

УДК 595.773.4:578.084

Л. В. Карпенко

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК МУХИ КОМНАТНОЙ (*MUSCA DOMESTICA* L.) НА ЕЕ РАЗВИТИЕ И СОСТОЯНИЕ ЖИРОВОГО ТЕЛА

Работами ряда авторов была показана высокая экологическая пластичность мухи комнатной (*Musca domestica* L.). Одним из важных экологических преимуществ мух является способность их по мере уменьшения количества пищи, возникающего вследствие недоступности ее или роста плотности популяции, сокращать сроки развития и снижать вес личинок и образовавшихся куколок (Кузина, 1936; Дербенева-Ухова, 1952; Лоу, 1964; Скуф, 1964; Наурт, 1968 и др.). Это свойство мухи комнатной имеет решающее значение при конкуренции с более крупными личинками мух других видов. Вследствие ожесточенной конкуренции — самого обычного явления в жизни синантропных мух — личинки нередко испытывают недостаток пищи (Владимирова, Смирнов, 1938). Уменьшение веса куколок возможно до известного предела, в среднем до 4,4 мг (Кузина, 1936). Карликовые имаго, вылетающие из мелких куколок, в природе встречаются часто. Мелкие самки мух в состоянии компенсировать недостаток личиночного питания полноценным питанием на имагинальной фазе (Царичкова, Карпенко, 1973) и откладывать яйца, хотя и в меньшем количестве (Ежиков, 1922; Кузина, 1936). Дефицит пищи влияет не только на размер личинок, куколок и имаго мухи комнатной, но и на число выживших мух (Владимирова, Смирнов, 1938; Лоу, 1964 и др.). Известно также, что голодание личинок мух вызывает изменения строения и величины тех или иных органов имаго (Кузин, 1927; Webber, 1955).

Целью наших исследований было выяснение следующих вопросов: 1) последствия голодания личинок младших возрастов; 2) возможность завершения развития истощенными голодом личинками; 3) влияние голодания личинок третьего возраста на метаморфоз. Для лучшего понимания физиологических механизмов, позволяющих мухе комнатной адаптироваться к недостатку питания на преимагинальной фазе, наряду с такими показателями как продолжительность личиночного развития, выживаемость личинок и вес куколок, мы исследовали также состояние жирового тела — высокоспециализированной внутренней ткани, связанной с обменом веществ.

Результаты гистологического и гистохимического изучения состояния жирового тела нормальных личинок, куколок и имаго мухи комнатной, изменения, происходящие в нем при различных условиях питания, а также методы гистологической обработки материала описаны нами ранее (Карпенко, 1972, 1973, 1975).

Опыты проводили с лабораторной культурой *M. domestica* в термостатах при 28° С. Личинок выращивали в литровых химических стаканах на древесных опилках с говяжьим мясом. Так как качество мяса регулировать трудно, то для изучения влияния голодания на развитие личинок

