /a prosztetikus csoporttal képesek egyesülni/ szintén csak kevéssé gátolják a citokrómokat, ill. azok szintézisét. A fejlődés megindultával és azzal szoros kapcsolatban,

de a diapauza-bábok egyszerü mechanikus felsértése /"injury"/ következtében is erős citokróm-szintézis indul meg, ami együttjár az O_2-fogyasztás növekedésével és az emlitett rezisztens jellegek csökkenésével.

A citokróm-rendszer bizonyos foku leépülésének okát a hormonális szabályozásban, pontosabban a vedlési hormon /MH/ hiányában látjuk. Korábban ugy vélekedtek - mint pl. WILLIAMS /1951/ -, hogy ez a hormon közvetlenül a citokróm-szintézisre hat. Ujabban azonban inkább az a nézet alakult ki - amit HARVEY /54/ is vall -, hogy az MH az egyéb szintetikus folyamatokat /mindenekelőtt fehérje-szintézis!/ befolyásolja. MH hiányában vagy kisebb mennyiségénél leállnak, vagy legalábbis csökkennek a szintézisek, és ezzel párhuzamosan kisebb lesz az energiafogyasztás. Utóbbinak viszont az a következménye, hogy kevesebb a foszfátakceptor képződik, és ezzel fékeződik az elektronszállitás. Emiatt megbomlik a citokróm-rendszer dinamikus állapota is, ami magát a citokróm-destrukciót eredményezi.

Ha a fellépő fokozottabb ciano- és karbomonoxidorezisztencia közvetlen okát keressük, látnunk kell a citokróm-rendszert, ill. a terminális oxidázokat érintő változások mélyebb részleteit is. Kezdetben kézen-

fekvőnek látszott, hogy a leépült vagy inaktiválódott citokrómok, ill. a citokrómoxidáz helyét valami más enzim veszi át, mégpedig olyan autoxidábilis végoxidáz, amely egyben az adott rezisztens sajátságokat is mutatja. Igy először - a diapauza-báb magasabb flavintartama alapján - flavoproteinre, mégpedig FAD prosztetikus csoportu flavoproteinre gyanakodtak, mint SCHNEIDERMAN és WILLIAMS /1o2/, SANBORN /99/, CHEFURKA és WILLIAMS /25/. Ezzel kapcsolatban a nehézséget főként az jelentette, hogy a diapauzarovar légzése is - mint ezt BODINE /1934/ már korábban igazolta - tág határok között független a légnyomástól.

Később egy antimycin-A-val sem gátolható metalloflavoproteidben, a citokróm b_5-ben vélték megtalálni a keresett oxidázt. Ez azonos azzal az enzimmel, amelyet WILLIAMS /195o/ citokróm X, ill. utána ugyanő /133/, valamint PAPPENHEIMER és WILLIAMS /88/ - KEILIN /1925, 1949/ után - citokróm e néven emlit. A citokróm b_5-ről azt tartották, hogy a lárvális szervek közül főként a középbélben található, a diapauza-bábnál ellenben minden szövetben előfordul. Itt csak az intersegmentalis izmokban csatlakozik a citokróm c-hez, máskülönben végoxidáz. A citokróm b_5-el kapcsolatos

legfőbb probléma, hogy ez az enzim az endoplazmatikus retikulumhoz /ill. mikroszómákhoz/ kötött.

Ez előzőkben vázolt feltételezések ellen szól, hogy ALLEN már 194o-ben kimutatta diapauza-tojásoknál a teljes citokróm-rendszer jelenlétét, és az ujabb részletes vizsgálatok, amelyek főként SHAPPIRIO és WILLIAMS /1o6, 1o7/ nevéhez füződnek, diapauza-bábboknál is ugyanezt bizonyitották. Az utóbbi szerzők alapos tanulmánya szerint a rovarok citokróm-rendszere a következő enzimekből áll: mitokondriumokhoz kötött citokróm c, c_1, b, $a+a_3$ /citokróm-oxidáz/ és a mikroszómákban /ill. az endoplazmatikus retikulumban előforduló citokróm b_5. Ezek eloszlása szervenként és a fejlődés különböző stádiumaiban eltérő. Az u.n. szomatikus izmok /pl. intersegmentalis izmok; a thorax repülőizmai/ minden fejlődési szakaszban a "klasszikus" citokrómokat /citokróm b, c_1, $a+a_3$/ tartalmazzák. A lárva és az imágó nem izomzat jellegü szerveiben a citokróm b, c és $a+a_3$ mellett a citokróm b_5 is megtalálható. A diapauza-bábnál valamennyi citokróm mennyisége erősen lecsökken. Ezzel párhuzamosan a mitokondriumoknál is bizonyos foku változásokat, degenerációt figyeltek meg.

A légzés CO- és CN-rezisztenciájával kapcsolat-

ban lényeges, hogy a diapauza kezdetével az egyes citokrómok mennyisége és aktivitása nem egyforma mértékben csökken. SCHAPPIRIO és WILLIAMS adatai szerint diapauza idején a citokróm b_5 aktivitása kb 85 %-al, a citokrómoxidáz aktivitása 8o %-al, a citokróm b és c aktivitása pedig mintegy 95 %-al kisebb. Diapauza alatt tehát a citokróm-oxidáz magasabb koncentrációban van jelen, mint a citokróm c. /Az eltérés minden bizonnyal nagyobb mint az előző számadatokból következne./ A légzés bizonyos rezisztenciáit magyarázó uj hipotézis éppen erre a tényre épit. Az u.n. "excess oxidase" elmélet, amelyet eredetileg WARBURG alkotott meg, és amelynek erre az esetre való alkalmazását KEILIN és HARTREE /1953/ nevéhez kapcsolják, mindenekelőtt abból indul ki, hogy a sejtlégzés gátlásának egyik feltétele: a megtámadott enzim "rate limiting" legyen. Esetünkben a citokróm-oxidáz gátlása,akkor jelenti magának a légzésnek a gátlását is, ha irányában a citokróm c-től az elektronáram viszonylag gyors. Ha a citokróm c szint relative alacsony, illetve ha a citokróm-oxidáz viszonylagosan tulsulyban van, cianid vagy CO hatására a citokróm-oxidáz jelentős százalékban ugyan legátlódik, de a fennmaradó rész a kevés citokróm c-vel még fenntartja az előző erősségü, rendszerint alacsony légzést. Igy kapjuk az emlitett rezisztens sajátságokat.

Figyelemre méltó, hogy diapauza-lárváknál és -imágóknál - amelyeknél a légzés is erősebb - nem tapasztalható, vagy csak gyengén mutatkozik a légzés ilyenfajta rezisztenciája. Ezt tapasztalta pl. Mac DONALD és BROWN /1952/ a Priotiphora, LEVENBOOK /1951/ a Gastrophilus lárvájánál, PRECHT /1953/ és USATINSZKÁJA /1959/ pedig a Leptinotarsa-imágónál. HARVEY /54/ szerint ez magával a relative élénkebb légzéssel, LEES /81/ szerint a jelenlévő nagyobb mennyiségü izomszövettel hozható kapcsolatba.

A Hyphantria cunea diapauza-bábjainál észlelt légzés-CN-rezisztencia itt is a terminális légzőenzimrendszer kisebb energetikai effektivitására mutat, és jelzi a diapauza sajátos anyagcseréjének egyik fontos láncszemét.

Széndioxidos vizsgálatok

Annak megállapitására, hogy a CO_2-atmoszféra különböző időtartamu hatása miként befolyásolta a Hyphantria diapauza-bábok O_2-fogyasztását, érdemes egyrészt a gázból való kivétel utáni mérések egész időtartamára /25 perc/, másrészt kisebb időközökre /5 perc/ nézve megnéznünk a légzés alakulását. A 2. táblázat a 25 perces értékeket közli. Jól szembetünik,

hogy a CO_2-hatás után /"utána"/ a kisérleti bábóknál megemelkedett az O_2-fogyasztás. A növekedés fokát külön is feltüntettem. A 3. táblázat az egymásutáni 5 perces leolvasási értékek alapján készült. /Összehasonlitásul a megelőző légzési értékeket is láthatjuk./ A táblázatról leolvasható a légzés fokozatosan csökkenő irányu, a normális értékek felé közeledő változása. A 4. táblázat azt mutatja, hogy az egyes 5 percekben hányszorosa volt az O_2-fogyasztás a CO_2-hatás előttinek. A légzés alakulásának szemléletesebbé tételére szolgál az 1. grafikon, amelyen a különböző időtartamu CO_2-hatás utáni 5 perces értékek és egy átlaggörbe vannak feltüntetve.

A vizsgálatokból összefoglalva a következőket állapithatjuk meg:

1/ A CO_2-atmoszféra serkentő hatásu volt a légzésre, megemelte az O_2-fogyasztást. Az O_2-felvétel a 25 perces értéket tekintve átlagban 2-3-szorosára, az első mérési ötpercben 3-6-szorosára növekedett. Miután minden mérés a gázból történt kivétel után 10 perccel indult, a görbék lefutása alapján esetleg azt is feltételezhetjük, hogy ebben az időszakban a légzés a normális 7-8-szorosa is lehetett.

2/ Nem mutatkozott egyértelmü összefüggés a CO_2 atmoszféra hatásának időtartama és az O_2-fogyasztás megnövekedésének foka között.

3/ A légzési görbék közel azonos lefutásuak. A légzés viszonylag gyorsan csökkenő tendenciát árult el. Változásában egy meredekebb és egy laposabb, valószinüleg tovább is elnyuló szakasz figyelhető meg.

Mielőtt ezen eredményeket értékelnénk, érdemes kitérni a CO_2 rovaroknál megfigyelt fiziológiai hatásaira. Ennek kapcsán szólni szeretnék e gáz narkotizáló és pusztitó hatásáról, a bábfejlődés hosszuságára való befolyásáról, és a légzésszabályozásban játszott szerepéről.

Többen megfigyelték, hogy a rovaroknál a CO_2 bizonyos feltételek mellett reverzibilisen narkotizál, anesztetizál. NOVÁK /86/ eme tulajdonsága miatt ajánlja felhasználását a rovar-mütéteknél. COOK / 27 / szerint a Zootermopsis-nál már a levegőben 4o % CO_2 narkotizáló hatásu. A narkózisból való felépülés ideje arányos a gázhatás időtartamával, amint ezt pl. WILLIS /1925/ a Melanoplus-nál megfigyelte. A CO_2 koncentrációjától - SZAAKJÁN /1957/ szerint emellett a hőmérséklettől is - függően van bizonyos kritikus időtartam, amelyen tul a folyamat irreverzibilissé válik, s az állat elpusztul. WILLIS /1925/ szerint a Melanoplus-t 5 óra CO_2-ben való tartózkodás elpusztitja. BEADLE és BEADLE /11/ azt tapasztalták, hogy széndioxiddal teli-

tett vizben az Aeschna és Perlodes lárva már 5 óra után elpusztult, viszont a Sialis és a Corethra lárva hasonló körülmények között 9 napot is elviselt. A szerzők megjegyzik, hogy a fajok közötti eltérések oka valószinüleg a különböző foku permeabilitás és pufferolás.

Érdekes megfigyelés, hogy a CO_2 befolyást gyakorol a bábstádium hosszára, mégpedig azáltal, hogy normálisnál magasabb koncentrációban csökkenti a légzés intenzitását és megnyujtja a fejlődést. Ezzel kapcsolatban USATINSZKÁJA /119/ kiemeli a különböző bábszövedékek, védőtokok jelentőségét. REGNAND /1888/, valamint PORTIER és RORTHAYS /1926/ vizsgálatai szerint a Bombyx gubóban magasabb a CO_2-tartalom, mint a levegőben /2,12, ill. 2,6-4,4 %/. TOLUSEV /1928/ gubóból kivett báboknál erősebb légzést, PEREGYELSZKIJ /193o, 194o/ rövidebb fejlődési időt észlelt.

Általánosabban ismert a CO_2 légzés-szabályozásban betöltött funkciója. Jelentősége van egyrészt a spirakuláris, másrészt a ventillációs müködésben. A széndioxid a stigmákra valószinüleg lokálisan, perifferikusan hat, és bizonyos kritikus koncentrációja a légzőnyilások nyitódását eszközli. A CO_2 eme szerepe különösen szembetünő az u.n. deszkontinuus CO_2 kibocsátás jelenségénél /l. következő fejezet/. A CO_2 ál-

litólag a ventilláció szabályozásában a leghatásosabb környezeti tényező. Ha olyan állapotban hat, amikor szünetel a ventilláció - mint SCHREUDER és de WILDE /1952/ megállapitotta -, meginditja a légzőmozgásokat. A levegő fokozódó CO_2-tartalma növeli a légzésszámot, hyperpnoe-t okoz. Ezt észlelte HAZELHOFF /1922/ a Periplaneta-nál, amikor a CO_2-tartalmat 5-ről 2o %-ra emelte, szitakötő-lárvákkal kapcsolatban pedig KOSTOJANC /71/ hivatkozik ilyen megfigyelésekre. A CO_2-tartalom további emelése - egyes Acridiáknál KROGH /1913/ szerint már lo %- felett - dyspnoe-t eredményez. Ha azután a CO_2-tartalom bizonyos maximális értéket meghalad, leállnak a légzőmozgások /apnoe/. A CO_2 eme hatásait a légzőközpontokon keresztül fejti ki. A szekunder légzőcentrum STAHN /1929/, LEE és HAZELHOFF /1926/ adatai szerint a széndioxiddal szemben érzékenyebb.

