

УДК 595.772:591.11

О. В. Викторов-Набоков, Л. А. Корнеева, Л. В. Харченко, З. А. Малеванная

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛЕТОЧНОГО СОСТАВА ГЕМОЛИМФЫ КОМНАТНОЙ И СИНЕЙ ПАДАЛЬНОЙ МУХ

В числе критериев, используемых для прогнозирования численности и жизнеспособности популяций комнатной (*Musca domestica* L.) и синей падальной (*Calliphora vicina* R.-D.) мух, важное место занимает изучение качественных показателей гемолимфы. Хотя в отечественной и зарубежной литературе большое количество работ посвящено морфологии гемоцитов мух, данных по гемолимфе исследуемых нами видов немного, и они носят крайне разноречивый характер. Так, Рузевум (Rooseboom, 1937) считает, что у молодых личинок синей падальной мухи в гемолимфе находятся клетки с гомогенной цитоплазмой, а на предкуколичной стадии присутствует исключительно один тип клеток — слегка сферические, сильно забитые гранулами. В отличие от этого Арви (Arvy, 1953) утверждает, что в гемолимфе личинок *C. vicina* I возраста вообще нет свободных элементов и появляются они только у личинок II возраста; а в гемолимфе личинок *M. domestica* свободно плавающие элементы отсутствуют. По данным Кросли (Crosley, 1964), гемоциты у *C. vicina* появляются и достигают наибольшего количества только в фазе белой куколки.

Отсутствует также и единая классификация гемоцитов, попытки создания которой были сделаны еще Вейсманом (Weismann, 1864). Он установил в гемолимфе 2 типа сферических клеток, считая их воспроизводительными элементами. Последующие исследователи (Mercier, 1906, Rooseboom, 1937) различали 3 типа форменных элементов гемолимфы, в том числе фагоциты. По данным В. И. Заколоткиной (1959), в гемолимфе комнатной мухи содержится 4 типа клеток. В то же время Экссон (Akesson, 1953) и Кросли (1964) в гемолимфе *C. vicina* выделяют 7 типов клеток. Некоторые исследователи считают, что большинство лейкоцитов в гемолимфе каллифорид, содержащих многочисленные включения, вообще не классифицируются.

В последнее время большинство исследователей придерживается несколько видоизменной классификации Джонса (Jones, 1962), который выделяет 3 основные группы гемоцитов: 1) плазмоциты — не фагоцитирующие клетки без крупных гранул, 2) гранулярные гемоциты с мелкими или крупными гранулами, 3) сферулоидные гемоциты с крупными сферическими включениями.

Для исследования гемолимфы нами были использованы лабораторные культуры комнатной и синей падальной мух. Разводимых на отрубях с небольшой добавкой пищевого альбумина и на говяжьем мясе насекомых содержали при средней температуре $+25^{\circ}\text{C}$ и естественном световом дне. Для кормления взрослых мух использовали молоко и сахар. Морфологические исследования гемолимфы и классификацию ее форменных элементов проводили по методике М. И. Сиротиной (1965). Гемолимфу брали у личинок из спинного сосуда, у имаго — из ампутированной конечности. Проанализировано более 3000 препаратов гемолимфы обоих видов.

В гемолимфе комнатной и синей падальной мух обнаружено 6 типов форменных элементов (табл. 1).

Таблица 1

Основные параметры клеточных элементов гемолимфы
Musca domestica и *Calliphora vicina*

Тип клеток	<i>Musca domestica</i>					<i>Calliphora vicina</i>				
	Размер клетки		Размер ядра		$\frac{S \text{ ядра}}{S \text{ клетки}}$	Размер клетки		Размер ядра		$\frac{S \text{ ядра}}{S \text{ клетки}}$
	min	max	min	max		min	max	min	max	
Пролейкоциты	4,5	6,7	2,5	5,2	53,2±3,4	7,0	14,1	5,5	13,4	54,8±2,9
Макронуклеоциты	8,9	17,2	6,1	11,4	39,6±2,1	9,1	24,0	6,8	15,9	37,8±3,4
Микронуклеоциты	7,9	14,7	4,1	8,5	28,8±3,9	8,1	18,4	3,9	8,8	21,6±4,6
Трофические клетки	13,5	23,4	3,5	10,8	13,0±0,4	14,3	29,2	4,5	13,7	18,2±1,3
Фагоциты	9,4	22,6	4,2	10,7	25,2±2,7	8,7	25,9	4,1	15,2	25,4±3,0
Эноцитонды	10,3	29,7	4,9	10,3	15,4±1,5	14,5	52,2	7,0	23,6	21,9±1,4

Примечание: размеры клеток и ядра даны в микрометрах (мкм).

