

И. В. Кожанчиков

Пищевая ценность белков в росте синей мясной мухи *Calliphora erythrocephala* Mg.

Специализация белкового питания насекомых не вызывает сомнений (Hering, 1926; Кожанчиков, 1939), хотя крайне слабо изучена (Uvarov, 1928; Wigglesworth, 1939). Она доказана для растительноядных насекомых, где, помимо состава белков пищи, в кормовой специализации насекомых несомненно значение многих других компонентов пищи — органических кислот, алкалоидов, глюкозидов (Verschaffelt, 1910; Кузнецов, 1930). В питании хищных и паразитических насекомых, где белок является количественно главным компонентом пищи, роль его в кормовой специализации еще большая. Об этом говорит, может быть, высокая специализация паразитов теплокровных, например, видов Anoplura, Mallophaga, Aphaniptera, многих Diptera (Newstead, 1924; Рубцов, 1939), а также многих видов паразитических насекомых, например, видов *Braconidae*, *Chalcididae*, *Ichneumonidae* из Hymenoptera, Strepsiptera и других. Во многих случаях, например, для комаров *Anopheles*, чесоточных клещей *Sarcoptes* и других паразитов теплокровных, отмечена внутривидовая дифференциация на биологические формы, более или менее специализированные в отношении питания кровью определенных животных (Roubaud, 1932). Наряду с подобными специализованными формами среди адефагов, достаточно примеров многоядности и нередко очень обширной, например, среди Coleoptera, Neuroptera, многих Diptera (*Larvivoridae*) и Hymenoptera (*Ichneumonidae*). Все это свидетельствует о высокой сложности условий кормовой специализации адефагов и, в частности, о сложности и специфике их белкового питания.

Сложность вопроса о специализации белкового питания насекомых-адефагов стоит в связи еще и с тем, что животные белки вне тела хозяина нестойки. В связи с последним обстоятельством и наличием в природе в известном количестве мертвого белка, среди насекомых многочисленны виды потребителей продуктов его разложения, сапрофагов. Эти последние также обнаруживают разную степень кормовой специализации. Наконец, высокую степень специфичности кормовых отношений обнаруживают и насекомые-потребители экскрементов теплокровных, так называемые копрофаги, например, виды *Geotrupes* (Vaternahm, 1924), *Aphodiini* (Schmidt, 1935), часто ограниченные в пита-

нии экскрементами только одного или немногих близких видов животных. Специализация питания определенными типами белка, без сомнения, налицо и у домашней мухи (*Musca domestica* L.), как то можно заключить из данных по росту личинок на экскрементах разных видов теплокровных (Дербенева-Ухова, 1940).

Для сапрофагов допускается обычно значительно меньшая специализация питания, в пределах использования зоо- или фитодетрита. Это положение в значительной мере обосновано априорными соображениями о питании сапрофагов не столько самим субстратом, сколько микрофлорой, развивающейся на нем (Uvarov, 1928; Wigglesworth, 1939). Роль микрофлоры в питании некоторых сапрофагов, например, видов *Drosophila*, очень велика, но значение микрофлоры в питании детритофагов не должно переоцениваться и безоговорочно переноситься на всех вообще детритофагов (Uvarov, 1928). Для падальных мух — *Calliphora*, *Lucilia*, *Phormia* и других — роль микрофлоры значительно меньшая, так как нормальное развитие личинок этих видов возможно и в стерильных условиях (Bogdanov, 1908; Wollman, 1922; Baer, 1931 и ряд других авторов), что отрицается для *Drosophila* (Uvarov, 1928; Wigglesworth, 1939). Тем не менее, и для падальных мух значение бактериальной флоры как источника белка и витаминов установлено (Bogdanov, 1908; Evans, 1936). Наоборот, значение компонентов основного пищевого субстрата и, в частности, белковых в питании сапрофагов совершенно не оценено и не затронуто специальными работами. На специфичное отношение падальных мух к белкам пищи есть лишь немногие попутные указания. Так, для личинок *Lucilia sericata* Mg., вида, без сомнения, многоядного, отмечено неблагоприятное влияние питания мясом морской свинки (Dorman, Hale and Hoskins, 1938). Для этого же вида отмечена невозможность нормального роста при питании экскрементами овец (Mackerras and Freney, 1933), хотя рост и линяние отдельных особей при этом питании наблюдались. Вопрос о специализации белкового питания сапрофагов из двукрылых, помимо общего интереса для вопросов кормовой специализации, имеет и практический интерес в деле использования их личинок в лечебно-хирургической практике. Естественно, что наиболее эффективное медицинское использование возможно тех их видов, личинки которых специализованы на питании детритом тканей высших позвоночных и человека.