Kisérleteim során a CO_2 minden bizonnyal közvetlenül a szövet-, ill. sejtlégzésre hatott. A stigmaműködést az O_2-fogyasztás lényegesen nem befolyásolja, ventilláció pedig báboknál nincsen. Az idegrendszer közvetitő szerepe sem látszik valószinünek, hiszen például az O_2-fogyasztás napi oszcillációja a Tenebrio-báboknál - mint emlitettük - a központi idegrendszer eltávolitásakor is megfigyelhető. A rovaroknál eddig olyan eseteket vizsgáltak, amikor elegendő O_2 jelen-

létében, és maga a CO_2-hatás ideje alatt mérték a légzést. BUDDENBROCK és ROHR /1922/ szerint a Carausiusnál a növekvő CO_2-tartalom csökkenti az O_2-felvételt, és egyben a CO_2-leadást. HARNISCH /1930, 1932/ a Chironomus-lárváknál azt tapasztalta, hogy csak a kifejlett példányoknál csökken az O_2-fogyasztás 30 % CO_2-tartalom felett.

Vizsgálataimnál közel 100 %-os CO_2 atmoszférával számolhatunk, ezért bizonyos, hogy a CO_2 maximális hatást fejtett ki, és emellett talán bizonyos foku anoxibiotikus környezet is fennállt. A légzés utólagos fokozódását nem tulajdonithatjuk esetleges anaerobiózis alatti "O_2-adósság" későbbi "törlesztésének", mert egyrészt nem is jelentkezett összefüggés a CO_2 atmoszférában tartózkodás időtartama és az O_2-felvétel megemelkedése között, másrészt - mint a következő fejezetben látni fogjuk - az emlitett jelenség ugyanezen állatoknál a tiszta anaerobiózissal kapcsolatban sem volt tapasztalható. Mivel a különböző időtartamu CO_2-hatás után a légzés körülbelül azonos módon alakult, feltételezhetjük, egyrészt, hogy már a legrövidebb időtartam /30 perc/ alatt a szervezet maximálisan telitődött széndioxiddal, másrészt a CO_2-atmoszférából való kivétel után minden esetben azonos jellegü, közel egyforma intenzitásu és időtar-

tamu reakciók játszódtak le, azaz röviden: "minden vagy semmi" tipusu reakciót kaptunk. Hogy valójában a CO_2 a szervezetre milyen hatást gyakorolt, és pontosabban mi okozta az O_2-fogyasztás utólagos megemelkedését, nehéz lenne pontosan megállapitanunk, és a biokémiai mechanizmusokra vonatkozó adatok hiján ugyis csak hipotézisekre szoritkozhatunk. Vagy közvetlenül a CO_2, vagy az általa létesitett fokozottabb aciditás hatott a szövetekre, ill. a légzőmechanizmusra. KOSTOJANC /71/ emliti, hogy a széndioxid "fokozza az oxigénfelhasználást és gyorsitja a glikolizist" /p. 212./ a szöveteknél, de hogy milyen uton, erre nem ad választ. Valószinünek tartom, hogy a CO_2-hatás utáni átmeneti légzés-fokozódás kapcsolatos valamiféle felépüléssel, rekonvaleszcenciával, és talán a megnövekedett aciditás vagy CO_2-tartalom kiküszöbölésére szolgál.

A kérdésnek van azonban más, ez esetben talán érdekesebb aszpektusa, és ez összefügg a diapauza anyagcseréjével. Az eredmények ugyanis azt is elárulják, hogy a diapauza-bábok légzését közvetlenül nem a csökkent teljesitőképességü terminális légzőrendszeri /citokróm-rendszer/ limitálja. Ez nem uj felfedezés, mégis talán egyik legfényesebb bizonyitéka annak, hogy a diapauza anyagcseréjének kontrollja nem a légzőenzi-

mek szintjén valósul meg - mint korábban egyesek gondolták -, hanem más pontokon. HARVEY /54/ szerint elsődleges a foszfát-akceptor kontroll, és csak ha ez megszünik /pl. az energia-fogyasztás megemelkedésékor vagy dinitrofenol hatására/, akkor jelentkezik egy másodlagos, addig látens kontroll a légzőenzimek szintjén.

Amint már más helyeken részben kitértünk erre, a diapauza sajátos és lecsökkent anyagcseréjének fenntartásában több fokozatu ellenőrzés és szabályozás érvényesül, amelyek fölérendeltségi sorrendben a következők: diapauza-fejlődés - hormon /MH/ szint - szintetikus /és energiafogyasztó/ reakciók szintje - foszfát akceptor /és esetleg szervetlen P/ szint - légzőenzim /főként citokróm/ szint. Bizonyos határok között ezek bármelyikét /kivéve talán a légzőenzim szintet/ befolyásolni tudjuk. Ha például biztositjuk a diapauza-fejlődés kedvező feltételeit, meghatározott idő után megindul a hormontermelés, megkezdődnek a szintetikus folyamatok, megszünik a P-akceptor kontroll, és citokróm-szintézis jelentkezik. Hormon-injekcióval ugyancsak megszüntethetjuk a diapauzát. Ha pedig egy diapauza-bábot megsértünk, a sebgyógyulással kapcsolatban /esetleg más hatásra is/ szintetizáló és energiafogyasztó folyamatok indulnak meg, és az előzőkhöz

hasonlóan szintén megemelkedik az O_2-fogyasztás. Ez a többek, pl. WILLIAMS /1954/, által tanulmányozott "injury metabolism" vagy "injury respiration". HARVEY szerint feltehető pl. ADP serkenti a légzést, ugy, ahogy azt LARDY és WELLMANN /79/ a patkány máj mitokondriumoknál tapasztalta. Dinitrofenol-injekció hatására pedig - amint diapauza-rovarnál is megfigyelték - különösen erősen megemelkedik a légzés. Amennyiben ez emlitett szabályozási sor valamelyik pontján beavatkozás történik, a felette lévő szinteket ez lényegesen nem érinti, viszont az alatta elhelyezkedő fokozatoknál egymás után előtérbe lép,majd megszünik azok kontrollja. Igy érthető meg, hogy pl. a hormon bejuttatása feleslegessé teszi a diapauza-fejlődést, bizonyos szintetizáló és energia-fogyasztó reakciók hormonhiány esetén is megindulhatnak, és hogy P-akceptor biztositása, valamint "decoupling" az energiafelhasználó folyamatok hiányában is fokozza a légzést. Csak a két legfelső szinten történő beavatkozás érinti a diapauzát egészében, és képes esetleg annak felfüggesztésére.

Mindezek után valószinü, hogy széndioxidos vizsgálataim során a diapauza anyagcseréjébe az energiafogyasztó reakciók szintjén történt beavatkozás. Ez

azután átmenetileg megszüntette a P-akceptor kontrolt, ami a légzés fokozódását eredményezte. Viszont - éppen mert muló jelenségről volt szó /feltehetően a CO_2, ill. az aciditás eltávolitása/ - a légzőenzim szinten, ellentétben a hasonló módon közbelépő sértési anyagcserével /injury metabolism/, nem okozott változást. Lehetséges, hogy az O_2-fogyasztás megemelkedésének maximális fokát éppen az az enzim-kontroll szabta meg.

Anaerobiózis vizsgálatok

Az anaerobiózis vizsgálatok során legrészletesebben az anoxibiotikus körülmények légzésre gyakorolt hatását tanulmányoztam. A postanaerob O_2-fogyasztás alakulását a különböző időtartamu anaerobiózis után két táblázatban mutatom be. Az 5. táblázat az u.n. rövid időtartamu anaerobiózis vizsgálatokban megállapitott O_2-fogyasztási értékeit közli, éspedig az anaerobiózis előtti/"előtte"/, és az ezutáni /"utána"/ mérések alapján. Láthatjuk, hogy a kontroll bábok légzésében nincs lényeges változás /legfeljebb a o,5- és 2 órás anaerobiózis után emelkedett észrevehetőbben az O_2-fogyasztás/, ami a lényeges azonban, a második esetben a kisérleti báboknál is közel azonos értékeket kaptunk vissza. /A o,5- és 2 órás anaerobiózisnál kissé

több volt az O_2-felvétel, viszont ekkor a kontroll is hasonlóan változott. Máskülönben - különösen 1- és 24 óra anaerobiózis után - inkább alacsonyabb értékek mutatkoztak./ A 6. táblázatban az u.n. hosszu időtartamu anaerobiózis vizsgálatok O_2-fogyasztási eredményeit láthatók /szintén az anaerobiózis előtti és utáni mérések alapján/. A kontroll állatoknál az O_2-fogyasztásban némi emelkedést tapasztaltunk, ami különösen a 6 napos anaerobiózis után, ill. a ♀ báboknál feltünő. A jelenség magyarázatára a vizsgálati anyaggal kapcsolatban már kitértem. A kisérleti báboknál a 2 napos anaerobiózis után enyhén alacsonyabb értékeket kaptam. Az O_2-fogyasztás csökkenése - különösen a ♀ állatoknál - 3 nap után szembeötlőbb, 6 napos anaerobiózis után pedig mindkét nemnél a légzés kürölbelül felére csökkent. Meg kell itt jegyeznem, hogy az utóbbi esetben valamennyi báb elpusztult.

Az anaerobiózisnak a fejlődés időtartamára gyakorolt befolyását a h.i. anaerobiózis vizsgálatokban a légzés tanulmányozására már felhasznált báboknál igyekeztem megállapitani. Mivel viszonylag kevés számu bábbal dolgoztam, az eredmények - bár eléggé érthetőek - fenntartással kezelendők. Az anaerobiózis kezdő napjától számitva a him imágók átlagban 2o,3, a nőstények 19,5 nap után keltek. ♂ kisérleti báboknál 2 nap anaerobiózis után az átlag fejlődési idő kb 2 nappal rövidebb,

3 nap N_2-atmoszférában tartózkodás után 1 nappal hosszabb volt. A nőstények viselkedése bizonyos fokig eltérő: 2 nap anaerobiózis után 4, 3 napos anaerobiózis következtében átlagban 6 napos késés mutatkozott a fejlődésben. Egy másik - csak e célzattal végrehajtott - kisérletnél /hasonló fejlődési idő mellett / 3 napos anaerobiózis után az átlag fejlődési idő a himeknél 1 nappal rövidebbnek, a nőstényeknél 6 nappal hosszabbnak adódott. Mindezekből összefoglalva megállapithatjuk, hogy: 1/ a két ivar fejlődési idejét a diapauza adott időszakában az anaerobiózis nem egyformán befolyásolja. A nőstényeknél minden esetben az anaerobiózis időtartamánál hosszabb /az adott esetekben kb 2-szer olyan hosszu/ fejlődési késés jelentkezik. A him bábok - ugy látszik - e szempontból kevésbé érzékenyek. A 3 napos anaerobiózis is csak enyhén növeli a fejlődési időt, és ami meglepő, 2 napos anaerobiózis ezeknél a fejlődésre egyenesen serkentő hatásu. 2/ Az anaerobiózis időtartamának növelésével a fejlődésre gyakorolt késleltető hatás nyilvánvalóvá /♂-ek/, illetve fokozottabbá / ♀-ek/ válik.

A mortalitás növekedése az anaerobiózis időtartamának emelésével /2 → 3 nap/ nem volt megállapitható. 3 napos anaerobiózist szinte valamennyi báb elvi-

selt, viszont 6 nap anaerobiózis alatt, vagy inkább következtében az összes ennek alávetett báb elpusztult. Igy feltételezhetjük, hogy Hyphantria cunea bábjainál a diapauza adott időszakában az anaerobiózis maximális időtartama kb 4-5 nap.

Az 1. fényképen Hyphantria cunea ♂ és ♀ imágókat láthatunk. A kisérleti példányok bábalakban /a késői diapauza-szakaszban/ 3 nap anaerobiózisnak lettek alávetve. Meggyőződhetünk róla, - a kontroll állatokkal való összehasonlitás alapján is - hogy az anaerobiózist átélt bábokból kelt lepkék habitusa és külső, makroszkópos morfológiája nem mutat észrevehető eltérést.