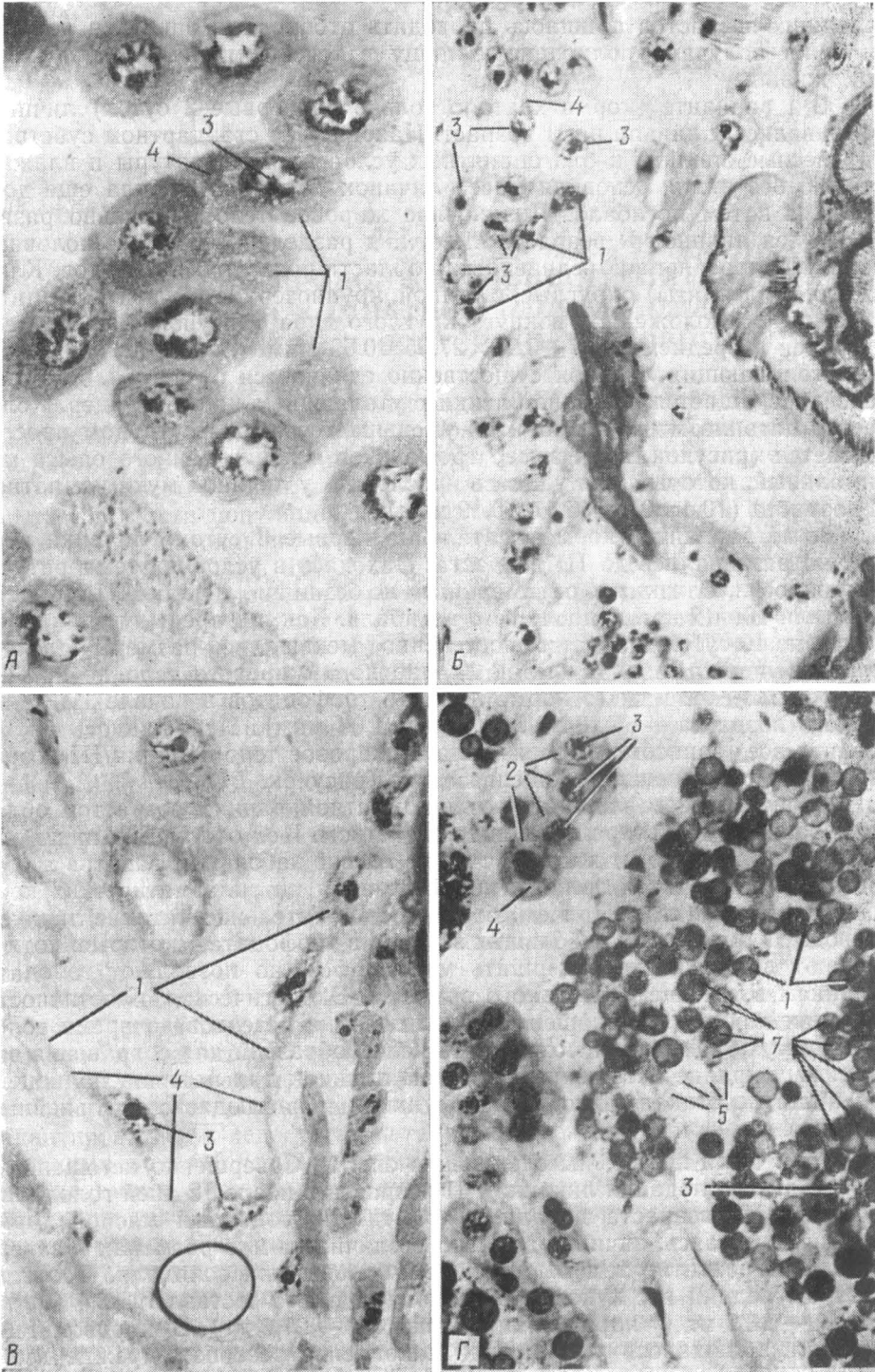
младших возрастов пришлось проводить отборочные опыты, в которых личинки получали полноценную пищу в течение первых 2 или 3 суток жизни.

В I варианте (корма хватало только на первые 2 суток) личинки развивались и линяли на II возраст. Находясь на стандартном субстрате (древесные опилки) в благоприятных условиях температуры и влажности, но без пищи, основная масса личинок II возраста жила еще до 6 суток, а затем погибала. Личиночное жировое тело нормально развивающихся личинок II возраста имеет вид разделенных на две половины лопастей, дорсально объединенных в области последних сегментов. Клетки его (трофоциты) округлые, с темной, крупнозернистой, пенистой цитоплазмой, расположенной вокруг округлого ядра (рисунок, А). Диаметр их равен в среднем $34,37 \pm 0,96 \times 27,35 \pm 0,69$ мкм. Состояние жирового тела голодающих личинок существенно отличается от нормы. Жировое тело превращается в тонкие пленки с утолщением на месте ядер. Количество цитоплазмы в трофоцитах уменьшается, и она с трудом прослеживается (рисунок, Б). Размер трофоцитов в конце данного опыта минимальный, который нам удалось проследить у личинки мухи комнатной II возраста ($10,4 \pm 0,25 \times 6,57 \pm 0,19$ мкм).

