

**ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ  
ВЕЩЕСТВ ЛИЧИНКАМИ III СТАДИИ ПОДКОЖНОГО ОВОДА  
СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ**

**Н. И. Бороздина**

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера,  
Норильск

В процессе развития личинки подкожного овода северного оленя создают резерв энергетических веществ в виде углеводов, жиров и белков. Основным веществом, расходуемым во время линьки, является гликоген. Жир и белок в изученный период в теле личинок накапливаются постоянно.

Подкожный овод северных оленей (*Oedemagena tarandi* L.) в личиночной фазе паразитирует под их кожей, питаясь жидкими или растворенными тканями хозяина и частично кровью. Развиваясь в теле животного (около 10 мес.), личинки накапливают энергетические вещества, сведения о содержании и динамике накопления которых отрывочны (Гребельский, 1952). В задачу настоящей работы входило изучение содержания воды, сухого вещества, жира, гликогена, общего азота и белка в личинках конца II и III стадий, а также динамики этих показателей в процессе второй линьки.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Личинок собирали у быков-кастратов в стадах Потаповского опытного хозяйства научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера (Таймырский национальный округ, около 69° с. ш.). В апреле личинок добывали у убитых оленей, а в мае—июне выдавливали из-под кожи животных. Собранных личинок сразу же замораживали и хранили при температуре  $-10^{\circ}$  не более трех суток до начала исследований. Перед проведением анализов всех личинок взвешивали, определяли стадии развития и примерные сроки второй линьки.

Развитие и созревание личинок зависит от ряда причин: сроков заражения хозяина, длительности миграции, условий питания и т. д. (Грунин, 1962). В связи с этим время линьки личинок может быть растянуто. У быков, по нашим наблюдениям, большинство личинок переходит в III стадию в конце марта и первой половине апреля, при вскрытии оленей в это время имелись личинки как II, так и III стадий. В конце II стадии личинки имели цилиндрическую форму, небольшие размеры (длина тела 14.3 мм, ширина 6.5 мм) и вес 0.2—0.3 г. Личинки III стадии (вскоре после линьки) приняли яйцевидную форму (длина тела 17.5 мм, ширина 9.7 мм), были покрыты тонкой прозрачной кутикулой, весили 0.5—0.9 г, а более зрелые отличались сильно выпуклой брюшной стороной, плотной, желтоватой кутикулой и весом 1.3—1.5 г. В конце развития у личинок кутикула становилась жесткой, коричневой, вес увеличивался до 1.8 г.

Содержание воды и сухого вещества в личинках определяли весовым методом, жира — методом экстрагирования в аппарате Сокслета, гликогена — методом Зейфтера, общего азота — микрометодом Къельдаля,

а количество белка высчитывали по содержанию азота. Всего исследовано 318 личинок, из них II стадии в конце развития — 81, а III — 237.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Вода и сухое вещество. Содержание воды в организме насекомых различно, при этом личинки богаче водой, чем взрослые. В среднем содержание воды в тканях насекомых колеблется от 45 до 90% веса их тела (Кузнецов, 1948).

Относительное содержание воды у личинок конечного периода II стадии (табл. 1) составляет 84.3%, а за время линьки ее количество увеличивается на 8.1% ( $P < 0.001$ ). При этом средний вес личинок возрастал на 0.4934 г, абсолютное количество воды увеличивалось на 0.4764 г, а сухого вещества — только на 0.0170 г. Полученные данные показывают, что содержание воды и сухого вещества в личинках подкожного овода меняются не только в зависимости от стадии развития личинок, но и от физиологических процессов, происходящих в их организме.

Пройдя последнюю линьку, личинки III стадии интенсивно растут и накапливают питательные вещества. Если средний вес личинок в начале III стадии составляет 0.7293 г, то в конце развития он увеличивается более чем в 2 раза ( $P < 0.001$ ). В течение III стадии абсолютные показатели воды и сухого вещества резко возрастают, но разными темпами. Так, если содержание воды до 19-го мая увеличивалось в среднем в 1.92 раза, то сухого вещества — в 5—82 раза. Соответственно относительное содержание воды снизилось в 1.13 раза, а сухого вещества увеличилось в 2.47 раза.