Mielőtt a kisérletek értékelésébe kezdenénk, érdemes talán kitérni néhány - a rovarok anaerobiózisával is kapcsolatos - problémára. Az egyik ilyen kérdés - amelynél elsősorban BRAND /15/ munkájára támaszkodom - az anoxibiotikus viszonyok előfordulása a természetben. Anoxibiotikus környezet állhat elő minden olyan helyen, amely többé-kevésbé elzáródik a levegőtől, valamint ha a közelben fokozottabb O_2-felhasználás történik, és ez mintegy elvonja a kellő mennyiségü oxigént. Szabadon élő szervezetek számára anaerob viszonyok alakulhatnak ki pl. az állóvizek egyes stagnáló részeiben, főleg a vizfenéken, szárazföldön olyan helyeken, ahol valami-

lyen szerves anyag bomlik /elpusztult növényi részek, dögök, trágya, illetve frissen trágyázott, lápos, mocsaras talaj/, vagy vizzel való elboritás történt /hosszabb időre - lápos, mocsaras helyen; átmenetileg - eső, hóolvadás, a talajviz megemelkedése/. Általában O_2-szegény vagy anoxibiotikus környezetben /szervek belsejében, szövetekben, testfolyadékokban/ élnek, továbbá a különböző endoparaziták.

Foglalkozhatunk azzal is, hogy az élő szervezeteket /e tárgyalásban elsősorban az állatokat/ miként csoportosithatjuk egyes, általánosabb, az anaerobiózis lehetőségeit és módjait megszabó tulajdonságaik alapján. A felosztás alapjai a következők lehetnek: 1/ a szervezet O_2-igénye, 2/ az anaerobiózis maximális időtartama és az anaerob folyamatok fejlettsége, 3/ az anaerob folyamatok jellege, 4/ lehetőség az anaerobiózis utáni felépülésre, és 5/ /csak anaerob, anoxibionta szervezetek vonatkozásában/ az O_2 esetleges mérgező hatása.

A szervezetek O_2-igénye elsősorban ökológiai szempontból érdekes. DUDICH /33/ vizi szervezetekre nézve közöl ilyen jellegü csoportositást. Ezt alapul véve és kissé módositva, az O_2-igény alapján a következő tipusu szervezetekről beszélhetünk: 1. eurioxibiont /az O_2-igény változó/, 2. stenoxibiont /meghatározott O_2-igény/, és

3. anoxibiont /nem kivánt oxigént/. A stenoxibiont-csoporton belül beszélhetünk alcsoportokról: a/ polioxibiont /sok O_2-t igényel/, b/ mezoxibiont /közepes mennyiségü O_2-t kiván/, c/ oligoxibiont /számára kevés O_2 szükséges/.

BRAND /15/ munkája kétféle általánosabb felosztást közöl. A korábban megalkotott csoportositás BRAND és HARNISCH /1933/ nevéhez füződik. Ők ebben elsősorban a fentebb felosztási alapul vett 2. és 5. pontokban foglaltakat tekintik fontosnak. Két fő csoportot vesznek fel: 1. monobiont /energiatermelés csak anaerob uton/, 2. amfibiont /energiatermelés aerob és anaerob uton is képződhet/. A monobiont-csoporton belül lehetséges: a/ anaerob szervezet /számára az O_2 káros/, b/ anoxibiotikus szervezet /az O_2 nem káros, de nem használja fel/. Az amfibiont szervezetek között megkülönböztetnek: a/ euricxibiont /fejlett anaerob mechanizmussal rendelkező, hosszabb anaerobiózisra képes/, és b/ stenoxibiont /fejletlen anaerob mechanizmussal ellátott, és ezért csak rövid időtartamu anaerobiózisra alkalmas/ szervezeteket.

BRAND ezután saját uj felosztását közli. Ebben lényegében az általam 2. és 3. pontokba foglaltakat tekinti csoportositása alapjául. Két, pontosabban meg nem nevezett szervezet-tipusról beszél. Az egyikre jel-

lemző, hogy csak anaerob folyamatokkal termel energiát, a másik ellenben erre mind anaerob, mind aerob körülmények között képes. Az utóbbi tipuson belül megkülönböztet: 1. aerofermentor szervezeteket /amelyeknél nem tökéletes az oxidáció/, és 2. tökéletesen oxidáló szervezeteket. Mind az aerofermantorok, mind a tökéletesen oxidálók csoportján belül felvesz továbbá: a/ eurianoxibiotikus /fejlett anaerob mechanizmus, hosszabb anaerobiózis!/, és b/ stenanoxibiotikus /fejletlen anaerob mechanizmus, csak rövid anaerobiózis!/ szervezet-tipusokat.

Az anaerobiózis utáni felépülés lehetőségére forditja figyelmét SLATER /1o9/, aki e szempontból lényegesnek tartja egyrészt az O_2-hiánynak az idegszövetre való hatását, másrészt az O_2-szállitó mechanizmus jellegét. Az emlitett szerző szerint vannak szervezetek, amelyeknél az idegrendszer szabályozó müködése anoxibiotikus körülmények között is megmarad, más állatoknál azonban ez megszünik, és bénultság lép fel. Az utóbbi csoportba tartozó szervezeteknél a postanaerob felépülés sokban függ attól, hogyan történik az O_2-szállitás. Ha finom, idegi szabályozás alatt álló légző- és keringési rendszer van /pl. gerincesek/, általában nincs lehetőség felépülésre, olyan állatoknál ellenben, amelyeknél az O_2-szállitás

/legalábbis nagy részben/ pusztán fizikai uton és szinte automatikusan történik /mint pl. a rovaroknál/ a felépülés le tud játszódni.

Végül megemlithetjük, hogy az anaerob szervezetek között az O_2 esetleges károsító hatása alapján meg szoktak különböztetni obligát /az O_2 káros/ és fakultativ /az O_2 nem káros/ anaerob lényeket. Kétségtelen, hogy az előzőekben ismertetett felosztásokban előfordul, hogy ugyanaz a kifejezés különböző fogalmakat takar, és ez a terminológiai zavar bizonyos nehézségeket okozhat.

Ahhoz, hogy az anaerobiózis vizsgálatok eredményeit kellőképp értékelni tudjuk, szükséges először látnunk, hogy - az irodalom tanusága szerint - milyen anaerob folyamatok játszódhatnak le a rovarokban. A következő lehetőségek merültek fel: 1/ anaerob fermentáció, 2/ sajátos anaerob átépülési vagy leépülési reakciók, és 3/ anaerob glükolizis.

Az anaerob fermentációk soksejtüeknél /különösen rovaroknál/ való előfordulása mai nézeteink szerint eléggé valószinütlen, hiszen ilyen folyamatok egészen sajátságos enzimrendszert tételeznének fel. Valószinüleg csak módszertani hibákból származtak ilyesfajta megfigyelések. Mint idevágó eredményt, megemlithetjük, hogy WEINLAND /121/ a Calliphora-báb folyadé-

kában /Brei/ a következő reakció lezajlását vélte felfedezni: zsirsavak ---> $CO_2 + H_2$.

Különböző anaerob átépülési reakciókra a rovarok anaerobiózisával kapcsolatban is gyakran hivatkoznak, mint pl. BUDDENBROCK /19/, KUZNYECOV /78/, PFLUGFELDER /89/, CHAUVIN /111/, és USATINSZKÁJA /119/. Leggyakrabban a glükogén ---> zsir átalakulást említik, mint ami a szervezetben oxigént tesz szabaddá, és általában KEMNITZ /1917/ vizsgálatait hozzák fel példaként. HARNISCH /1937/ az ilyen reakció jelentőségét az anaerobiózis során egyébként bekövetkező savasság csökkentésében látja. Nála az ilyen segédfolyamattal kombinált anaerobiózis az u.n. notoxibiózis. Speciális bontási folyamatokra gondoltak olyan esetekben, mint amit pl. GILMOUR /47/ a Tenebrio-lárváknál megfigyelt, hogy t.i. anaerob viszonyok között fokozottabb zsirfelhasználás történik. HARNISCH /1937, 1939/ szerint a Chironomus-lárváknál hosszabb anaerobiózis esetén zsirsavak bomlanak le. KOZSANCSIKOV /72/ különböző Pyralida-lárváknál /pl. Pyrausta/ az anaerob energia-szolgáltatás szempontjából a telitetlen zsirsavak /éteroldékony zsirfrakció/ fontosságát hangsulyozza. HARNISCH /1938/ fehérjék anaerob felhasználását is tapasztalta.

Manapság igen valószinünek látszik, hogy az anaerob energiatermelés fő- és bizonyos esetekben talán kizárólagos formája a glükolizis. Egészen az utóbbi évtized közepéig az a nézet vált általánossá, hogy a rovarok szervezetében is az anaerobiózis során főként az egyéb állatokra és állati szövetekre oly jellemző u.n. tejsavas glükolizis játszódik le. Az anaerobiózis vizsgálati eredményeket épp ezért többnyire e szemszögből értékelték.

Amikor egy rovart anoxibiotikus körülmények közé helyezünk, az állat minden észrevehető aktivitása megszünik, bénultság, paralizáció állapotába kerül. Anyagcseréje jobbára az alapanyagcserére korlátozódik, amely most sajátosan anaerob jellegü. Ha azután bizonyos - rendszerint nem tul hosszu - idő után a szervezet számára ismét biztositjuk az oxigént, a normális aerob anyagcsere ismét megindul, és eközben egy ideig bizonyos - az anaerobiózis káros következményeit kiküszöbölő - felépülési folyamatok játszódnak le. Ez a felépülés - általában ugy tünt - nélkülözhetetlen, és időtartama nemcsak az anaerobiózis hosszuságától, hanem pl. az állat fiziológiai állapotától, életkorától, a hőmérséklettől stb. is függ. A tejsav-elmélet értelmében az anaerobiózissal kapcsolatos gázcsere a következő jelenségeket mutatja: 1/

anaerob CO_2 kiválasztás történik, 2/ postanaerob átmenetileg megnövekszik az O_2-fogyasztás, és CO_2-retenció figyelhető meg. E két utóbbi jelenséggel kapcsolatban az RQ bizonyos időre a normális érték alá süllyed. Mindez összefügg a szervezetben lejátszódó biokémiai reakciókkal. Anaerob szénhidrát /elsősorban glükogén/ fokozott lebomlása és tejsav képződése, és rendszerint felhalmozódása játszódik le. Postnaerob a tejsav eltünése, azaz eloxidálása és szénhidrát /glükogén/-szintézisben való felhasználása /esetleg csak a tejsav-oxidáció/ figyelhető meg. Az anaerob CO_2-kibocsátást e gáz bizonyos pufferekből /karbonát, bikarbonát/ a tejsav hatására történő kiüzésével, a postanaerob CO_2-retenciót a pufferek regenerációjával hozták összefüggésbe. Az ilyen tipusu anaerobiózis legfeltünőbb jelensége a postanaerob O_2-felvétel-emelkedés, az a jelenség, amit az irodalom az u.n. "O_2-adósság" /Säuerstoffschuld, oxygen debt, kiszlorodnoj zadolzsennoszty/ "törlesztésének" nevez. Eszerint a postanaerob extra-O_2-felvétel egyenlő az anaerobiózis ideje alatt "elvesztett" O_2-mennyiséggel.

Érdemes megfigyelnünk, hogy a rovaroknál végzett anaerobiózis vizsgálatok mennyiben igazolták a tejsavas glükolizis előfordulását. Nézzük először az

"O_2-adósság" kiegyenlitésének problémáját. A jelenség tökéletes lejátszódását figyelte meg BODINE /14/ a Melanoplus és Chortophoga imágóknál, DAWIS és SLATER /28, 29/, valamint SLATER /1o8/ a Periplaneta imágónál, HARNISCH /193o/ egyes Chironomus-lárváknál. A vártnál magasabb O_2-felvételt tapasztalt GILMOUR /45/ a Criptocercus imágónál /3-szoros/, és ugyancsak GILMOUR /46/ a Melanoplus femur-rubrum /1,9-szeres!/, és M. differentialis /1,25-szörös!/ törzsizmainál. Csak 5o %-os a "törlesztés" GILMOUR /44/ szerint a Zootermopsisnál, amelynél COOK /27/ egyáltalán nem is észlelt ilyesmit. Az "O_2-adósság" kiegyenlitése nem történt meg hosszabb időtartamu anaerobiózis után bizonyos Chiromomus-lárváknál, igy a Ch. plumosus-nál HARNISCH /1937-38/ szerint, a Ch. bathophilus-nál ugyancsak HARNISCH /1941/ szerint, és a Ch. thumni-nál WINBERG /1948/ megfigyelése alapján. A postanaerob O_2-fogyasztás megemelkedését ugyancsak nem észlelte AGRELL /5/ a Calliphora-báboknál, és - megitélésem szerint - GAARDER /4o/ a Tenebrio-báboknál. Az utóbbi szerző bizonyos későn jelentkező légzésfokozódást ugyan emlit, de táblázatai - éppen amelyekre hivatkozik - nem tudnak erről meggyőzni, főleg kontroll bábok hiján. Mindezekből láthatjuk,

hogy az "O_2-adósság" kérdésénél számos nehézség, ellentmondó adat merült fel. De hasonló a helyzet a képződött tejsav mennyiségét illetően. BLANCHARD és DINULESCU /12/ a Gastrophilus lárvánál, DAWIS és SLATER /29/ a Periplaneta imágónál, GILMOUR /47/ a Tenebrio lárvánál, és AGRELL /5/ a Calliphora-bábnál arra az eredményre jutott, hogy anaerob kevesebb tejsav képződik, mint amennyi a glükogén-felhasználás alapján várható. A kimutatott tejsav mennyisége a megemelkedett O_2-felvétellel is legtöbbször nem állt arányban. A tejsavból történő glükogénreszintézis lehetőségét már korán el kellett vetni, mint ezt DAVIS és SLATER /29/ tette, viszont a megnövekedett felvétel a teljes eloxidáláshoz szükséges O_2 mennyiségét is meghaladta, GILMOUR /47/ tapasztalata szerint. Mindezen problémák részben előrevetették egy esetleges eltérő és a rovarokra jellemző glükolizis-mód létezésének árnyékát. Mielőtt azonban ezirányba továbblépnénk, nézzük meg még néhány, az itt tárgyalt anaerobiózis-tipussal kapcsolatos kérdést.