Таблица 2

Гемограммы (%) всех фаз метаморфоза *Musca domestica*

Фаза развития	Пролейкоциты	Макронуклеоциты	Трофические клетки		Микронуклеоциты	Эноцитонды	Фагоциты	Мертвые клетки
			с жировыми включениями	с белково-углеводными включениями				
Личинки I возраста	8	42,5	25,5	1	—	4	10	9
Личинки II возраста	6,2	58,3	11,1	—	—	4,2	4,2	16
Личинки III возраста	3,1	74,6	8,1	2	1,2	6,7	3,3	1
Предкуколка	—	8,7	85,8	3,3	—	1,1	1,1	—
Куколка	—	2,3	84,9	12,8	—	—	—	—
Имаго новорожденное	1	24,4	—	—	48,9	2,4	5,1	18,2

Пролейкоциты — мелкие, сферические, родоначальные клетки с рыхлым зернистым ядром. Размеры пролейкоцитов у обоих видов варьируют, причем у *C. vicina* гораздо больше, чем у *M. domestica*. Отношение площади ядра к площади клетки у этих элементов довольно велико.

Макронуклеоциты — более крупные, слегка овальные молодые клетки, представляют следующий этап развития пролейкоцитов. Их протоплазма окружает ядро толстым слоем и окрашивается по Гимза-Романовскому в фиолетовый цвет, но менее интенсивный, чем у родоначальных элементов. Размеры макронуклеоцитов так же переменны, как и размеры пролейкоцитов, однако отношение площади ядра к площади клетки у них заметно меньше.

При дальнейшем развитии в цитоплазме макронуклеоцитов происходит накопление запасных веществ, и они превращаются в трофические

Гемограммы (в %) всех фаз метаморфоза

Фаза развития	Пролейкоциты		Макронуклеоциты		Трофические клетки с включениями			
					жировыми		белково-углеводными	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Личинки I возраста	—	37,0	46,5	52,5	52,4	9,7	—	—
Личинки II возраста	36,2	50,5	40,1	33,0	3,9	3,5	—	2,5
Личинки III возраста	19,1	47,0	34,5	30,8	14,2	11,0	17,2	2,0
Предкуколка	12,3	20,8	28,0	40,5	10,0	30,0	43,0	4,8
Куколка								
начало первых суток	1	6,5	40,0	9,5	—	1,5	59,0	78,5
через 24 часа	—	—	8,0	5,0	4,0	—	87,4	93,0
Имаго новорожденное	23,0	19,8	17,0	13,6	20,0	23,8	23,0	24,6

Примечание: I — мухи, культивируемые на белковой среде, II — на углеводной среде.

элементы. Последние представляют собой крупные клетки с большим количеством жировых и белково-углеводных включений. Ядра у них небольшие, с незначительным количеством зерен хроматина. Размеры трофических клеток варьируют так же, как и размеры макронуклеоцитов, но в сравнении с последними отношение площади ядра к площади клетки у них значительно меньше.

Микронуклеоциты — округлые или слегка овальные клетки со светлой, ажурной, богатой вакуолями цитоплазмой и небольшим компактным ядром. Микронуклеоциты в среднем имеют почти такие же размеры как и макронуклеоциты, но с несколько меньшим соотношением площадей ядра и клетки.

Выделительные элементы гемолимфы у исследованных видов представлены энцитоидами. Это большие, слегка овальные клетки с резко ограниченными контурами. Структура цитоплазмы энцитоеидов мелкозернистая, окраска ее бывает от розово-сиреневой до темно-фиолетовой, ядро относительно небольшое. По размерам — это самые крупные клетки гемолимфы.

Фагоциты — сравнительно крупные защитные клетки с ажурной сетчатой цитоплазмой и большим количеством мелких однородных вакуолей. Ядра зернистые, рыхлые, занимают около 1/4 площади всей клетки. Величина фагоцитов у обоих видов приблизительно одинаковая.