Во II варианте (корма хватало на первые 3 суток) личинки нормально развивались до III возраста. Находясь в условиях температуры и влажности, близких к оптимальным, но без пищи, личинки III возраста голодали 10—12 суток, после чего погибали. Как и в предыдущем опыте, в течение 10 суток голодания постепенно уменьшались размеры тела личинок, величина ядер и клеток личиночного жирового тела до $20,33 \pm 0,2 \times 11,33 \pm 0,2$ мкм (в норме диаметр трофоцитов в начале III личиночного возраста — $58,10 \pm 0,77 \times 43,03 \pm 1,09$ мкм). Наблюдалось расхождение всех запасов жирового тела, и жировое тело личинки III возраста имело совершенно истощенный вид (рисунок, В).

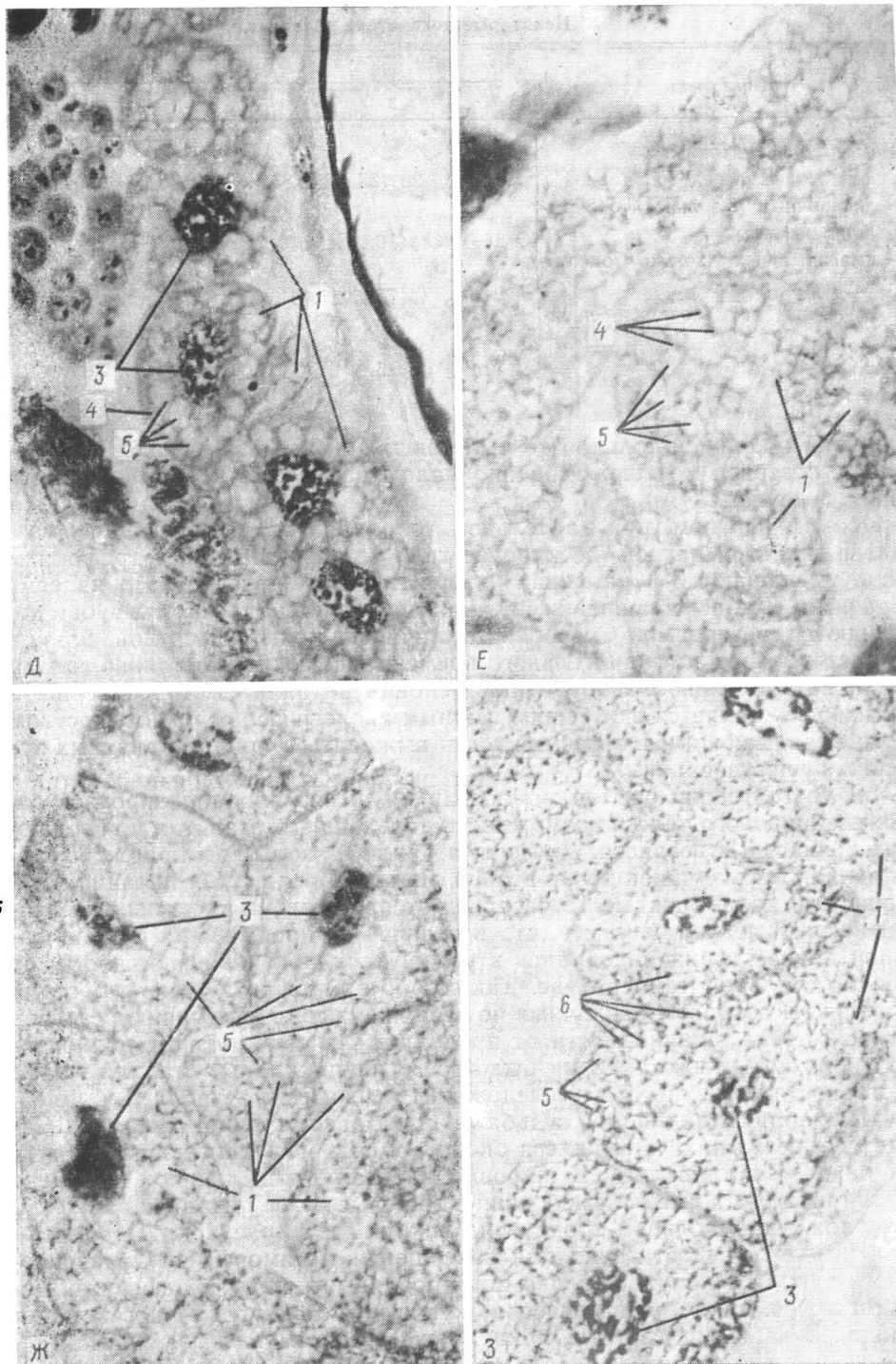
Таким образом, личинки мухи комнатной ранних возрастов обладают важным для сохранения вида свойством. При отсутствии пищи они некоторое время могут жить за счет не только небольших запасов жирового тела, но и почти полного использования цитоплазматических компонентов трофоцитов. Причем, более продолжительное питание личинок приводит к образованию больших запасов в трофоцитах, которые, хотя и не дают возможности завершить метаморфоз, но позволяют голодать личинкам в течение длительного времени. Экологическая пластичность младших личинок в отношении использования резервов во время голодания у мухи комнатной может быть целесообразной для сохранения вида, т. к. у крайне истощенных голодом личинок при наличии полноценной пищи восстанавливаются все функции и наблюдается дальнейшее развитие.

