

**ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ
МИНЕРАЛЬНЫХ КОМПОНЕНТОВ
В ГЕМОЛИМФЕ ЛИЧИНОК II
И III СТАДИЙ ПОДКОЖНОГО ОВОДА
СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (HYPODERMATIDAE)**

Н. И. Бороздина

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера,
г. Норильск

Уровень метаболизма минеральных компонентов в гемолимфе личинок подкожного овода северного оленя зависит от физиологического состояния паразитов. Наиболее напряженно обмен минеральных компонентов протекает в растущем организме и в период линьки.

В жизнедеятельности любого организма важное место занимают минеральные вещества. Благодаря тому что минеральные компоненты тесно связаны с ферментативными реакциями, они практически влияют на все стороны обмена веществ. По мнению Флоркэна (1947), характерной особенностью класса насекомых является высокое содержание в гемолимфе неорганического фосфора и магния.

Имеющиеся литературные данные о минеральном составе гемолимфы в основном не отражают характера изменений в зависимости от фазы онтогенеза, физиологического состояния насекомого. Знание динамики минеральных компонентов в гемолимфе поможет получить дополнительные сведения об интенсивности физиологических процессов, протекающих в организме личинок подкожного овода северного оленя (*Oedemagena tarandi* L.), развивающихся в подкожных капсулах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования служила гемолимфа, которую получали от личинок II и III стадий подкожного овода различной степени зрелости, паразитирующих на северном олене. Личинок II стадии собирали от периодически убиваемых оленей, а III — выдавливали из подкожных капсул. В качестве подопытных животных использовали быков-кастратов из стад Дудинского р-на Таймырского автономного округа. Для получения достаточного количества гемолимфы брали групповые пробы от 15—20 личинок II стадии и 5—7 — III. Гемолимфу выпускали через надрез в области 3-го грудного сегмента с дорсальной стороны и до проведения исследований сохраняли на холоде. Определение неорганического фосфора проводили методом Фиске и Суббароу, кальция — по Де Ваарду, магния — по Кристиану и Устиновичу, калия и натрия — методом пламенной фотометрии по Усовичу. Полученные результаты обработаны статистически с определением средней арифметической (M) и ее ошибки ($\pm m$) и приведены в табл. 1 и 2. Сбор материалов, представленных в настоящей работе, проводился в течение 6 лет.

Т а б л и ц а 1

Содержание неорганического фосфора, кальция, магния в гемолимфе личинок подкожного овода северного оленя (мг%)

Дата сбора материала	Степень зрелости паразитов	Количество проведенных исследований	Неорганический фосфор $M \pm m$	Кальций $M \pm m$	Магний $M \pm m$	Отношение Ca/Mg
Личинки II стадии развития						
13 ноября	Вскоре после линьки	12	23.41±5.08	23.00±7.00	10.70±1.40	2.0
13 ноября	Более зрелые	33	14.93±0.94	26.70±1.72	8.87±0.69	3.0
5 января	Зрелые	15	28.50±1.77	23.64±1.93	10.13±0.98	2.3
17 января	»	12	13.51±0.89	38.50±2.21	11.37±1.19	3.3
22 марта	»	30	14.78±0.83	46.80±0.48	10.07±0.54	4.6
8 апреля	»	12	19.47±3.14	26.20±1.49	10.67±0.63	2.4
8 апреля	Незадолго до линьки	33	16.15±1.32	24.60±2.87	10.48±0.50	2.3
19 апреля	Перед линькой	12	12.70±0.00	15.30±3.38	2.27±0.14	6.7
Среднее по II стадии			17.93	28.09	9.32	3.0
Личинки III стадии развития						
8 апреля	Вскоре после линьки	84	10.14±0.64	25.66±1.67	12.42±0.41	2.0
19 апреля	То же	12	22.54±3.07	27.00±1.41	10.09±0.99	2.6
19 апреля	Более зрелые	24	20.03±1.20	26.20±0.99	12.68±0.67	2.0
6 мая	Зрелые	105	12.56±0.29	22.62±0.098	15.86±0.30	1.4
9 мая	»	15	11.15±0.53	16.00±0.63	7.12±1.03	2.2
19 мая	»	45	15.55±0.49	29.90±2.45	8.63±0.47	3.4
1 июня	»	42	22.24±0.80	21.38±2.28	12.76±0.81	1.6
25 июня	Перед выпадением	45	20.89±0.36	27.00±0.75	14.79±0.44	1.9
Среднее по III стадии			16.88	24.47	11.79	2.0