Таблица 1

Содержание воды, сухого вещества, жира и гликогена в личинках подкожного овода северных оленей

Дата взятия материала	Стадия развития личинок	Количество исследованных личинок	Вес личинок (в г)	Вода		Сухое вещество		Жир		Гликоген	
				(в %)	(в г)	(в %)	(в г)	(в % к сухому веществу)	(в г)	(в мг%)	(в г)
8, 19-го апреля	II Начало III	51	0.2359 ± 0.0231 0.0769	84.28 ± 0.83 2.754	0.2003 ± 0.023 0.0702	15.72 ± 0.83 2.754	0.0356 ± 0.002 0.0081	20.87 ± 1.74 5.781	0.0074 ± 0.0007 0.0024	4418.5 ± 388.18 868.20	0.0084 ± 0.0008 0.0019
			0.7293 ± 0.0673 0.2430	92.39 ± 0.51 1.850	0.6767 ± 0.076 0.258	7.61 ± 0.51 1.850	0.0526 ± 0.001 0.0162	16.50 ± 0.76 2.750	0.0092 ± 0.0007 0.0027	324.5 ± 42.16 111.57	0.0022 ± 0.0003 0.0010
8-го апреля	III	28	1.4300 ± 0.0279 0.1312	90.54 ± 0.28 1.315	1.2940 ± 0.021 0.308	9.46 ± 0.28 1.315	0.1360 ± 0.005 0.0204	20.31 ± 0.67 3.149	0.0280 ± 0.0019 0.0090	—	
19-го апреля	III	24	1.3449 ± 0.0812 0.2380	89.88 ± 0.65 2.002	1.1969 ± 0.072 0.262	10.12 ± 0.65 2.002	0.1450 ± 0.015 0.0551	20.14 ± 0.45 1.379	0.0305 ± 0.0050 0.0182	856.65 ± 15.88 38.91	0.0137 ± 0.0011 0.0027
6-го мая	III	28	1.5363 ± 0.0314 0.1858	85.24 ± 0.43 2.589	1.3101 ± 0.026 0.132	14.76 ± 0.43 2.589	0.2262 ± 0.001 0.0580	28.40 ± 0.44 2.059	0.0665 ± 0.0037 0.0223		
19-го мая	III	25	1.6110 ± 0.0484 0.1936	81.15 ± 0.72 2.902	1.3047 ± 0.038 0.125	18.55 ± 0.72 2.902	0.3063 ± 0.016 0.0613	29.54 ± 0.50 2.000	0.0883 ± 0.0048 0.0193	435.17 ± 67.00 243.77	0.0070 ± 0.0011 0.0040
25-го июня	Конец III	30	1.8373 ± 0.422 0.7791	81.18 ± 0.28 1.249	1.4919 ± 0.015 0.202	18.82 ± 0.28 1.249	0.3512 ± 0.012 0.0590	25.10 ± 0.34 1.493	0.0865 ± 0.0025 0.0105	816.42 ± 31.71 140.80	0.0135 ± 0.0007 0.00314

Примечание. Здесь и в табл. 2 статистические показатели —  $M \pm m$ .

Ж и р. Основная часть пищи, поедаемой личинками, превращается в жиры, которые транспортируются гемолимфой и откладываются в клетках жирового тела. Энергоемкость и калорийность жиров вдвое выше, чем углеводов и белков. Поэтому животный организм делает энергетические запасы преимущественно из них. Часть запасенных личинками жиров сохраняется у взрослых оводов и продолжает служить энергетическим резервом до конца их жизни (Грунин, 1962).