A postanaerob O_2-fogyasztás problematikájába tartozik a HARNISCH /51/ által felvetett u.n. primer és szekunder oxibiózis. HARNISCH szerint a primer oxibiózis a normális, aerob légzési folyamat, amelyet nem

előzött meg anaerobiózis. A szekunder oxibiózis az a légzéstipus, amely közvetlenül anaerobiózis után jelentkezik, és a szervezetet ért károsodás kiküszöbölésére szolgál. A kettő közötti legfontosabb különbségnek HARNISCH azt tartja, hogy mig a primer oxibiózis során az O_2-felvétel a környezet parciális O_2-nyomásától tág határok között független, addig a szekunder oxibiózis kapcsán ennek ellenkezője érvényes. Valószinü, hogy ilyen elkülönitési alap nem helytálló, és érdemes mindjárt BUDDENBROCK /19/ cáfolatát előhoznunk. Az utóbbi szerző szerint mindig van az O_2-nyomásban olyan X pont, amely alatt /O-ig/ a légzés függ az O_2-tenziótól. Az X pont helyzetét megszabja egyrészt a szervezetbe történő O_2szállitás, másrészt annak O_2-szükséglete. Ha a belső szükséglet aránytalanul megnő, az X pont magasabbra kerül, és ekkor az O_2-felvétel jelentős mértékben a külső tenziótól is függővé válik. Lényeges lehet e szempontból a belső szöveti O_2-tenzió, amely GAARDER /4o/ szerint a rovaroknál függ egyik oldalon a külső O_2-nyomástól, másik oldalon a szövetlégzéstől. Amig a belső szöveti nyomás pozitiv marad, az O_2-felvételt nem befolyásolja a külső tenzió.

HARNISCH /52/ szerint a postanaerob O_2-fogyasztás-emelkedés oka a Chironomus-oknál nem a savak /tej-

sav/ eltávolitása, hanem valamiféle sértés kiküszöbölése. Éppen HARNISCH /52/, ill. WALSHE /1947/ figyelte meg az emlitett állatoknál savas anaerob termékeknek a környező vizbe való kiválasztását. Ugyancsak HARNISCH /53/ állapitja meg, hogy a glükogénfelhasználás annál nagyobb, minél kevésbé alkalmazkodott a szervezet az anaerob viszonyokhoz.

A rovarok légzésének megismerésében az ujabb időkben jelentős előrelépések történtek. Ennek jellemzésére elég csak annyit elmondanunk, hogy az elektronmikroszkópos vizsgálatok - amelyekre BUCK /17/, EDWARDS /37/ és WIGGLESWORTH /131/ is hivatkozik - kideritették, hogy a tracheolák belsejében is vannak körkörös lécek, vagy hogy pl. a Krogh-féle klasszikus tracheoláris diffuziós elmélet is - mint BUCK-nál /17/ látjuk - sok vonatkozásban módosult. Ennek egyik vonatkozása, hogy a stigmákon keresztül - amint erre BUCK és KEISTER /18/ rámutat - u.n. pórus-diffuzió történik. Láttuk már, hogy a terminális légzőrendszer megismerésében is milyen részletekhez jutottunk. Igy várható volt, hogy a rovaroknál az energiatermelés fontos láncszemét képező glükolizis kutatása is - éppen a már emlitett problémák miatt - uj adatokat hoz felszinre. Valóban, a vizsgálatok eredményeképpen egy egészen sajátos, a tracheális lég-

zéssel összefüggő rovar-glükolizis képe bontakozott ki, amelynek a diapauza-anyagcsere és az anaerobiózis szempontjából is külön aszpektusai vannak.

Az utóbbi kérdésekkel kapcsolatban először néhány kezdeti megfigyelésre hivatkoznék. BARRON és TAHMISIAN /1o/ a Periplaneta izmoknál, HUMPHREY és SIGGINS /6o/ a Locusta izmoknál, és CHEFURKA /22/ a Musca egész szervezetére nézve megállapitotta, hogy az anaerobiózis alkalmával igen kevés tejsav képződik. HUMPHREY /59/ a Periplaneta-nál, HUMPHREY és SIGGINS /6o/ a Locusta-nál az izmokban anaerob piroszőlősav-termelődést mutatott ki. Már BARRON és TAHMISIAN /1o/ feltételezte, hogy az anaerobiózis alkalmával valamilyen szervetlen vagy szerves foszfát is képződik. KUBISTA /75, 76/ részéről történt azután az a jelentős felfedezés, hogy a rovar-szövetekben /Periplaneta izolált tor/ anaerob körülmények között jelentős mennyiségü α-glicerofoszfát termelődik. ZEBE /1956/ mutatta ki először rovar-szövetekben az α-glicerofoszfát dehidrogenáz aktivitását, SACKTOR és COCHRAN /94/ pedig megállapitották, hogy ez "DPN-linked" enzim.

A rovaroknál előforduló glükolizis főbb sajátságai ZEBE és McSHAN /14o/, valamint CHEFURKA /24/ közleménye alapján a következők: A rovaroknál - ellen-

tétben pl. a gerinces állatokkal - az α-glicerofoszfát-dehidrogenáz /GDH/ aktivitása messze /egyes szövetekben loo-as nagyságrendben/ meghaladja a tejsav-dehidrogenáz /LH/ aktivitását. /A GDH aktivitása BÜCHER, KLINGENBERG és ZEBE /21/ szerint a gerinceseknél is számottevő./ A GDH és az LH a DPN-regenerációban kompeticiós viszonyban állnak, és az említett aktivitásbeli különbségek miatt a rovar szöveteiben a NEUBERG-féle u.n. "szulfitos erjedés"-hez némileg hasonló folyamatok játszódnak, olyan reakciók, amelyeket gerinces izmokban is kiválthatunk bizonyos "steering substances" hozzáadásával. E folyamatok anaerob körülmények között - mint azt pontosan CHEFURKA /23/ is kimutatta - piroszőlősav és α-glicerofoszfát felhalmozódásához vezetnek. Piroszőlősav rendszerint kevesebb mutatható ki. Ennek oka CHEFURKA /23, 24/ szerint az, hogy a hozzá vezető reakciók valahol lassitottak, mig KUBISTA /76/ szerint e vegyület feltehetően tovább alakul.

Az effajta glükolizis, mint CHEFURKA /24/ bebizonyitotta, energetikailag kevéssé hatékony, azonban az aerobiózisban messzemenő jelentősége van, ugyanis végtermékei - elsősorban az α-glicerofoszfát - közvetlenebbül tovább oxidálódhatnak. Ez az oxidáció az eddig csak az izmokban tanulmányozott, de valószi-

nüleg más rovar-szövetekben is előforduló, u.n. glicerofoszfát ciklusban valósul meg. Az idevonatkozó adatokat többek között SACKTOR és COCHRAN /94/, ZEBE, DELBRÜCK és BÜCHER /139/, BÜCHER és KLINGENBERG /2o/ cikkeiből, valamint GILMOUR /48/ könyvéből meríthetjük. E ciklusban egyrészt a dihidroxiaceton-foszfát α-glicerofoszfáttá való redukciója játszódik le a már emlitett, a citoplazmában előforduló /"soluble"/ GDH közremüködésével, másrészt a forditott, oxidációs reakció, amelynél viszont egy másik enzimnek, a mitokondriumokhoz kötött /"particulate"/ α-glicerofoszfát oxidáznak /MEYER-GREEN-enzim/ van jelentősége. Ez utóbbi enzim /egyeseknél mint "particulate" GDH/ közvetlenül a citokrómokkal áll kapcsolatban. Az egész rendszer tulajdonképpen H^+-, ill. elektronszállitó a terminális légzőrendszer irányában.

Az előzőekben vázolt sajátos glükolizis uttal függ össze az az érdekesség, hogy a legkülönbözőbb rovarokban diapauza idején glicerin halmozódik fel. SALT /98/ számos fajt sorol fel, amelynél ilyesmit észleltek. A glicerin-képződését megfigyelték pl. tojásoknál /Bombyx/ - CHINO /26/ közlése szerint, különböző lárváknál /Bracon, Eurosta, Loxostege/ - mint SALT /95/ publikálta, előbábnál /Pyrausta/ - DUBACH, SMITH, PRATT és STEWART /32/ szerint, és

imágónál /Campondlus/, amint ugyancsak az utóbbi szerzők közlik. A jelenséget magát először bábnál /Hyalophora cecropia/ mutatta ki WYATT és KALF /1956/, és épp ezen alaknál /és fajnál/ végezték a legrészletesebb tanulmányokat, főként WYATT és MEYER /137/, valamint WYATT, MEYER és KRAPF /138/. A felgyülemlett glicerin mennyisége eléggé jelentős. A Bracon-lárvánál pl. - SALT /96/ közlése - a testfolyadék /viz + glicerin/ 2o %-a, a Loxostege lárva élősulyának - SALT /95/ szerint - 2,4-4,3 %-a és a Hyalophora-báb élősulyának - mint WYATT és MEYER /137/ kimutatta - 4 %-a a glicerin. Az utóbb emlitett báb hemolimfájában o,3 M-t is eléri a glicerin koncentrációja. A glicerin felhalmozódását - mivel ez diapauza idején és legtöbbször áttelelés alkalmával történik - kapcsolatba hozták a fagyállóság fokozódásával, bár e téren némi nehézségek is adódtak. WYATT és MEYER /137/ szerint nem minden diapauza-bábnál gyülik fel jelentősebb glicerin-mennyiség, SALT /95/ szerint pedig nemcsak fagyálló rovarnál volt megfigyelhető. SALT /96/ kimutatta, hogy a fagyállandóság nem áll pontosan arányban a glicerin-tartalommal, hanem ebben még más tényezők is közrejátszhatnak. CHINO /26/ a Bombyxtojásnál, SALT /95/ a Loxostege-lárvánál a glicerin mellett szorbitol-felhalmozódást is megfigyelt.

Érdemes megnéznünk - mert saját kisérleti eredményeim megértéséhez is közelebb vezet -, hogy mi a diapauza alatti glicerin-képződés lehetséges biokémiai mechanizmusa. CHINO /26/ és MOULINIER /1957/ kimutatta, hogy a glicerin /és szorbitol/ végső forrása a glükogén. CHINO szerint, amikor a diapauza végén ismét eltünik a glicerin /és szorbitol/, a Bombyx-tojásnál glükogén-reszintézis is megfigyelhető. FAULKNER /39/ szerint a glicerin a gliceraldehid redukciójával keletkezik egy, a hemolimfában kimutatott, meglehetősen aktiv /TPN-el kapcsolt/ dehidrogenáz közremüködésével. Általában azonban azt tartják, hogy a glicerin az α-glicerofoszfát hidrolizisével jön létre. A rovar-hemolimfában WYATT /135/, valamint WYATT, MEYER és KROPF /138/ számottevő mennyiségben talált α-glicerofoszfátot. A GDH aktivitása WYATT és MEYER /137/ szerint diapauza idején is megmarad, de ugyanők azt is állitják, hogy az α-glicerofoszfát-oxidáz aktivitása lecsökkent. A glicerin-felhalmozódást összefüggésbe hozták - mint pl. WYATT /135/, WYATT, MEYER és KROPF /138/ - a tökéletlen elektronszállitással, a citokrómok részleges leépülésével.

A glicerin képződésével és felhalmozódásával

kapcsolatban két fontos jelenség merül fel. Az egyik az, hogy az u.n. Pasteur-effektus a kérdéses időszakban kevéssé érvényesül, hiszen bizonyos fokig anaerob anyagcseretermékek aerob körülmények között való felgyülemléséről van szó. STRAUB /112/ a Pasteur-effektus problémájánál kiemeli a citoplazma és a mitokondriumok meghatározott és különböző enzimtartalmának és funkcióinak jelentőségét. Ennek kapcsán utalnunk lehet arra, hogy egyesek /pl. BUCKLIN, FAURELL, SHAPPIRIO és WILLIAMS/ szerint diapauza idején a mitokondrium bizonyosfajta strukturális degenerálódottság jeleit is mutatják. A másik fontos jelenség az α-glicerofoszfát hidrolizise. HARVEY /54/ - SAYIGH és WYATT véleményére hivatkozva-emliti, hogy a glicerin felhalmozásánál valószinüleg ez a kontrol lépés. Ezt bizonyitaná WYATT-nak /135/ az a megfigyelése, hogy diapauza alkalmával a báb hemolimfájában az α-glicerofoszfát relative kevesebb, mint pl. a lárvánál, bár e szerző maga nem tudott észrevehetőbb foszfatáz tevékenységet kimutatni. Ezzel szemben LEVENBOOK /82/ a Gastrophilus hemolimfájában aktiv foszfatázt talált. Lehetséges, hogy az emlitett két jelenség együtt járul hozzá ahhoz, hogy diapauza-rovaroknál feltünő mennyiségü glicerin jelenjen meg.