Т а б л и ц а 2

Содержание калия и натрия в гемолимфе личинок подкожного овода северного оленя (мг%)

Дата сбора материала	Степень зрелости паразитов	Количество проведенных исследований	Калий $M \pm m$	Натрий $M \pm m$	Отношение Na/K
Личинки II стадии развития					
4—5 ноября	Вскоре после линьки	8	95.0±0.00	293.7±28.0	3.09
4—5 ноября	Более зрелые	10	90.0±9.35	265.3±12.4	2.94
17—22 января	Зрелые	20	33.7±1.17	290.9±12.7	8.63
11—12 февраля	»	50	29.4±1.65	268.6±11.4	9.13
13 марта	»	30	30.7±2.23	277.3±8.96	9.03
25 марта	»	32	24.4±0.70	241.7±8.84	9.90
6 апреля	Перед линькой	10	32.8±2.99	232.6±9.35	7.09
Среднее по II стадии			48.0	267.2	7.11
Личинки III стадии развития					
6 апреля	Вскоре после линьки	10	17.8±2.59	249.0±3.15	13.98
6 апреля	Более зрелые	10	25.5±1.65	251.8±4.11	9.87
8 мая	Зрелые	24	25.8±1.68	170.8±9.52	6.62
18 мая	»	30	65.3±3.19	162.0±8.05	2.48
28 мая	»	28	54.1±1.43	159.6±9.41	2.95
31 мая	»	16	40.8±6.94	293.7±6.86	7.19
24 июня	»	18	56.4±4.05	148.9±4.51	2.64
24 июня	Перед выпадением	8	31.3±11.78	131.3±3.61	4.19
Среднее по III стадии			39.6	195.8	6.24

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Неорганический фосфор. Самые высокие показатели неорганического фосфора получены в гемолимфе молодых личинок II стадии (табл. 1). Перед линькой концентрация неорганического фосфора в гемолимфе личинок II стадии постепенно снижается до минимума. За время линьки личинок в III стадию уровень неорганического фосфора в гемолимфе уменьшился на 20.5%. В гемолимфе более зрелых личинок III стадии, анализированных 19 апреля, содержание неорганического фосфора увеличивается в среднем в 2 раза по сравнению с молодыми личинками этой стадии развития. Когда рост личинок III стадии в основном заканчивается — к 6—9 мая — уровень неорганического фосфора снижается. В гемолимфе личинок, завершающих паразитический образ жизни, концентрация неорганического фосфора в гемолимфе вновь повышается. Так, к 19 мая уровень неорганического фосфора увеличивается на 39.4%, к 1 июня — в 1.9 раза, а к 25 июня — на 46.7% относительно результатов, полученных 9 мая. При сравнении динамики неорганического фосфора в гемолимфе личинок разных стадий развития установлено, что молодые особи отличаются повышенным содержанием неорганического фосфора, причем у личинок II стадии его концентрация снижается до минимума перед линькой, а у личинок III стадии низкие показатели неорганического фосфора отмечены у особей, завершивших свой рост. Перед выпадением личинок из подкожных капсул содержание неорганического фосфора в гемолимфе вновь увеличивается. Полученные нами данные по динамике неорганического фосфора в гемолимфе личинок подкожного овода северного оленя в основном согласуются с таковыми многих исследователей по гусеницам шелкопряда. Так, Демяновский и Русакова (1955, 1957), Смолин (1952, 1953), Смолин и Жижина (1957), изучая обмен фосфора в гемолимфе личинок V возраста дубового шелкопряда, отметили, что интенсивность обмена фосфорных соединений протекает неодинаково в течение всего возраста: в начале возраста она понижена, в середине его происходит повышение обмена и в конце — обмен снижается.