Из табл. 1 видно, что относительное содержание жира в личинках подкожного овода значительно изменяется. К концу развития II стадии содержание жира в сыром веществе личинок составляет в среднем 3.2%, за время линьки оно снижается вдвое — до 1.5% ( $P=0.02$ ). Вскоре после линьки личинки III стадии начинают интенсивно накапливать жир. Если содержание жира из расчета на сухое вещество к концу III стадии (19-е мая) повышается до 29.5%, то на сырое вещество оно увеличивается в 4.72 раза ( $P < 0.001$ ). Абсолютное содержание жира при этом увеличивается в 9.5 раза (с 0.0092 до 0.0883 г).

Таким образом, относительное и абсолютное количество жира резко возрастает к концу III стадии. Во время линьки уменьшается только относительное его содержание. Перед выпадением личинки теряют часть жира. Возможно, это связано с некоторым его расходом на образование гликогена перед окукливанием.

Г л и к о г е н. Другим энергетическим веществом, накапливаемым личинками, является гликоген. Он синтезируется и накапливается в основном в клетках жирового тела. Углеводы — наиболее доступный источник энергии для большинства клеток (Гилмур, 1968).

Если жир является долговременным энергетическим запасом, то запас гликогена необходим для восполнения кратковременных энергетических затрат (метаморфоз, кратковременные голодовки и т. д.). При этом гликоген очень быстро расходуется. Бод (Baud, 1967) отмечает, что за два дня голодовки гусеницы *Bombyx mori* теряют до 90% гликогена, а Шмидт и Матур (Schmidt and Mathur, 1967) указывают на возможность расходования муравьями *Formica polyctena* во время метаморфоза до 93—97% углеводов.

В нашем опыте в процессе второй линьки в теле личинок было израсходовано 92.6% гликогена. При этом относительное содержание гликогена в них уменьшилось в 13.6 раза, а абсолютное в 4 раза (табл. 1).

Однако израсходованный во время линьки гликоген быстро восстанавливается. К концу III стадии (19-го мая) как относительное, так и абсолютное количество гликогена увеличиваются (соответственно на 52% и в 3 раза) по сравнению с количеством гликогена у личинок, недавно перешедших в III стадию. Перед выпадением личинок содержание гликогена снова увеличивается почти в 2 раза. По-видимому, на образование гликогена тратится некоторое количество жира (сбор личинок 25 июня). При этом абсолютное количество гликогена достигает максимума, хотя относительное содержание не превосходит уровня его у личинок II стадии.

Таким образом, накопление и расход гликогена в личинках полностью зависит от физиологического состояния последних. Гликоген является основным энергетическим резервом, который почти полностью расходуется во время линьки. К моменту выпадения личинок абсолютное содержание гликогена достигает максимума.

О б щ и й а з о т, б е л о к. Белок в организме насекомых выполняет различные функции. Он нужен для роста и восстановления органов в период метаморфоза и служит в дополнение к жирам и углеводам источником энергии. Однако белковый обмен — это главным образом обмен построения, а жировой и углеводный — обмены производства энергии (Кузнецов, 1948). Содержание общего азота у насекомых, по данным Кузнецова (1948), в среднем при пересчете на сухой вес равно 10%. Установленное нами содержание общего азота (в процентах на сухое вещество личинок) колебалось от 7.3 до 10.3% (табл. 2). Во время последней линьки, когда происходят интенсивные органообразовательные процессы, относительное со-

держание белка увеличивается с 57.8 до 63.9%, общего азота — с 9.3 до 10.3%. Когда же формирование личинок в основном заканчивается, относительное содержание общего азота и белка снижается соответственно на 2.8 и 17.7% по сравнению с содержанием этих веществ у более молодых личинок III стадии.