Ezek után rátérhetünk a Hyphantria-bábok vizsgálati eredményeinek értékelésére. Ami az O_2-fogyasztást illeti, legfeltünőbb jelenség a postanaerob fokozottabb O_2-felvétel, az "O_2-adósság törlesztésének" hiánya. Ez mind a rövid, mind a hosszu időtartamu anaerobiózis vizsgálatoknál megfigyelhető, sőt utóbbi esetben igen enyhe légzés-csökkenés is tapasztalható. Az "O_2-adósság kielégitésének" elmaradásával kapcsolatban arra is gondolhatunk, hogy ez nem a mérési időben, hanem vagy előtte, vagy utána zajlott le. A különböző szerzók általában összhangot találtak az anaerobiózis és a postanaerob felépülés időtartama között. Az idevonatkozó adatok ismeretében egészen valószinütlennek látszik, hogy például a 3- és 24 órás anaerobiózis után még a mérés megindulása előtti 2o percben menjen végbe az egész "O_2-adósság törlesztése". A másik lehetőség, hogy az emlitett jelenség csak bizonyos idő elmultával jelentkezik. Ezzel kapcsolatban valószinütlennek tartom, hogy például o,5- vagy 1 órás anaerobiózis után ilyen késés mutatkozzon.

Az O_2-fogyasztás postanaerob megemelkedésének elmaradásánál feltételezhetjük esetleg, hogy valamiféle anaerob átépülési vagy leépülési reakció játszódott le. Ez esetben azonban valószinüleg az aerob

anyagcsere is már bizonyos különbségeket mutatna, amit az RQ bizonyára elárul. A kisérletek időszakában Hyphantria diapauza-báboknál néhány RQ-meghatározást is végeztem. Ezek során ♀ állatoknál a következő értékeket kaptam: o,73; o,79; o,79; o,85, tehát átlagban o,77. A légzési hányados értékét számos körülmény befolyásolja; minden olyan jelenség, amely a kibocsátott CO_2 vagy a felvett O_2 mennyiségére hat. Ezek - mivel sokszor nem is magával a szöveti légzéssel kapcsolatosak - tévutra vezethetik a vizsgálót. BUDDENBROCK / 19 / könyvében pl. külön táblázat található - RICHARDSON /1929/ alapján - a CO_2-kibocsátást befolyásoló tényezőkről. KUZNYECOV /78/ és CHAUVIN /111/ is kitér arra, hogy a rovaroknál az RQ változott pl. a hőmérsékletnek, a levegő O_2- és CO_2-tartalmának megfelelően, és akkor is, ha a szervezetben acidózis vagy alkalózis jelentkezett, vagy valamilyen átépülési reakció /pl. szénhidrát → zsir, zsir → szénhidrát/ játszódott le. KUZNYECOV /78/ adatokat hoz fel arra, hogy a bábstádium során az RQ alacsonyabb, mint máskülönben. USATINSZKÁJA /119/ szerint az RQ értékeinél is a jellemző V-görbét kapta LUCIANI és Lo MONACO /1893/, WEINLAND /1906/, FINK /1925/ és TAYLOR /1927/. Ugyanő emliti,hogy vedlések alkalmával is alacsonyabb az RQ. A diapauzára sokan

az alacsony légzési hányadost is jellemzőnek tartják. Ez lehet, hogy a tojás-diapauzára nézve valóban érvényes, de más esetekben inkább LEES-nek /8o/ kell igazat adnunk, aki szerint gyakran azért kaptak alacsony RQ-t, mert nem vették figyelembe a ciklikus vagy diszkontinuus CO_2 kibocsátás jelenségét. Eme érdekes tünemény elsősorban nyugalmi állapotban lévő rovaroknál figyelhető meg, és mint BUCK /17/ erre rámutat, fellépésének bizonyos morfológiai /jól zárható stigma/, fiziológiai /pl. ventilláció hiánya, alacsony O_2-felvétel/ feltételei vannak. Lényege, hogy mig az O_2-felvétel folyamatos, a CO_2-kibocsátás /ha nem is egészében/ időszakos, bizonyos ciklusokban ismétlődő. A Hyalophora cecropia diapauza-bábnál például - mint ezt részletesen SCHNEIDERMAN /loo/, SCHNEIDERMAN és BECKEL /lol/, valamint LEVY és SCHNEIDERMAN /83/ tanulmányozta -, a légzésnél felszabaduló CO_2- 5 %-a folyamatosan távozik, a többi része pedig jellegzetes lökésekben /"burst"/. Eme jelenség számontartásával a Hyalophora diapauza-bábnál - mint erre LEES /80/ hivatkozik - o,78-as, tehát nem éppen alacsony RQ-értéket mértek. LEES szerint ez "a value consistent with the combustion of a mixture of fat and carbohydrate" /p. 93./. Érdekes, hogy saját méréseim átlaga is körülbelül ez az érték, ami tehát nem árul el semmiféle

különlegességet az anyagcserében. Azt is láthatjuk, hogy már ebben a diapauza-szakaszban a ciklikus CO_2-kibocsátás nem figyelhető meg. Ami pedig mégegyszer bizonyos speciális anaerob reakciók lehetőségét illeti, nem tartom valószinünek, hogy ilyesmi már egész rövid időtartamu anaerobiózis alatt bekapcsolódhat. Hasonló ellenvetést tehetünk az ellen, hogy az anaerob képződő káros anyagcseretermékek valamiképpen a szervezeten belül - sajátos folyamatok közremüködésével - kiküszöbülődnek. Gondolhatunk arra is, hogy esetleg anaerob a légzőenzimek valamilyen károsodást szenvednek, és esetleg ez akadályozza meg a várt O_2-fogyasztás-emelkedést. AGRELL /5/ szerint anaerobiózis után átmenetileg gyengébb a dehidrogenáz-aktivitás. A hosszu időtartamu anaerobiózis vizsgálatoknál ez a kérdés esetleg számitásba is jöhet, a rövid időtartamu anaerobiózis vizsgálatok esetében azonban - ahol szinte az anaerobiózis előtti értékeket kaptuk vissza - ez az eshetőség is kiesik. Azt sem tartom elfogadhatónak, amit AGRELL /5/ igy jelöl meg: "Anaerobiosis represents anabiosis" /p. 324./.

Marad az a lehetőség, hogy az eredményeket a sajátos rovar-glükolizis és a diapauza-anyagcsere bizonyos jellegzetességei alapján próbáljuk értékelni.

A hipotézis a következő: Az anaerob energia-szolgáltató folyamat a glükolizis. Termékei tulnyomó részben az α-glicerofoszfát, és kis mennyiségben piroszőlősav, ill. tejsav /WILHELM /1960/ - mint HARVEY / 54/ említi - Hyalophora diapauza-bábnál kimutatta, hogy anaerob gyorsabb a glicerin-felhalmozás és emellett némi tejsav is keletkezik/.

Az α-glicerofoszfát elbomlásával glicerin és valamilyen foszfát /valószinüleg - épp ugy, mint aerob - nem savas termék/ képződik. A felhalmozódó glicerin a szöveteket nem kárositja, nem növeli az aciditást, a piroszőlősavat és tejsavat /esetleg még más savas terméket/ viszont mivel relative kisebb mennyiségben termelődnek, a puffer-mechanizmus megköti. Mindezzel összefügg, hogy az anaerobiózis után közvetlenül nem küszöbölődnek ki az anaerob termékek, és igy csupán a diapauza végeztével lesz fokozottabb a glicerin felhaszhálása /esetleg glükogén reszintézisre/. A glicerin refoszforilációja egyébként is lehet, hogy csak a diapauza végeztével valósulhat meg. Azokban az esetekben, amelyeknél "O_2-adósság törlesztést" észleltek /l. tejsav-elmélet/ valószinüleg az α-glicerofoszfát nem bomlott tovább, és a megnövekedett O_2-felvétel ennek közvetlen postanaerob felhasználásával kapcsolatos. Nem elképzelhetetlen, hogy olyan alkalom-

mal, amikor nem diapauza-bábnál sem volt "O_2-adósság",- pl. AGRELL /5/ és GAARDER /4o/ vizsgálataiban -, fokozottabb volt a szervezetben a foszfatáz-aktivitás, és lényegében itt is glicerin képződött, igaz, hogy csak anaerob.

Az anaerobiózis maximális időtartamát a Hyphantria diapauza-báboknál pontosan sajnos, nem sikerült megállapitani, de ha a feltételezett 4-5 nap /3 nap biztos!/ mellett maradunk, láthatjuk - különösen BRAND /15/ a rovarok anaerobiózis-adatait is mutató táblázatának áttekintése után -, hogy ez az időtartam viszonylag hosszu. Igy elfogadhatjuk KOZSANCSIKOVnak /72/ azt a megállapitását, hogy a diapauza az anoxibiotikus viszonyok elviselésében is rezisztenciát nyujt. HARVEY /54/ is megjegyzi: "the diapausing eggs are resistant to anaerobiosis" /p. 7o./. Az anaerobiózis maximális hosszát megszabhatta egyrészt, hogy az effajta glükolizis energetikailag kevéssé effektiv, és ezért nagy szubsztrát-felhasználással jár, másrészt, hogy bizonyos mellékreakciók mégis károsak. Elképzelhető, hogy az állat károsodása csak bizonyos idő után érvényesül, és ezért volt még a 6 napos anaerobiózis után is számottevő légzés.

Az anaerobiózisnak a fejlődés időtartamára gya-

korolt hatása a kisérletek tanusága szerint nyilvánvaló /bár az adatok nem kellőképpen statisztikusak/. AGRELL /5/ szerint a Calliphora-nál 24 órás anaerobiózis késést, eltolódást okoz a fejlődésben /1 órának megfelelően 1,35 órát/, tehát nem csupán fejlődési szünetet jelent. BRAND /15/ emliti KALMUS /1937/ vizsgálatait, aki szerint 4 nap anaerobiózis fejlődési késést eredményez, viszont a 3 napos anaerobiózis meglepő módon inkább serkentő hatásu. Kisérleteimnél mind a késleltetés, mind a serkentés megfigyelhető volt. E téren azonban lényeges ivari különbségek adódhak. Az alkalmazott anaerobiózis hosszuságok /2 és 3 nap/ mellett az derült ki, hogy a serkentés csak a ♂-eknél, és csak a rövidebb időtartamu anaerobiózis esetén mutatkozott. A késleltetésre viszont főleg a ♀ -ek érzékenyek. Az ivaronkénti eltérő reakció tehát azzal magyarázható, hogy a két nem anyagcseréjében is bizonyos különbségek lehetnek. Ilyen különbségekre a Bombyx esetében már FARKAS /38/ is hivatkozik, és éppen a Hyphantria-nál láttuk /1. vizsgálati anyag/, hogy a ♂ és ♀ báb fehérje- és zsirtartalmában milyen eltérések vannak. Lehetséges, hogy a ♀ -ek fokozottabb érzékenysége az élénkebb N-anyagcserével /anaerob esetleg N-tartalmu bomlástermékek!/ magyarázható. Mint más helyütt már emlitettük, LEES /81/ szerint a diapauza

utolsó /meleg/ szakaszában bizonyos foku anoxibiotikus körülmények kedvezőek. A ♂ állatoknál talán ilyenfajta serkentő hatással számolhatunk, mig a ♀ példányoknál a káros tényezők ezt elnyomták.

Meggyőződhettünk róla, hogy a diapauza-bábok anaerobiózisa ilyen bábokból kelt lepkék habitusára nem gyakorolt lényeges - makroszkóposan - észrevehető befolyást. Ennek oka minden bizonnyal, hogy az anaerobiózis sem a már kialakult strukturákat, sem a diapauza utáni morfogenezis folyamatait alapvetően nem kárositotta, ill. már nem volt rájuk kihatással.

ÖSSZEFOGLALÁS

Az amerikai fehér szövőlepke /Hyphantria cunea Drury/ diapauza-bábjain végzett vizsgálataim eredményei a következők:

1/ A báb-totálhomogenizátum O_2-fogyasztását megfelelő inkubálási körülmények között a káliumcianid $1,7.10^{-3}$ M koncentrációban észrevehető mértékben nem gátolta.

A légzés eme cianorezisztenciája - amelyet diapauza-alakoknál gyakran megfigyeltek - jól magyarázható a citokrom-rendszer bizonyosfoku leépülése és közelebbről az u.n. "excess oxidase" elmélet alapján.

2/ Sértetlen bábok O_2-fogyasztását CO_2-atmoszféra előzetes 3o-, 45-, 6o-, 75- és 9o perces hatása jelentős mértékben, de csak átmenetileg megemelte.