Размеры гемоцитов *M. domestica* и *C. vicina*, как это уже отмечалось, существенно варьируют (табл. 1). Эта особенность наблюдается на всех фазах метаморфоза, вследствие чего средние величины клеток не имеют достоверных различий. Более или менее закономерное увеличение размеров наблюдается лишь у трофических клеток за счет накопления жировых и белково-углеводных резервов на фазах предкуколки и куколки. В целом наименьшими размерами и наибольшими величинами соотношений площадей ядра и клетки обладают генетически молодые гемоциты. В процессе развития происходит увеличение размера клетки и уменьшение указанного выше соотношения. Вместе с тем проведенные исследования показали, что качественный и количественный состав гемоцитов двух изученных видов мух существенно различен (табл. 2, 3). У *M. domestica* наиболее полный набор гемоцитов наблюдается у ли-

Таблица 3

Calliphora vicina

Микро­нуклеоциты		Эноцитойды		Фагоциты		Мертвые клетки	
I	II	I	II	I	II	I	II
—	—	—	0,8	1,1	—	—	—
—	—	8,7	3,0	4,0	—	7,1	7,5
—	—	5	4,8	—	2,6	10,0	1,8
—	—	0,5	0,5	1,2	0,4	5,0	2,0
—	1,0	—	—	—	—	—	2,0
—	—	0,6	2,0	—	—	—	—
6,4	7,2	1,8	2,0	8,2	3,2	0,6	5,8

чинок III возраста, а наименьший — у пупариев. Для имаго характерно отсутствие в гемолимфе трофических клеток, имеющих в гемолимфе мух этого вида на всех других фазах развития. Обязательным элементом для всех фаз развития являются макро­нуклеоциты. В клеточном составе гемолимфы *M. domestica* можно отметить следующие особенности, которые, как оказалось, не зависят от пищевого рациона. У личинок I возраста численно преобладают макро­нуклеоциты, других же форменных элементов значительно меньше. В процессе метаморфоза количество макро­нуклеоцитов резко возрастает, а число родоначальных клеток — пролейкоцитов — постепенно уменьшается (от I к III возрасту). На протяжении личиночных стадий количество трофических клеток незначительно. С переходом насекомого в фазу предкуколки их число резко возрастает (до 89,1%), в то время как количество макро­нуклеоцитов также резко снижается (до 8,7%). В фазе куколки количество трофических клеток составляет почти 100%. Гистолиз клеточных элементов у мухи комнатной наступает спустя 2 часа после окукливания.

Интересно отметить, что в гемолимфе новорожденных имаго имеется большое количество макро­нуклеоцитов, которые на других фазах развития встречаются довольно редко. С возрастом их количество уменьшается и возрастает количество макро­нуклеоцитов.

Качественный и количественный состав гемолимфы *C. vicina* в противоположность *M. domestica* существенно зависит от пищевого режима выращиваемых личинок (табл. 3). Наиболее полный набор клеточных элементов обнаружен в гемолимфе предкуколки и имаго, а наименьший — у личинок I возраста. Основными форменными элементами гемолимфы личинок I возраста, выращенных на мясе, являются макро­нуклеоциты и трофические клетки с жировыми включениями. Для личинок II возраста характерно преобладание генетически молодых элементов — пролейкоцитов и макро­нуклеоцитов. В гемолимфе личинок III возраста, по сравнению с предыдущими возрастными, впервые появляются трофические клетки с белково-углеводными включениями. В отличие от *M. domestica* количество их значительно возрастает на последующих фазах развития, достигая к концу первых суток куколического развития 87,4%. В то же время количество макро­нуклеоцитов снижается. Процесс лизиса

клеточных элементов гемолимфы мы наблюдали к концу первых суток после окукливания. В отличие от *M. domestica* в гемолимфе новорожденных мух *C. vicina* имеются клеточные элементы всех типов с преобладанием трофических клеток (43%) и пролейкоцитов (23%). Как и у предыдущего вида, обязательным элементом гемолимфы являются макро-нуклеоциты.

При развитии личинок мух *C. vicina* на отрубях количественный и качественный состав их гемолимфы изменяется. Если у личинок I возраста, выращенных на мясе, основными форменными элементами гемолимфы являлись макронуклеоциты и трофические клетки, т. е. более зрелые формы гемоцитов, то при питании отрубями значительное место занимают пролейкоциты и макронуклеоциты. В гемолимфе личинок II и III возраста также основными элементами являются генетически молодые клетки — пролейкоциты. И только на фазе предкуколки увеличивается количество трофических клеток. Гемолимфа имаго, отродившихся из личинок, выращенных на отрубях, практически ничем не отличается от гемолимфы мух, личинки которых питались мясом.