Кальций. Результаты наших исследований, приведенные в табл. 1, показали, что в гемолимфе молодых личинок II стадии, анализированной 13 ноября, содержание кальция составляет 23 мг%, которое постепенно увеличивается и достигает наибольшего уровня в зрелых особях. В гемолимфе личинок II стадии, готовящихся к линьке, уровень кальция постепенно снижается и уменьшается до минимума перед линькой, т. е. кривая изменений концентрации кальция в гемолимфе личинок II стадии одновершинна. За время линьки уровень кальция в гемолимфе личинок III стадии увеличивается в 1.6 раза. Когда рост личинок III стадии подходит к концу, приблизительно к 9 мая, уровень кальция к этому сроку постепенно уменьшается. Гемолимфа личинок III стадии, готовящихся покинуть подкожную капсулу, отличается повышенным содержанием кальция, которое сохраняется до выхода паразитов из организма хозяина. Таким образом, картина изменений содержания кальция в гемолимфе личинок II и III стадий резко различается. Если гемолимфа в середине развития личинок II стадии отличается самыми высокими показателями кальция, то в этот период развития особей последнего возраста его уровень оказался минимальным. Если перед второй линькой концентрация кальция в гемолимфе личинок II стадии снижается, то в гемолимфе особей, готовящихся к выпадению, она остается высокой.

Магний. Результаты, приведенные в табл. 1, показали, что за время развития личинок II стадии содержание магния в гемолимфе существенных изменений не претерпевает, за исключением периода подготовки особей к линьке. Уровень магния в гемолимфе личинок II стадии, готовящихся к линьке, снизился в 4.6 раза и увеличился в 5.5 раза у молодых особей III стадии. Наиболее существенно меняется концентрация магния в гемолимфе личинок, завершающих паразитирование в организме оленя. Гемолимфа молодых личинок III стадии отличается повышенным содержанием

магния. Когда рост личинок в основном заканчивается, уровень магния в гемолимфе уменьшается (обработка материала, полученного 9, 19 мая). Перед выпадением личинок из подкожных капсул показатели магния в гемолимфе вновь повышаются.

К а л и й. Результаты, приведенные в табл. 2, показали, что в гемолимфе молодых личинок подкожного овода, анализированной вскоре после линьки, отмечены самые высокие показатели калия. Со временем уровень калия в гемолимфе более зрелых личинок II стадии уменьшается и достигает самых низких показателей к моменту полного формирования особей (сбор материала 25 марта). Период подготовки личинок II стадии к линьке характеризуется повышенным содержанием калия в гемолимфе. За время линьки в гемолимфе молодых личинок III стадии отмечено снижение концентрации калия в 1.8 раза. Со временем в гемолимфе личинок III стадии отмечается постепенное увеличение концентрации калия, которое остается повышенным до полного формирования особей. И только в гемолимфе личинок, готовых к выпадению из подкожных капсул, содержание калия вновь уменьшается.

При сравнении динамики калия в гемолимфе личинок разных стадий развития установлено, что если гемолимфа молодых личинок II стадии отличается самыми высокими показателями калия за все время проведения исследований, то концентрация в гемолимфе молодых личинок III стадии оказывается минимальной. Если перед линькой личинок в III стадии уровень калия в гемолимфе увеличивается относительно предыдущего определения, то у особей, готовых к выпадению, он уменьшается.

Н а т р и й. Результаты наших исследований, приведенные в табл. 2, показали, что высокий уровень натрия в гемолимфе молодых и зрелых личинок II стадии снижается к моменту перехода особей в очередную стадию развития. За время линьки уровень натрия несколько увеличивается (на 7.0%). Интенсивный рост личинок III стадии совпал со снижением уровня натрия в гемолимфе, который уменьшился до минимума в гемолимфе особей, готовых к выпадению. Если сравнить средние показатели натрия в гемолимфе личинок подкожного овода разных стадий развития, то окажется, что его показатели у особей II стадии в 1.3 раза выше, чем у остальных. Причем высокие показатели натрия в гемолимфе молодых личинок обеих стадий снижаются до минимума перед линькой и выпадением.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как было сказано выше, минеральные вещества занимают важное место в жизнедеятельности организма. Потребность в неорганических веществах повышается в период роста организма. По уровню минеральных веществ в гемолимфе личинок можно судить об интенсивности обменных процессов. Высокие показатели неорганического фосфора в гемолимфе молодых личинок подкожного овода II и III стадий совпали с периодом активного роста органов и тканей паразитов, с синтезом органических молекул, зачастую накапливающихся в организме. Источником неорганического фосфора, необходимого при синтезе органических соединений, по-видимому, служит гемолимфа. Перед линькой синтетические процессы затухают, заканчивается синтез органических молекул и уровень изучаемых минеральных компонентов в гемолимфе снижается.