Ez a jelenség valószinüleg a CO_2-gáz szövetlégzésre gyakorolt speciális befolyásával, esetleg a megnött aciditás eltávolitásával kapcsolatos. Egyben azt is jelzi, hogy a diapauza idején nem a légzőenzimek limitálják az O_2-felvételt.

3/ Sértetlen bábok anoxibiotikus körülmények /N_2-atmoszféra/ között tartása 1-, 1,5-, 2-, 3- és 24 órás, ill. 2-, 3- és 6 napos időtartamokra a következő tapasztalatokkal járt:

a/ anaerobiózis után hiányzott az O_2-fogyasztás átmeneti fokozódása, az "O_2-adósság kiegyenlitése";

b/ az állatok maximálisan kb 4-5 napos anaerobiózist viseltek el;

c/ 2- és 3 napos anaerobiózis a bábstádium, a fejlődés időtartamát általában megnövelte, kivéve a ♂ bábok 2 napos anaerobiózisának esetét;

d/ a 3 napos anaerobiózist átélt bábokból habitusra normális imágók keltek.

A postanaerob légzésfokozódás elmaradása a báboknál diapauza-állapotban külön is speciális rovarglükolizissel, nem sértő hatásu és közvetlen eloxidálásra, illetve reszintézisre az adott körülmények között nem alkalmas anaerob végtermék keletkezésével hozható kapcsolatba. Az anaerobiózis terjedelmét a szubsztrát kimerülése vagy inkább káros mellékhatások, reakciók szabhatják meg. A fejlődés késleltetése arra mutat, hogy az anaerobiózis nem csupán egyszerü morfogenetikai szünet. A him báboknál tapasztalt serkentés valószinüleg a diapauza-fejlődésre gya-

korolt specifikus hatáson alapul. A hőstény bábok fokozottabb érzékenysége esetleges élénkebb N-anyagcseréjükkel magyarázható. Az anaerobiózis-- külső látszatra legalábbis - nem befolyásolja az imaginális differenciációt.

BEFEJEZÉS

Vizsgálataimat a József Attila Tudományegyetem Általános Állattani és Biológiai Intézetében végeztem.

Ezuton is hálásan megköszönöm Dr. ÁBRAHÁM Ambrus professzor urnak, hogy munkámhoz Intézetében lehetőséget és kellő feltételeket biztositott. Dr. BICZÓK Ferenc docens urnak szakmai utmutatásaiért és mindig jól eső buzditásaiért ugyancsak köszönettel tartozom.

A rajzok és táblázatok készitését DÁNOS Erzsébetnek e helyen is köszönöm.

IRODALOM

1/ ÁBRAHÁM, A.: Összehasonlító állatszervezettan /Egységes jegyzet/. Tankönyvkiadó, Bp. /1961/

2/ AGRELL, I.: Some experiments concerning thermal adjustment and respiratory metabolism in insects. Ark. Zool. 39 A, 1 /1947/.

3/ AGRELL, I.: Localization of some hydrogen-activating enzymes in insects during metamorphosis. Nature, 164, 1o39 /1949/.

4/ AGRELL, I.: A contribution to the histolysis-histogenesis problem in insect metamorphosis. Acta Physiol. Scand. 23, 179 /1951/.

5/ AGRELL, I.: The aerobic and anaerobic utilization of metabolic energy during insect metamorphosis. Acta Physiol. Scand. 28, 3o6 /1953/.

6/ ANDREWARTHA, H.G.: Diapause in relation to the ecology of insects. Biol. Rev. 27, 5o /1952/.

7/ BABERS, F.H.: Glycogen in Prodenia eridana, with special reference to the ingestion of glycose.
Journ. Agricult. Res. 62, 509 /1941/.

8/ BALOGH, J.: Lebensgemeinschaften der Landtiere.
Akad. Kiadó, Bp. /1958/.

9/ BALOGH, J.- G. GERE: Über die Ernährungsbiologie und Luftstickstoffbindung der Hyphantria-Raupen.
Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 4, 431, /1953/.

1o/ BARRON, E.S.G.- T.N. TAHMISIAN:
The metabolism of cochroach muscle /Periplaneta americana/.
Journ. Cell. Comp. Physiol. 32, 57 /1948/.

11/ BEADLE, L.C.- S.F. BEADLE:
Carbon dioxide narcosis.
Nature 164, 235 /1949/.

12/ BLANCHARD, L.- G. DINULESCU:
Le métabolism glucidique chez les larves de Gastrophiles an cours de l'inanition et de l'anaérobiose.
Compt. Rend. Soc. Biol. /Paris/, 11o, 343 /1932/.

13/ BODENHEIMER, F.S.: Arrested development and arrested activity in insect life.
Trans. IXth Intern. Congr. Entomol. /Amsterdam, 1951/, 1, 21 /1952/.

14/ BODINE, J.H.: The anaerobic metabolism of an insect /Orthoptera/.
Biol. Bull. 55, 395 /1928/.

15/ BRAND, T.: Anaerobioz u beszpozvanocsnüh.
Izd. Inoszt. Lit., Moszkva /1951/.
/BRAND, T.: Anaerobiosis in invertebrates.
Biodyn. Press, Normandy, Missouri, 1946/.

16/ BUCK, J.: The internal environment in regulation and metamorphosis. p. 191. K.D.Roeder: Insect Physiol. J. Wiley & S., Inc., New York, Chapman & Hall, Limit., London /1953/.

17/ BUCK, J.: Some physical aspects of insect respiration.
Ann. Rev. Entomol. 7, 27 /1962/.

18/ BUCK, J.- M. KEISTER:
Diffuse gas transfer through spiracles.
Anat. Rec. 12o, 73o /1954/.

19/ BUDDENBROCK, W.: Grundriss der vergleichenden Physiologie. /2. Auf./ 2. Bd., Verl. Gebr. Borntraeger, Berlin /1939/.

2o/ BÜCHER, Th.- M. KLINGENBERG:
Wege des Wasserstoffs in der lebendigen Organisation.
Angew. Chem. 7o, 552 /1958/.

21/ BÜCHER, Th.- M. KLINGENBERG- E. ZEBE:
Discussion of Dr. Sacktor's paper.
Proc. IVth. Intern. Congr. Biochem. /Vienna, 1958/. 12, 153 /1959/.

22/ CHEFURKA, W.: Oxidative metabolism of carbohydrates in insects I. Glycolysis in the housefly Musca domestica L.
Enzymol. 17, 73 /1954-56/.

23/ CHEFURKA, W.: On the importance of α-glycerophosphate dehydrogenase in glycolysing insect muscle.
Biochem. Biophys. Acta, 28, 66o /1958/.

24/ CHEFURKA, W.: Glucose metabolism in insects.
Proc. IVth Int. Congr. Biochem. /Vienna, 1958/. 12, 115 /1959/.

25/ CHEFURKA, W.- C.M. WILLIAMS:
Flavoproteins in relation to diapause and development in the Cecropia silkworm.
Anat. Rec. 113, 562 /1952/.

26/ CHINO, H.: Conversion of glycogen to sorbitol and glycerol in the diapause egg of the Bombyx silkworm.
Nature 18o, 6o6 /1957/.

27/ COOK, S.F.: The respiratory gas exchange in Termopsis nevadensis.
Biol. Bull. 63, 246 /1932/.

28/ DAVIS, J.G.- W.K. SLATER:
The aerobic and anaerobic metabolism of the common cockroach /Periplaneta orientalis/ I.
Biochem. Journ. 2o, 1167 /1926/.

29/ DAVIS, J.G.- W.K. SLATER:
The aerobic and anaerobic metabolism of the common cockroach /Periplaneta orientalis/ III.
Biochem. Journ. 22, 331 /1928/.

30/ DÉNES, G.- SZÉKELY M.:
Manometriás mérőmódszerek. p. 423. KOVÁCH A. /szerk./: A kisérleti orvostudomány vizsgáló módszerei. IV. köt. Bp. /1958/.

31/ DITMAN, L.P.- G.S. WEILAND:
The metabolism of the corn ear worm II. Glycogen and moisture.
Ann. Ent. Soc. Am. /Columbus/ 31, 578 /1938/.

32/ DUBACH, P.- F. SMITH- D. PRATT- C.M. STEWART:
Possible role of glycerol in the winter-hardines of insects.
Nature 184, 288 /1959/.

33/ DUDICH, E.: Állatföldrajz /Egységes jegyzet/ Felsőoktatási Jegyzetellátó Váll., Bp. /1953/.

34/ DUDICH, E.: Állatrendszertan /Egységes jegyzet/ Közoktatásügyi Jegyzetellátó Váll., Bp. /1954/.

35/ EDWARDS, G.A.: Respiratory mechanisms. p. 55. K.D. ROEDER: Insect physiology. J. Wiley & Sons, Inc., New York; Chapman & Hall, Limit., London /1953/.

36/ EDWARDS, G.A.: Respiratory metabolism. p. 96. K.D. ROEDER: Insect physiology. J. Wiley & Sons, Inc., New York; Chapman & Hall, Limit., London /1953/.

37/ EDWARDS, G.A.: Insect micromorphology. Ann. Rev. Ent. 5, 17 /1960/.

38/ FARKAS, K.: Beiträge zur Energetik der Ontogenese. III. Mitt. Über den Energieumsatz des Seidenspinners während der Entwicklung im Ei und während der Metamorphose. Pflüger's Arch. ges. Physiol. 98, 490 /1903/.

39/ FAULKNER, P.: Polyol dehydrogenase of the silkworm. Biochem. Journ. 68, 374 /1958/.

40/ GAARDER, T.: Über den Einfluss des Sauerstoffdruckes auf das Stoffwechsel. I. Nach Versuchen an Mehlurvenpuppen. Biochem. Z. 89, 48 /1918/.

41/ GERE, G.: Investigations into the laws governing the growth of Hyphantria cunea Drury caterpillars. Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 7, 43 /1957/.

42/ GERE, G.: Untersuchung und produktionsbiologische Bewertung der chemischen und gewichtsmässigen Veränderungen der Hyphantria cunea Drury während ihrer Umwandlung. Zool. Jahrb. Allg. Zool. Physiol. 66, 531 /1956/.

43/ GERE, G.: Productive biologic grouping of organisms and their role in ecological communities. Ann. Univ. Sci. Bp., Sectio Biol., 1, 61 /1957/.

44/ GILMOUR, D.: The anaerobic gaseous metabolism of the termite, Zootermopsis nevadensis Hagen. Journ. Cell. Comp. Physiol. 15, 331 /1940/.

45/ GILMOUR, D.: The anaerobic gaseous metabolism of the roach, Cryptocercus punctulatus Scudder. Biol. Bull. 79, 297 /1940/.

46/ GILMOUR, D.: Repayment of the anaerobic oxygen debt in grasshopper skeletal muscle. Biol. Bull. 80, 45 /1941/.

47/ GILMOUR, D.: Anaerobic metabolism in the larvae of Tenebrio molitor L. Gaseous metabolism and changes in glycogen, sugar, fat and lactic acid. Journ. Cell. Comp. Physiol. 18, 93 /1941/.

48/ GILMOUR, D.: The biochemistry of insects. Acad. Press, New York - London /1961/.

49/ HALVORSON, O.: Cryptobiotic stages in biology. p. 1. Proc. symp. on cryptobiotic stages in biological systems /5th Biol. Conf."Oholo", Izrael, 1960/. Elsevier Monogr., Biosc. S., Biol. Subser., Elsevier Publ. Comp., Amsterdam-London-New York-Princeton /1961/.

5o/ HANDLIRSCH, A.: Allgemeine Einleitung in die Naturgeschichte der Insecta. p. 4o3. W. KÜKENTHAL: Handbuch der Zoologie, IV.B. 1. H., Walter de Gruyter & Co., Berlin-Leipzig /1926-3o/.

51/ HARNISCH, O.: Versuch einer Analyse der Oxybiose wirbelloser Tiere.
Naturwiss. 29, 297 /1941/.

52/ HARNISCH, O.: Die Bedeutung der Säureabscheidung bei der Anaerobiose der Chironomus-Larven.
Naturwiss. 3o, 147 /1942/.

53/ HARNISCH, O.: Zum anaeroben Glykogenabbau wirbelloser Tiere.
Biol. Zbl. 66, 179 /1947/.

54/ HARVEY, W.R.: Metabolic aspects of insect diapause.
Ann. Rev. Ent. 7, 57 /1962/.

55/ HELLER, J.: Chemische Untersuchungen über die Metamorphose der Insekten III. Über die "subitane" und "latente" Entwicklung.
Biochem. Z. 169, /1926/.

56/ HELLER, J.: Quantitative Studien über die Erbfaktoren der Stoffwechselgrösse bei den Schmetterlingspuppen.
Biol. Zbl. 51, 259 /1931/.

57/ HENSON, H.: The theoretical aspect of insect metamorphosis.
Biol. Rev. 21, 1 /1946/.

58/ HERING, M.: Biologie der Schmetterlinge.
Verl. J. Springer, Berlin /1926/.

59/ HUMPHREY, G.F.: Invertebrate glycolysis.
Journ. Cell. Comp. Physiol. 34, 323
/1949/.