Различия в картине гемолимфы личинок *C. vicina*, выращенных на указанных пищевых субстратах, можно объяснить тем, что при переходе со специфического, богатого белками, корма к несвойственной им углеводной пище с незначительным количеством белка, развитие личинок задерживается на 2—3 дня, вследствие чего замедляется преобразование гемоцитов из молодых клеточных форм в более зрелые, накапливающие жировые и белково-углеводные включения.

В отличие от *C. vicina* полифаг *M. domestica* не так разборчива в выборе субстрата, и добавление к отрубям небольшого количества пищевого альбумина вполне компенсирует недостаток белка в углеводной диете.

Выводы

1. В гемолимфе *M. domestica* и *C. vicina* обнаружены 6 типов гемоцитов: пролейкоциты, макронуклеоциты, микронуклеоциты, трофические клетки, фагоциты и энцитойды.

2. Размеры гемоцитов у обоих видов мух существенно варьируют и не зависят от фазы метаморфоза, однако у *C. vicina* они в целом крупнее, чем у *M. domestica*. При этом выраженное в процентах отношение площади ядра к площади клетки у зрелых гемоцитов на всех фазах развития меньше, чем у молодых клеток.

3. Наиболее полным набором гемоцитов у *M. domestica* обладают личинки III возраста, а у *C. vicina* — предкуколка и имаго.

4. Недостаточное количество белкового корма в рационе личинок не влияет на гемограмму полифага *M. domestica* и существенно изменяет гемограмму сапрофага *C. vicina*.

5. В целом изменение картины гемолимфы в онтогенезе обоих исследованных видов синантропных мух подчинено одним и тем же общим закономерностям. Отдельные различия в качественном составе и числовых параметрах гемоцитов *M. domestica* и *C. vicina* являются, по-видимому, следствием их морфологических и экологических особенностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Заколодкина В. И. Изменение гемолимфы у комнатных мух после обработки их некоторыми хлоросодержащими и фосфорорганическими инсектицидами.— Труды Центрального науч.-исслед. дезинфекционного ин-та, 1959, № 11, с. 325—329.
- Сиротина М. И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. В кн.: Лесная промышленность, 1965, гл. 5, разд. 3, с. 384.

- Akesson B. Observations on the hemocytes during the metamorphosis of *Calliphora erythrocephala* (Meig.).— Arch. Zool., 1953, 6, N 12, p. 203—211.
- Arvy L. Contribution à l'étude de la leucopoïese chez quelques diptères.— Bull. Soc. Zool. France, 1953, 78, N 2—3, p. 158—171.
- Crosley A. C. S. An Experimental Analysis of the Origins and Physiology of Hemocytes in the Blue Blow-fly *Calliphora erythrocephala* (Meig.).— J. Exp. Zool., 1964, 157, N 3.
- Jones J. C. Current concepts concerning insect Hemocytes.— Amer. Zool., 1962, 2, p. 209—246.
- Mercier L. Les processus phagocytaires pendant le métamorphose Batrasiens anoures et des insectes.— Arch. zool. exp. et gén., 1906, 5, p. 1—151.
- Rooseboom M. Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certains insectes, avec quelques considérations générales.— Arch. Néerl. Zool., 1937, 2, p. 432—559.
- Weismann. Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen und *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*.— Z. Wiss. Zool., 1964, 14, S. 87—336.

Киевский университет

Поступила в редакцию
28.III 1975

O. V. Viktorov-Nabokov, L. A. Korneeva, L. V. Kharchenko, Z. A. Malevannaja

COMPARATIVE CHARACTERISTIC OF *MUSCA DOMESTICA* L.
AND *CALLIPHORA VICINA* R.D. HEMOLYMPH CELLULAR COMPOSITION

Summary

Six types of hemocytes were found in *Musca domestica* and *Calliphora vicina* hemolymph: proleucocytes, macronucleocytes, micronucleocytes, trophic cells, phagocytes and encytoids. *M. domestica* age III larvae and *C. vicina* *chrysalises* and *prechrysalises* possess the most complete set of hemocytes. In general the size of hemocytes of *C. vicina* is larger than that of *M. domestica*. Lack of protein food considerably changes the *C. vicina* hemolymph picture but does not effect the *M. domestica* hemolymph. Alterations in the hemolymph picture during ontogeny are similar for both species.

State University, Kiev