Нами были проведены следующие опыты. Совершенно истощенным после 6 дней голодания личинкам II возраста и после 12 дней голодания личинкам III возраста давали в избытке полноценный мясной корм. Энергично питаясь, личинки заметно увеличивались в размерах и завершали свое развитие тем быстрее, чем больше они голодали. Соответственно, средний вес куколок в первом варианте составлял 13,4 мг, во втором — 18,2 мг (у нормально питавшихся — 21,6 мг). В жировом теле личинок наблюдалось интенсивное накопление резервов, прежде всего жиров. Только за одни сутки питания мясом размер трофоцитов личинок второго возраста увеличивался больше, чем в 3 раза ($34,03 \pm 1,05 \times 26,4 \pm 0,82$ мкм). Затем в клетках появлялся гликоген. У предкуколок и куколок образуются белково-гликогенные и жиरो-белково-гликогенные комплексы. Но по сравнению с нормой в личиночных трофоцитах пред-



Клетки жирового тела мухи

А — нормально питающаяся личинка II возраста; Б — голодавшая личинка II возраста; В — питающаяся 3 суток; Д — личинка III возраста, питающаяся 3 суток; Е — личинка II возраста, питающаяся 4,5 суток; 1 — личиночные трофоциты; 2 — имажинальные трофоциты; 3 — ядро; гликогенные гранулы



комнатной (ок. 7, об. 40):

голодавшая личинка начала III возраста; Г — только что окрылившаяся самка из личинки, питавшаяся 3,5 суток; Ж — личинка III возраста, питавшаяся 4 суток; З — личинка III возраста; 4 — цитоплазма; 5 — жировые вакуоли; 6 — белково-гликогенные гранулы; 7 — жирно-белково-

Некоторые показатели развития мух и состояния их жирового

Показатель	Продолжительность	
	3	3,5
Размер трофоцитов, мкм		
личиночных перед голодовкой	$54,9 \pm 1,20 \times 33,89 \pm 0,83$	$60,78 \pm 1,69 \times 49,28 \pm 1,06$
личиночных у только что окры- лившихся самок	—	$38,17 \pm 1,37 \times 30,0 \pm 1,01$
имагинальных у только что окры- лившихся самок	—	$12,12 \pm 0,23 \times 8,29 \pm 0,27$
Количество окуклившихся личи- нок, %	12	75,5
Вес куколок, мг	5,5	7,65

куколок, куколок и только что вылетевших имаго жиробелково-гликогенных резервов меньше. Особенно мало их у мух из первого варианта опыта (рисунок, Г).

Таким образом, при длительном голодании личинок младших возрастов мухи комнатной их жировое тело не разрушается, а трофоциты лишь уменьшаются в размерах и теряют все резервы, но это явление обратимо. При возобновлении питания личиночные трофоциты вновь пополняются резервами. Способность личинок мухи комнатной ранних возрастов в течение значительного времени переносить состояние голода и при наступлении благоприятных условий питания быстро завершать метаморфоз является еще одним важным экологическим преимуществом этого вида, дающим ему возможность выживать в неблагоприятных условиях существования.