6o/ HUMPHREY, G.F.- L. SIGGINS:
Glycolysis in the wing muscle of the
grasshopper, Locusta migratoria.
Aust. Journ. Exp. Biol. Med. Sci,
27, 353 /1949/.

61/ HÜSING, J.O.: Die Metamorphose der Insekten.
Neue Brehm Bücherei H.62. Akad. Verlagsges.
Geest & Portig K.G. Leipzig /1952/.

62/ IMMS, A.D.: A general textbook of entomology.
/7th Ed./ Methuen & Co. Ltd., London
/1948/.

63/ ISSEKUTZ, L.: Uj lepkefaj a magyar faunában: a fehér
medveszövőlepke: Hyphantria textor Harr.
Rovartani Közl. /Folia Ent. Hung., S.N./
1, 86 /1946/.

64/ JASIČ, J.: Vplyv ekologickych faktorov na vznik
diapauzy kukiel spriadaca amerického
/Hyphantria cunea Drury/
Práce Lab. Ochr. Rast., Vydav. Slov.
Akad. Vied, Bratislava /1962/.

65/ JASIČ, J.- V. MACKO:
Some results of experimental study of fall webworm /Hyphantria cunea Drury/ /Lepidoptera: Arctiidae/ ecology.
Biol. Práce, Ed. S. Biol. Vied Slov. Akad. VII/9, Vydav. Slov. Akad Vied, Bratislava /1961/.

66/ JANDA, V.- V. KOCIAN:
Über den Sauerstoffverbrauch der Puppen von Tenebrio molitor L.
Zool. Jahrb. Allg. Zool. Physiol. 52, 561 /1932-33/.

67/ KEILIN, D.: The problem of anabiosis or latent life: history and current concept /The Leeuwenhoek Lecture/.
Proc. Roy. Soc. /London/ 150, 149 /1959/.

68/ KEMNITZ, G.A.: Untersuchungen über den Stoffbestand und Stoffwecksel der Larven von Gastrophilus equi /Clark/, nebst Bemerkungen über den Stoffbestand der Larven von Chironomus /spec.?/ L. /Physiologisches Teil/.
Z. Biol. 67, 129 /1917/.

69/ KLOOT, W.G. /Van der/:
Neurosecretion in insects.
Ann. Rev. Ent. 5, 35 /1960/.

70/ KONOK, I.: Adatok a rovarok bábstádiumának anyagcseréjét jellemző U-görbék értékeléséhez.
Ann. Inst. Biol. /Tihany/ Hung. Acad.Sci. 24 /1955-56/, 35 /1957/.

71/ KOSTOJANC, H.Sz.: Az összehasonlitó élettan alapjai. Akad. Kiadó, Bp. /1955/.
/H.Sz. Kostojanc: Asznovü szravnyityelnoj fiziologii Izd. Akad. Nauk. Sz. Se. Sz. R., Moszkva-Leningrád, 1957./

72/ KOZSANCSIKOV, I.: Rolj beszkiszlorodnoj processzov v licsinocsnoj diapauze nyekotorük predsztávityelej Pyralidae. Dokl. Akad. Nauk. Sz.Sz.Sz.R. N.S. 2, 322 /1935/.

73/ KOZHANTSHIKOV, I.: Physiological conditions of cold-hardiness in insects. Bull. Ent. Res. 29, 253 /1938/.

74/ KOZHANTSHIKOV, I.+ E. MASLOWA: Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. IV. Über die Totalmenge des verbrauchten Sauerstoffs während der Puppenmetamorphose. Zool. Jahrb. Allg. Zool. Physiol. 55, 219 /1935/.

75/ KUBISTA, V.: Accumulation of a stable phosphorus compound in glycolysing insect muscle. Nature 180, 549 /1957/.

76/ KUBISTA, V.: Anaerobe Glykolyse in den Insekten-muskeln. Biochem. Z. 330, 315 /1958/.

77/ KURSZANOV, A.L.- E.I. VISZKREBENCEVA: Gázobmen palasztnoj zsidkosztyi tutavovo selkoprjáda v period razvityijá kukolki. Biohimijá 18, 363 /1953/.

78/ KUZNYECOV, N.A.: Asznovü fiziologii naszekomüh. Izd. Akad. Nauk. Sz.Sz.Sz.R., Moszkva-Leningrád /1953/.

79/ LARDY, H.A.- H. WELLMAN: Oxidative phosphorylations: Role of inorganic phosphate and acceptor systems in control of metabolic rates. Journ. Biol. Chem. 195, 215 /1952/.

8o/ LEES, A.D.: The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge Monogr. Exp. Biol. No 4., Univ. Press, Cambridge /1955/.

81/ LEES, A.D.: Insect diapause in relation to the environment. p. 12o. The endocrinology and biochemistry of insect diapause. p. 132. Proc. symp. on cryptobiotic stages in biological systems /5th Biol. Conf. "Oholo", Izrael, 196o/. Elsevier Monogr., Biosc. S., Biol. Subser., Elsevier Publ. Comp., Amsterdam-London-New York-Princeton /1961/.

82/ LEVENBOOK, L.: The composition of horse bot fly /Gastrophilus intestinalis/ larva blood. Biochem. Yourn. 47, 336 /195o/.

83/ LEVY, R.J.- H.A. SCHNEIDERMAN: An experimental solution to the paradox of diocontinous respiration in insects. Nature, 182, 491 /1958/.

84/ NAGY, B.- REICHART, G.- UBRIZSY, G.:
Amerikai fehér szövőlepke /Hyphantria cunea Drury/ Magyarországon.
Növényvédelmi Kut. Int. Kiadványai. 1.sz.
Mezőgazd. Kiadó, Bp. /1953/.

85/ NEEDHAM, D.M.: The chemical changes during the metamorphosis of insects.
Biol. Rev. 4, 3o7 /1929/.

86/ NOVÁK, V.J.A.: Insektenhormone.
Naklad. Ceskoslov. Akad. Věd, Prag /1959/.

87/ NOVÁK, V.J.A.: Juvenile hormone and morphogenesis.
XI. Internat. Kongr. Ent. /Vienna/,.
Verhandlungen, 1, 371 /196o/.

88/ PAPPENHEIMER, A.M.- C.M. WILLIAMS:
The properties of cytochrome-e in the Cecropia silkworm.
Anat. Rec. 117, /1953/.

89/ PFLUGFELDER, O.: Entwicklungsphysiologie der Insekten.
Akad. Verlagsges. Geest & Portig, Leipzig /1958/.

9o/ PFLUGFELDER, O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere.
Veb. G. Fischer Verlag, Jena /1962/.

91/ PORTE, E.M. /Du/: The origin and evolution of the pupa.
Canad. Ent. 9o, 436 /1958/.

92/ ROEDER, K.D.: Insect physiology.
J. Wiley & Sons, Inc., New York;
Chapman & Hall, Limit., London /1953/.

93/ SACKTOR, B.: A biochemical basis of flight muscle activity.
Proc. IVth Int. Congr. Biochem.
/Vienna, 1958/. 12, 138 /1959/.

94/ SACKTOR, B.- D.G. COCHRAN:
DPN-specific α-glycerophosphate dehydrogenase in insect flight muscle.
Biochim. Biophys. Acta 25, 649 /1957/.

95/ SALT, R.W.: Natural occurence of glycerol in insects and its relation to their ability to survive freezing.
Canad. Ent. 89, 491 /1957/.

96/ SALT, R.W.: Role of glycerol in producing abnormally low supercooling and freezing points in an insect, Bracon cephi /Gahan/.
Nature 181, 1281 /1958/.

97/ SALT, R.W.: Role of glycerol in the cold-hardening of Bracon cephi /Gahan/.
Canad. J. Zool. 37, 59 /1959/.

98/ SALT, R.W.: Principles of insect cold-hardiness.
Ann. Rev. Ent. 6, 55 /1961/.

99/ SANBORN, R.C.: Pyridine nucleotides and flavin compounds in the adult development of Cecropia silk-moth.
Anat. Rec. 113, 562 /1952/.

1oo/ SCHNEIDERMAN, H.A.:
The discontinuous release of carbon dioxide by diapausing pupal insects.
Anat. Rec. 117, 54o /1953/.

1o1/ SCHNEIDERMAN, H.A.- W.E. BECKEL:
The coordination and control of spiracular valves in relation to discontinuous release of carbon dioxide by diapausing pupal insects.
Anat. Rec. 12o, 73o /1954/.

1o2/ SCHNEIDERMAN, H.A.- C.M. WILLIAMS:
The terminal oxidases in diapausing and non-diapausing insects.
Anat. Rec. 113, 561 /1952/.

1o3/ SCHNEIDERMAN, H.A.- C.M. WILLIAMS:
Metabolic effect of localized injury to the integument of the Cecropia silkworm.
Anat. Rec. 117, 64o /1953/.

1o4/ SCHWANN, H.: Beitrag zur Kenntnis der Atmung holometaboler Insekten während der Metamorphose.
Ark. Zool. 32 A, 1 /194o/.

1o5/ SCSEGOLEV, V.N.: Mezőgazdasági rovartan.
Akad. Kiadó, Bp. /1951/.
/V.N. Scsegolev: Szelszkohozjajsztvennàja entomológijá
Szelhozgiz Izd., Moszkva, 1949./

1o6/ SHAPPIRIO, D.G.- C.M. WILLIAMS:
The cytochrome system of the Cecropia silkworm I. Spectroscopic studies of individual tissues.
Proc. Roy. Soc. /London/ B. 147, 218 /1957/.

1o7/ SHAPPIRIO, D.G.- C.M. WILLIAMS:
The cytochrome system of the Cecropia silkworm II. Spectrophotometric studies of oxidative enzyme systems in the wing epitheliam.
Proc. Roy. Soc. /London/ B.147, 233 /1957/.

1o8/ SLATER, W.K.: The aerobic and anaerobic metabolism of the common cockroach /Periplanta orientalis/ II.
Biochem. J. 21, 198 /1927/.

1o9/ SLATER, W.K.: Anaerobic life in animals.
Biol. Rev. 3, 3o3 /1928/.

11o/ SMITH, R.D.- H.A. SCHNEIDERMAN:
The healing of epidermal wounds in diapausing pupae of the silkworm.
Anat. Rec. 12o, 724 /1954/.

111/ SOVEN, R.: Fiziológijá naszekomük.
Izd. Inoszt. Lit. Moszkva /1953/.
/R. Chauvin : Physiologie de l'insect W. Junk, Hague, 1949./

112//STRAUB, F.B.: Biokémia.
Medicina Könyvkiadó, Bp. /1958/.

113/ SURÁNYI, P.: A fehér medveszövőlepke és életmódja.
Rovartani Közl. /Folia Ent. Hung., S.N./ 1, 87 /1946/.

114/ SURÁNYI, P.: Uj kártevő, a Hyphantria cunea /Drury/.
Agrártud. Szemle, 1, 22o /1947/.

115/ SZALAY-MARZSÓ, L.:
Az amerikai fehér szövőlepke /Hyphantria cunea Drury/ tápnövényei és életképessége közötti összefüggések vizsgálata.
Magy. Tud. Akad. Agrártud. Oszt. Közl. 8, 45 /1955/.

116/ SZISZAKJÁN, H.M.- E.B. KUVAJEVA:
Obmen veseszmo polosztnoj zsidkosztyi tutavovo selkoprjága v processze metamorfóza.
Biohimijá. 18, 354 /1953/.

117/ SZMOLIN, A.H.: Foszfornüje szojegyinyijá v organizme dudavovo selkoprjága Antheraea pernyi G. na razlicsnüh sztadiják jevo razvityijá.
Biohimijá. 17, 61 /1952/.

118/ UBRIZSY, G.- REICHART, G.:
Termesztett növényeink védelme.
Mezőgazd. Kiadó, Bp. /1958/.

119/ USATINSZKÁJA, R.Sz.:
Asznovü holodosztojkosztyi naszekomük.
Izd. Akad. Nauk. Sz.Sz.Sz.R. Moszkva, /1957/.

12o/ WEBER, H.: Lehrbuch der Entomologie.
Verl. G. Fischer, Jena /1933/.

121/ WEINLAND, E.: Über den anaeroben /anoxybiotischen/ Abschnitt der intermediären chemischen Prozesse in den Puppen von Calliphora.
Z. Biol. 48, 87 /19o6/.

122/ WEINLAND, E.: Über die Stoffumsetzungen während der Metamorphose der Fleischfliege /Calliphora vomitoria/.
Z. Biol. 47, 186 /19o6/.

123/ WEINLAND, E.: Weitere Beobachtungen an Calliphora II. Über das Verhalten der Kohlenhydrate im Brei der Puppen /und Larven/.
Z. Biol. 49, 421 /19o7/.

124/ WEINLAND, E.: Weitere Beobachtungen an Calliphora III. Über die Beziehung der Vorgänge am Fett und an den Kohlenhydraten zueinander und zu dritten Stoffen.
Z. Biol. 49, 466 /19o7/.