Т а б л и ц а 2

Содержание общего азота и белка в личинках подкожного овода северных оленей

Дата взятия материала	Стадия развития личинок	Количество исследованных личинок	Азот в сухом веществе (в %)	Белок	
				(в %)	(в г)
8, 19-го апреля	II	30	9.25 +0.40 1.2000	57.81 +2.19 6.58	0.0201 +0.0063 0.0190
	Начало III	10	10.25 +0.26 0.8651	63.93 +2.31 7.68	0.0324 +0.0025 0.0084
8-го апреля	III	15	8.83 +0.14 0.5657	55.20 +3.23 12.52	0.0671 +0.0028 0.0111
19-го апреля	III	11	9.38 +0.29 0.9187	58.64 +1.81 5.74	0.0665 +0.0093 0.0296
6-го мая	III	14	7.31 +0.04 0.2731	45.70 +0.56 3.29	0.0997 +0.0042 0.0252
19-го мая	III	15	7.39 +0.02 0.0874	46.25 +0.46 1.79	0.1213 +0.0040 0.0157
25-го мая	Конец III	14	7.55 +0.13 0.5875	46.86 +1.14 4.84	0.1456 +0.0070 0.0301

Наряду с относительным снижением концентрации общего азота и белка наблюдается постоянное абсолютное увеличение обоих показателей к концу личиночной фазы оводов. Таким образом, во время линьки и интенсивного роста личинок подкожного овода абсолютное и относительное содержание общего азота и белка увеличивается. У зрелых личинок перед выпадением отмечено снижение относительного содержания азотистых веществ, однако абсолютные их показатели достигают максимума.

ВЫВОДЫ

1. Увеличение веса личинок подкожного овода северного оленя во время линьки происходит в основном за счет резкого накопления воды в их организме. Увеличение сухого вещества происходит преимущественно за счет белка. Содержание воды и сухого вещества увеличивается к концу развития личиночной фазы оводов, но более интенсивно накапливается сухое вещество.
2. Долговременные запасы энергии в виде жиров накапливаются личинками постоянно в течение всего изученного периода.
3. Гликоген накапливается скачкообразно. Являясь легко доступным источником энергии, он почти полностью расходуется во время перехода личинок из II стадии в III. К концу развития личинок запасы гликогена восстанавливаются и накапливаются.
4. Содержание общего азота и белка в период линьки и интенсивного роста личинок III стадии резко возрастает. Общее количество этих веществ постоянно увеличивается во время развития личинок, достигая наивысших показателей в зрелых личинках, тогда как относительное содержание азотистых веществ за этот период снижается.

Л и т е р а т у р а

- Г и л м у р Д. 1968. Метаболизм насекомых. Изд. «Мир», М. : 13—208.  
Г р е б е л ь с к и й С. Г. 1952. Борьба с кожным оводом северного оленя. Сельхозгиз, М. : 3—88.

- Г р у н и н К. Я. 1962. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Подкожные овода. Изд. АН СССР, М.—Л., 19 (4) : 3—234.
- К у з н е ц о в Н. Я. 1948. Основы физиологии насекомых. Изд. АН СССР, М.—Л., 1 : 3—345.
- B a u d L. 1967 (1968). Utilisation du glycogène au cours du jeune chez le lépidoptère *Bombyx mori* L. Compt. rend. Soc. biol., 161 (8—9) : 1748—1750.
- S c h m i d t G. H. and M a t h u r M. 1967. Changes in the carbohydrate content during the metamorphosis of different castes of *Formica polyctena* (Hymenoptera : Formicidae). Entomol. Exptl. et Appl., 10 (3—4) : 421—436.
- 

DYNAMICS OF ACCUMULATION OF THE MAIN ENERGETIC SUBSTANCES  
BY THE THIRD INSTAR LARVAE OF THE WARBLE FLY OF REINDEER

N. I. Borozdina

S U M M A R Y

During moulting warble fly larvae increase their weight essentially on account of water accumulation in their organism. Before fallout the third instar larvae create a stock of energetic substances. Permanent stocks of them such as fats, were accumulated by larvae during the whole period of investigations. During moulting glycogen was spent almost completely and was accumulated by the end of the larval developmental period. Nitrogen and protein content increased considerably during moulting and intensive growth of the third instar larvae.

---