В другой серии опытов мы поставили целью проанализировать состояние жирового тела и возможность дальнейшего развития у голодающих личинок III возраста. Для опыта брали из культуры приблизительно одинаковых личинок после второй линьки. После суток питания в III возрасте и далее каждые 12 часов их отсаживали на прокаленный речной песок. Следует отметить, что в отличие от предыдущих опытов личинки данной серии находились в условиях пониженной влажности, но при оптимальной температуре. Таким образом было получено 5 серий личинок III возраста, различных по величине, весу и состоянию резервов жирового тела в зависимости от продолжительности питания полноценным кормом. В каждой серии было по 50 личинок, опыт ставили в трех повторностях. Результаты исследований приводятся в таблице.

Из таблицы видно, что судьба личинок разных серий различна. Самые мелкие из них, питавшиеся около 3 суток, погибали на песке, чуть большие — окукливались. В жировых клетках таких личинок в момент взятия их в опыт имеются небольшие жировые резервы в виде вакуолей, расположенных кольцом в один ряд вокруг ядра (рисунок, Д). Однако этих резервов недостаточно для завершения метаморфоза. Образовавшиеся куколки гибнут. Нередко они уродливы, вытянуты, изогнуты, менее овальные. Такие патологические куколки отличаются от нормальных и цветом. Чаще они светлые, яркие, реже — совсем темные. Самые мелкие из них весят всего 3,5—4,0 мг. 75,5% личинок из 2-й серии на 5-е сутки жизни дают мелких куколок весом 7,65 мг. Жировое тело взятых в опыт личинок развито еще очень слабо, но трофоциты крупнее, чем трофоциты личинок из 1-й серии; жировых вакуолей в них значительно больше (рисунок, Е). В цитоплазме есть гликоген. Этих запасов доста-

Таблица 1. Масса в зависимости от продолжительности питания личинок

питания, сутки		
4	4,5	5
$62,13 \pm 1,29 \times 51,03 \pm 1,11$	$73,34 \pm 2,02 \times 61,16 \pm 1,39$	$90,31 \pm 2,16 \times 70,09 \pm 1,3$
$42,12 \pm 1,63 \times 34,07 \pm 1,04$	$76,11 \pm 2,01 \times 52,17 \pm 1,29$	$100,03 \pm 2,37 \times 74,23 \pm 2,1$
$14,31 \pm 0,25 \times 10,23 \pm 0,25$	$18,91 \pm 0,67 \times 11,11 \pm 0,39$	$20,79 \pm 0,43 \times 12,44 \pm 0,3$
81,8	92,8	96,0
13,61	18,01	21,61

точно, чтобы завершить метаморфоз, из таких куколок вылетают карликовые мухи. В полости их тела совсем мало личиночных трофоцитов, они мелкие, в них остаются неиспользованными лишь единичные жиробелково-гликогенные гранулы. Имагинальное жировое тело еще не функционирует. В 3-й серии личинки питались 4 суток говяжьим мясом. Их личиночные трофоциты больше, цитоплазма клеток густо заполнена жировыми вакуолями и гликогеном (рисунок, Ж). На 6-е сутки жизни они превращаются в куколок со средним весом 13,61 мг. Из личинок из 4-й и 5-й серий, питавшихся полноценной пищей 4,5—5 суток, через трое суток после начала опыта выходили куколки весом соответственно 18,01 и 21,61 мг. Жировое тело взятых в опыт личинок мало отличается от такового нормальных, самостоятельно покинувших пищу личинок. В трофоцитах большие запасы жира и гликогена, в цитоплазме начинают возникать мелкие белково-гликогенные гранулы (рисунок, З).

Чем меньше питались личинки III возраста полноценной пищей, тем ниже вес образовавшихся куколок, меньше размер имаго и процент окуклившихся личинок. Уменьшение продолжительности питания личинок сказывается на состоянии личиночного и имагинального жирового тела куколок и вновь отродившихся имаго. Чем больше голодали личинки, тем менее развито жировое тело, тем меньше в нем резервов, особенно жиробелково-гликогенных.