125/ WEINLAND, E.: Weitere Beobachtungen an Calliphora IV. Über chemische Momente bei der Metamorphose /und Entwicklung/.
Z. Biol. 49, 48o /19o7/.

126/ WEINLAND, E.: Über das Verhalten des Fettes im Presssaft der Larven und Puppen und im Brei der Puppen /Weitere Beobachtungen an Calliphora Nr.7/.
Z. Biol. 52, 43o /19o9/.

127/ WEINLAND, E.: Weitere Beobachtungen an Calliphora I. Das Verhalten des Petrolätherextraktes im Puppenbrei.
Z. Biol. 49, 351 /19o7/.

128/ WIGGLESWORTH, V.B.:
Insect physiology. Methuen's Monogr. Biol. Subj., Methuen & Co. LTD., London; J. Wiley & Sons, Inc., New York /195o/.

129/ WIGGLESWORTH, V.B.:
The physiology of insect metamorphosis. Cambridge Monogr. Exp. Biol. No. 1., Univ. Press /1954/.

13o/ WIGGLESWORTH, V.B.:
The endocrine chain in an insect. Nature, 175, 338 /1955/.

131/ WIGGLESWORTH, V.B.:
The tracheae and tracheoles of insects. XI. Int. Kongr. Ent. /Wien/ Verh. 1, 626 /196o/.

132/ WILLIAMS, C.M.: The metamorphosis of insects. Scient. Amer. 182, 24 /195o/.

133/ WILLIAMS, C.M.: Cytochromo-e in individual tissues of the Cecropia silkwoun. Anat. Rec. 117, 542 /1953/.

134/ WYATT, G.R.: The metabolic control of insect development. A symp. on the chem. basis of devel. Ed.: W.D. Mc Elroy - B. Glass, J. Hopkins Press, Baltimore /1958/.

135/ WYATT, G.R.: Phosphorus compounds in insect development. Proc. IV th. Int. Congr. Biochem. /Vienna, 1958/, 12, 161 /1959/.

136/ WYATT, G.R.- G.F. KALF:
The chemistry of insect hemolymph
II. Trehalose and other carbohydrates.
Journ. Gen. Physiol. 4o, 833 /1957/.

137/ WYATT, G.R.- W.L. MEYER:
The chemistry of insect hemolymph
III. Glycerol.
Journ. Gen. Physiol. 42, 1oo5 /1959/.

138/ WYATT, G.R.- W.L. MEYER- R. KROPF:
Organic phosphates and glycerol in
blood of the cecropia silkworm.
Fed. Proc. 17, 34o /1958/.

139/ ZEBE, H.- A. DELBRUECK- Th. BÜCHER:
Glycerophosphat-dehydrogenase unter
zellphysiologischen Aspekten.
Angew. Chem. 69, 65 /1957/.

14o/ ZEBE, E.C.- W.H.Mc SHAN:
Lactic and α-glycerophosphate
dehydrogenase in insects.
Journ. Gen. Physiol. 4o, 779 /1957/.

O_2-FOGYASZTÁS µl/h/100 mg szárazanyag				O_2-FOGYASZTÁS HÁNY %-RA CSÖKKENT	
KONTROLL		KISÉRLETI			
előtte	utána	előtte	utána	kontroll	kisérleti
25,7	12,2	18,3	8,4	47,5	45,9
36,6	18,3	26,7	11,5	50,0	43,1
51,8	29,7	20,5	12,0	57,3	58,5

1. táblázat

CO_2 HATÁSÁNAK IDŐTARTAMA perc	MÉRÉS IDŐPONTJA	O_2-FOGYASZTÁS µl/h/100 mg élősúly		O_2-FOGYASZTÁS NÖVEKEDÉSÉNEK FOKA
		KONTROLL	KISÉRLETI	
30	előtte	20,0	19,1	2,8
	utána	19,5	52,7	
45	előtte	17,6	19,1	2,4
	utána	17,2	46,6	
60	előtte	14,2	15,7	3,0
	utána	22,8	47,7	
75	előtte	24,2	20,8	2,9
	utána	23,0	59,7	
90	előtte	27,1	24,0	2,1
	utána	26,2	50,3	

2. táblázat

MÉRÉS IDŐPONTJA	MÉRÉS HÁNYADIK 5 PERCE	O_2-FOGYASZTÁS ml/h/100 mg élősúly				
		30 perc CO_2-hatás	45 perc CO_2-hatás	60 perc CO_2-hatás	75 perc CO_2-hatás	90 perc CO_2-hatás
CO_2-HATÁSA ELŐTT		19,1	19,1	15,7	20,8	24,0
CO_2-HATÁSA UTÁN	1.	78,4	73,9	91,3	97,0	75,0
	2.	68,7	60,4	51,8	77,9	64,8
	3.	45,4	38,6	36,3	48,7	48,0
	4.	42,1	32,6	34,0	37,3	35,9
	5.	34,1	27,8	25,1	35,4	33,0

3. táblázat

MÉRÉS HÁNYADIK 5 PERCE	O_2-FOGYASZTÁS NÖVEKEDÉSÉNEK FOKA				
	30 perc CO_2-hatás	45 perc CO_2-hatás	60 perc CO_2-hatás	75 perc CO_2-hatás	90 perc CO_2-hatás
1.	4,1	3,9	5,8	4,7	3,1
2.	3,6	3,2	3,3	3,7	2,7
3.	2,3	2,0	2,3	2,3	2,0
4.	2,2	1,7	2,2	1,8	1,5
5.	1,8	1,4	1,6	1,7	1,4

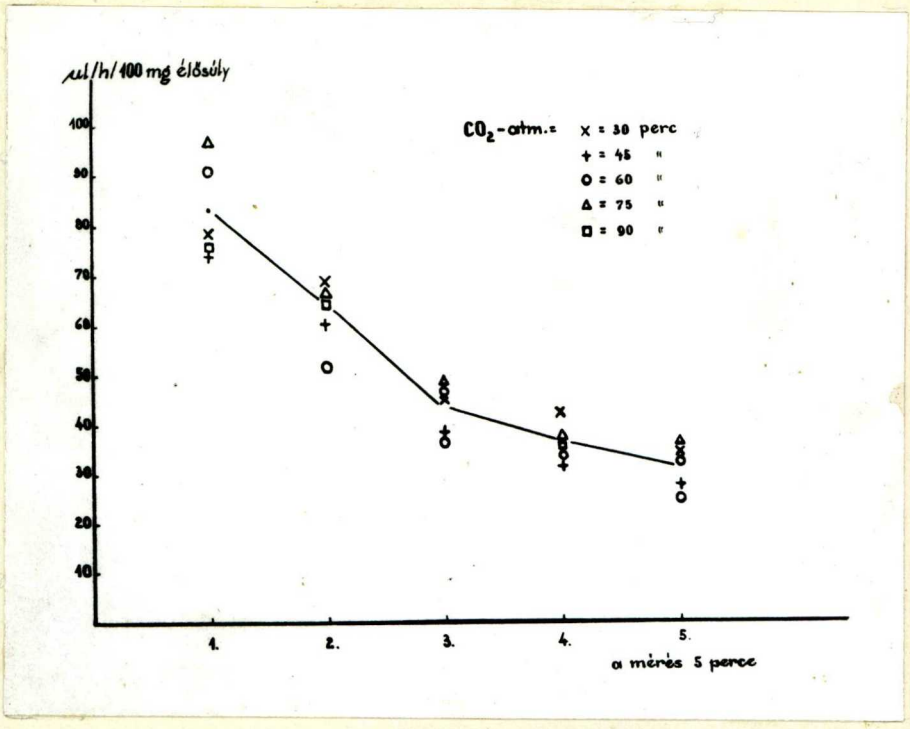
4. táblázat

ANAEROBIÓZIS IDŐTARTAMA óra	IVAR	O_2-FOGYASZTÁS µl/h/100 mg élősúly			
		KONTROLL		KISÉRLETI	
		előtte	utána	előtte	utána
0,5	♀	12,3	16,1	14,1	14,3
1	♀	—	—	14,5	9,8
1,5	♀	12,3	12,9	14,6	11,5
2	♀	14,9	17,5	12,8	14,0
3	♀	16,5	18,5	14,5	11,7
24	♂	19,4	20,8	20,1	17,0

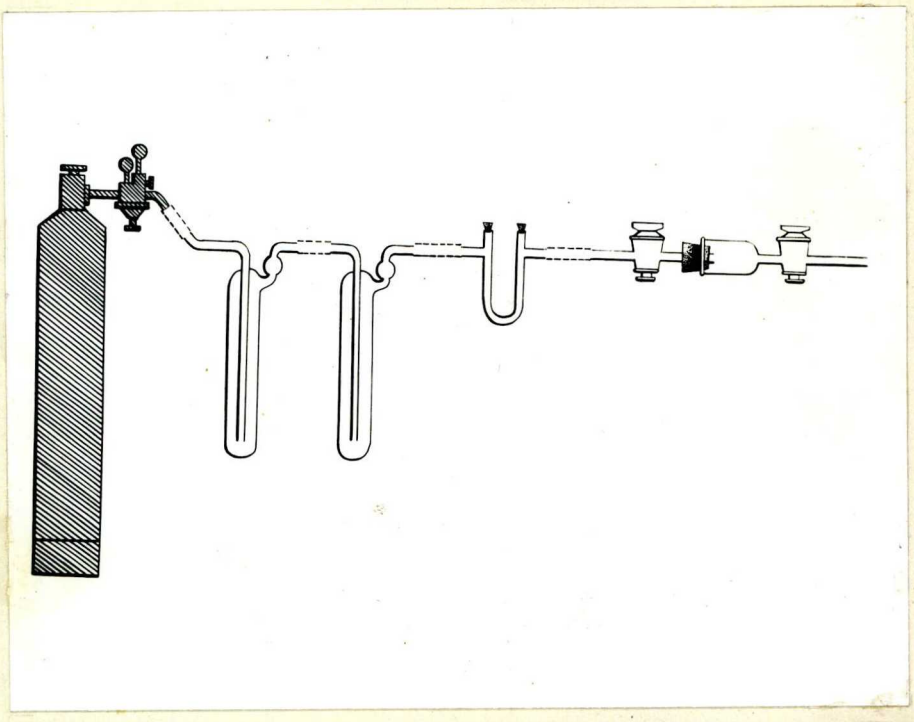
5. táblázat

ANAEROBIÓZIS IDŐTARTAMA nap	O_2-FOGYASZTÁS µl/h/100mg élősúly							
	♂				♀			
	KONTROLL		KISÉRLETI		KONTROLL		KISÉRLETI	
	előtte	utána	előtte	utána	előtte	utána	előtte	utána
2	9,7	10,8	14,3	14,1	11,4	11,9	12,1	12,0
3	11,2	12,3	10,5	9,6	15,6	14,5	10,7	7,5
6	13,6	16,2	13,4	6,3	13,5	26,7	11,5	5,5

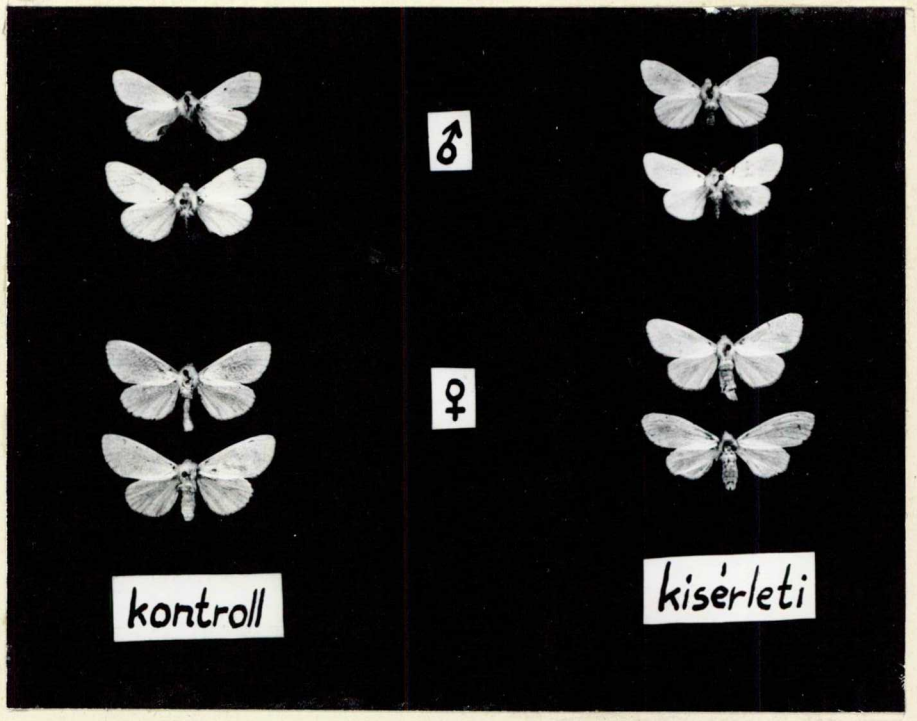
6. táblázat



1. grafikon



1. rajz



1. fénykép

József Attila Tudományegyetem Központi Könyvtára SZEGED