Несмотря на то что содержание неорганического фосфора в гемолимфе личинок II и III стадий меняется однотипно, имеются и различия. Если минимальная концентрация неорганического фосфора в гемолимфе личинок II стадии отмечена перед линькой, то самые низкие показатели у особей последней стадии наблюдались в середине возраста. Период окончательного созревания личинок III стадии характеризовался повышением содержания неорганического фосфора, которое сохранилось до выпадения. Различия в динамике минеральных компонентов в гемолимфе личинок подкожного овода разных стадий развития, очевидно, связаны с различной

интенсивностью активного роста и функций организма паразитов очередной фазы развития. Если активный рост личинок II стадии длится около 4 мес., то основной рост личинок III стадии протекает очень бурно и заканчивается через 1 мес. после линьки (Бороздина, 1971). Отсюда и продолжительность активного метаболизма в развивающемся организме паразитов разная.

Концентрация магния в гемолимфе личинок подкожного овода изменяется аналогично показателям неорганического фосфора. Высокие показатели магния в гемолимфе на всем протяжении развития личинок II стадии уменьшились до минимума перед линькой. Наиболее существенно концентрация магния изменяется в гемолимфе личинок III стадии. Так, за время линьки содержание магния увеличилось в 5.4 раза и осталось повышенным до полного формирования личинок. У личинок, закончивших в основном рост, концентрация магния уменьшилась и увеличилась перед естественным выпадением паразитов.

Гемолимфа личинок подкожного овода северного оленя отличалась высоким содержанием кальция, уровень которого изменяется в зависимости от физиологического состояния особей. Наиболее высокий уровень кальция отмечен в гемолимфе личинок II стадии. Повышенное содержание кальция в гемолимфе личинок этой стадии сохранялось довольно продолжительное время и совпало со снижением неорганического фосфора и магния. Возросшие показатели кальция после линьки вновь уменьшились к середине развития личинок III стадии. Перед естественным выпадением паразитов из подкожных капсул уровень кальция в гемолимфе увеличивается.

В результате проведенных исследований установлено, что содержание магния и кальция в гемолимфе личинок обеих стадий находится в обратной зависимости: низкие показатели магния соответствовали высоким кальция и, наоборот, за исключением предлиньного и предкуколичного периодов. Подобный антагонизм действия отмечен и в содержании натрия и калия в гемолимфе личинок *O. tarandi*. Исключение при этом составил предкуколический период развития паразитов. Кларк (Clark, 1958), исследуя гемолимфу у многочисленных насекомых, пришел к выводу о том, что существует относительная устойчивость отношения Ca/Mg у одного и того же вида и на разных стадиях развития, хотя концентрация обоих ионов и их отношение явно отличаются у разных видов одного отряда. По их данным, клопы *Triatoma*, выращенные на кроликах, отличаются высоким отношением Ca/Mg, в то время как у клопов-фитофагов оно меньше 1, т. е. авторы пришли к выводу, что оно зависит от питательной среды. Результаты наших исследований подтвердили мнение Кларка и показали, что в гемолимфе личинок подкожного овода северного оленя отношение Ca/Mg — высокое, относительно устойчивое и зависит от стадии развития паразита (у личинок II стадии равно 3 и у личинок III стадии — 2).

Из литературных источников известно, что в крови насекомых отношение концентрации натрия и калия колеблется в пределах 20 : 0.1. Это отношение может даже варьировать изо дня в день у одной и той же особи. Например, высокие показатели калия и низкие — натрия, найденные в крови растительноядных насекомых, отражают содержание этих ионов в поедаемой пище и изменяются при ее смене (Гилмур, 1968). Нами установлено, что гемолимфа личинок подкожного овода отличается высокими показателями отношения натрия к калию, которые зависят от стадии развития (7.1 — в гемолимфе личинок II стадии и 6.2 — III), от физиологического состояния (колеблется от 3 до 9.9 в гемолимфе личинок II стадии и от 2.5 до 13.9 — III), от поедаемой пищи. Так, по данным Афонского (1970), сыворотка крови животных содержит 335 мг% натрия и 19.5 мг% калия.