Приведенные материалы о влиянии голодания личинок на развитие мухи комнатной вскрыли еще некоторые проявления экологической пластичности этого вида. Экономное использование резервов личинками ранних возрастов позволяет им некоторое время обходиться без пищи. При возобновлении питания все функции истощенного голодом организма восстанавливаются и личинки завершают развитие. Способность личинок ранних возрастов голодать и при наступлении благоприятных условий питания быстро завершать метаморфоз следует учитывать для построения правильной системы очистки мусора и отбросов. Другим важным проявлением пластичности вида является возможность быстрого завершения развития и образования мелких куколок при голодании личинок старшего возраста. Сравнительно быстрая гибель ранних личинок третьего возраста в последних опытах может быть объяснена значительно более низкой влажностью прокаленного речного песка по сравнению со стандартной средой.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Владимирова М. С., Смирнов Е. С. Внутривидовая и межвидовая конкуренция *Musca domestica* L. и *Phormia groenlandica* Zett.—Мед. паразитол. и паразит. болезни, 1938, 7, вып. 5, с. 755—777.
- Дербенева-Ухова В. П. Мухи и их эпидемиологическое значение. М., Медгиз, 1952.
- Ежиков И. И. Об анатомической изменчивости под прямым воздействием внешних условий.—Рус. зоол. журн., 1922, 3, вып. 1—2, с. 124—137.
- Карпенко Л. В. Развитие жирового тела у преимагинальных стадий мухи комнатной *Musca domestica* L. (Diptera, Muscidae).—Вестн. зоол., 1972, № 6, с. 19—25.
- Карпенко Л. В. Гистологическое и гистохимическое исследование жирового тела мухи комнатной *Musca domestica* L. (Diptera, Muscidae) в связи с созреванием яичников.—Вестн. зоол., 1973, № 3, с. 17—23.
- Карпенко Л. В. Влияние содержания мухи комнатной на различных субстратах на ее развитие и состояние жирового тела.—Вестн. зоол., 1975, № 3, с. 73—79.
- Кузин Б. С. О зависимости между продолжительностью питания личинок и размерами признаков у падальной мухи (*Calliphora vomitoria*).—Труды Гос. тимирязевск. н.-и. ин-та, 1927, разд. 4, вып. 11, с. 33—58.
- Кузина О. С. Плодовитость и преимагинальная смертность комнатной мухи (*Musca domestica* L.).—Мед. паразитол. и паразит. болезни, 1936, 5, вып. 3, с. 330—339.
- Лоу Б. Физические и технические условия лабораторного содержания колоний мускоидных мух.—Бюл. ВОЗ, 1964, 31, вып. 4, с. 546—550.
- Скуф Г. Лабораторные культуры *Musca*, *Fannia* и *Stomoxys*.—Бюл. ВОЗ, 1964, 31, вып. 4, с. 554—560.
- Царичкова Д. Б., Карпенко Л. В. Изучение способности к развитию гонад у карликовых самок некоторых видов комаров и мух.—Энтоม. обозр. 1973, 52, вып. 2, с. 260—266.
- Haupt A., Busvine J. R. The effect of overcrowding on the size of houseflies (*Musca domestica* L.).—Frans. Roy. Entomol. Soc. London, 1968, 120, N 15, p. 297—311.
- Webber L. G. The relationship between larval and adult size of the australian sheep blowfly *Lucilia cuprina* (Wied.).—Austral. J. Zool., 1955, 3, N 3, p. 346—353.

Киевский университет

Поступила в редакцию
1.XI 1974 г.

L. V. Karpenko

AN EFFECT OF *MUSCA DOMESTICA* L. LARVAE NUTRITION
DURATION ON ITS DEVELOPMENT AND STATE OF FATTY BODY

Summary

The young *Musca domestica* larvae may exist without food for a long time. At prolong fasting their fatty body is not destroyed, trophocytes became only many times as small in size, not only all reserves but even some cytoplasmic components of cells are consumed. When nutrition is resumed, trophocytes are again replenished by reserves and larvae quickly complete their metamorphosis forming dwarf imago. The possibility to complete rapidly the development and formation of small pupae during fasting of the elder larvae is one of the important manifestations of the species ecological plasticity.

State University,
Kiev