Интенсивность обмена натрия и калия зависит от степени зрелости личинок. Период интенсивного роста личинок II стадии отличается повышенным содержанием натрия и калия в гемолимфе и снижается перед линькой. Если за время линьки концентрация калия уменьшается, то натрия, наобо-

рот, увеличивается, т. е. сохраняется положение об антагонизме действия указанных компонентов. Период активного роста личинок III стадии совпадает с низкими показателями в гемолимфе калия и повышенными — натрия. Противоположной оказалась картина содержания натрия и калия в гемолимфе личинок, завершающих паразитирование в подкожных капсулах. Если уровень калия оказался повышенным, то показатели натрия были минимальными.

Результаты исследований показали, что гемолимфа личинок III стадии, готовящихся к выпадению, отличается повышенным содержанием почти всех изучаемых компонентов. Мы предположили, что гемолимфа в этот период выполняет роль своеобразного депо минеральных веществ, которые будут использованы паразитами в период развития предкуколок и, в частности, во время склеротизации белков кутикулы, будущего пупария. О способности солей кальция минерализовать белки коконов сообщил Шовен (1953). Результаты, полученные при изучении состава зольной вытяжки из пупариев (после вылета взрослых оводов), показали, что содержание фосфора соответствовало 118.2 мг%, кальция — 206.0 и магния — 62.9 мг%, что подчеркивает важную роль солей кальция.

Таким образом, изучение динамики минеральных компонентов в гемолимфе личинок подкожного овода северного оленя показало, что интенсивность обмена веществ в организме паразитов зависит от их физиологического состояния. Наиболее напряжен метаболизм в первой половине межличиночного периода развития личинок II и III стадий, когда наряду с активным ростом особей наблюдается более высокая для каждого возраста интенсивность накопления энергетических и пластических веществ. Во второй половине межличиночного периода в связи с подготовкой личинок II стадии к предстоящей линьке и окончанием основного роста личинок III стадии обмен минеральных компонентов в гемолимфе снижается. В гемолимфе личинок, готовящихся к выпадению, отмечается повышенный обмен минеральных компонентов.

Л и т е р а т у р а

- А ф о н с к и й С. И. 1970. Биохимия животных «Высшая школа», М.: 4—610.
- Б о р о з д и н а Н. И. 1971. Изучение роста личинок подкожного овода северных оленей *Oedemagena tarandi* L. — Тр. НИИСХ Крайнего Севера, 19 : 113—116.
- Г и л м у р Д. 1968. Метаболизм насекомых. «Мир», М. : 3—227.
- Д е м я н о в с к и й С. Я., Р у с а к о в а Н. С. 1955. Фосфорный обмен в организме дубового шелкопряда *Antheraea pernyi*. — Биохимия, 20 (4) : 466—469.
- Д е м я н о в с к и й С. Я., Р у с а к о в а Н. С. 1957. Фосфорный обмен в организме дубового шелкопряда *Antheraea pernyi*. — Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 98 (8) : 61—64.
- С м о л и н А. Н. 1952. Фосфорные соединения в организме дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* на различных стадиях его развития. — Биохимия, 17 (17) : 61—68.
- С м о л и н А. Н. 1953. Материалы к изучению углеводного обмена у шелкопряда. — Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 77 (7) : 13—24.
- С м о л и н А. Н., Ж и ж и н а Е. И. 1957. Распределение фосфора по различным фракциям в период развития куколки дубового шелкопряда. — Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 98 (8) : 121—128.
- Ф л о р к э н М. 1947. Биохимическая эволюция. Изд-во ИЛ, М. : 3—175.
- Ш о в е н Р. 1953. Физиология насекомых. Изд-во ИЛ, М. : 1—149.
- C l a r k E. W. 1958. A review of literature on Calcium and Magnesium in insects. — *Annals Entomolog. soc. of America*, 51 (2) : 142—154.

AGE CHANGES OF THE MINERAL COMPONENTS CONTENTS IN THE
HAEMOLYMPH OF THE IIND- AND IIIRD-STAGE LARVAE OF THE WARBLE
FLY OF THE REINDEER (HYPODERMATIDAE)

N. I. Borozdina

S Y M M A R Y

A mineral components concentration in the haemolymph of the IInd- and IIIRD-stage larvae of *Oedemagena tarandi* depends on the physiological state of parasites. Metabolism of mineral components is most intensive in a young actively growing organism and during moulting. The moulting is characterized by the decrease in the concentration of inorganic phosphorus and potassium and by the increase of calcium, magnesium and sodium.