В экспериментах с *Calliphora erythrocephala* Mg., послуживших материалом для настоящей работы, личинки этого вида воспитывались на отрезках свежего мяса разных животных при открытом доступе бактериальной флоры. На пищевой субстрат они помещались сразу по выходе из яиц и содержались сначала без почвы в бюксах лишь на мясе, а позже, когда они вырастали, мясо помещалось на почву, и личинки содержались в больших (до 40 см диаметром) плоских чашках с крышкой. Все эксперименты проводились в термостате Кюстера с точной регуляцией температуры при 20°, в темноте.¹ Синхронная постановка экспериментов допускала максимальную их унификацию, в частности, и в отношении заражения бактериальной флорой. Влияние условий личиночного питания *Calliphora erythrocephala* Mg. в отношении различий химизма исходного пищевого субстрата выражается различиями темпов роста личинок, разным весом и размерами куколок и различиями в вымирании личинок при росте на разных

¹ Личинки избегают света, резко отрицательно фототаксичны.

средах. При питании очищенными препаратами (Kahlbaum) яичного альбумина, пептона крови и казеина молока, без добавления щелочи, личинки *Calliphora erythrocephala* Mg. растут очень медленно и не вырастают до нормальных размеров, хотя живут долго; многие из них на такой диете переходят во вторую и третью стадии, но все особи погибают до окукливания. Отдельные аминокислоты, в частности, аланин, аминокислоты валина, гликокол и аспарагиновая кислота, совершенно непригодны для питания растущих личинок. Последние гибнут при таком питании в первой личиночной стадии и не линяют.

Рост личинок (без специальных изменений химизма пищевого субстрата, например, щелочами) протекает с большей или меньшей полнотой лишь на белках мяса различных позвоночных. Из табл. 1 и 2 видна весьма различная пищевая ценность белков разных видов. Эти данные показывают также, что питание личинок тканями насекомых невозможно. Из белков насекомых наблюдалось использование лишь тканей куколок *Calliphora*, т. е. явление (вынужденного) каннибализма. Это питание вело также к высокой смертности личинок *Calliphora*.

Таблица 1

№ п/п	Диета	п	Процент гибели личинок I—III стадий	Вес куколок
1	Мышцы быка (<i>Bos</i>)	240	0	62.6 (90—18)
2	Мышцы собаки (<i>Canis</i>)	240	11.0	54.4 (58—50)
3	Мышцы груди гуся (<i>Anser</i>)	240	1.0	—
4	Мышцы лягушки (<i>Rana</i>)	300	9.4	62.8 (81—34)
5	Мышцы сазана (<i>Cyprinus</i>)	240	17.2	53.2 (76—26)
6	Мышцы трески (<i>Gadus</i>)	240	18.5	—
7	Мышцы и ткани куколок <i>Calliphora erythrocephala</i> Mg.	240	38.9	48.9 (66—37)
8	Мышцы и ткани куколок <i>Antheraea pernyi</i> Guet.	240	100	—

Из табл. 1 можно видеть, что наилучшие пищевые качества для личинок *Calliphora erythrocephala* обнаруживают белки бычьего мяса. Наряду с этим видно, что этого нельзя обобщать на млекопитающих в целом, так как питание личинок *Calliphora erythrocephala* мясом собаки значительно менее благоприятно, а питание мышцами свиньи (*Sus*) вообще невозможно. Если судить лишь по смертности личинок *Calliphora erythrocephala* при росте, то пищевым субстратом, почти равноценным бычьему мясу, является мясо гуся. Рассмотрение цифр табл. 2 показывает, однако, чрезвычайное замедление роста личинок на этой диете; в некоторых случаях (например, при температуре в 16°) длительность развития их почти в три раза больше длительности развития при питании бычьим мясом. При этом следует отметить, что питание мясом гуся отрицательно сказывается на процессе окукливания личинок, крайне замедляя его, и приводит к образованию многих дефектных куколок. Из низших позвоночных мясо лягушки может оцениваться еще как достаточно питательный субстрат для личинок *Calliphora*; на этой диете наблюдается лишь некоторое повышение смертности особей при росте (по сравнению с питанием бычьим мясом), тогда как течение роста, процесс окукливания, вес и размеры куколок не дают отличий. Напротив, мясо рыбы (*Cyprinus*, *Gadus*) несом-

ненно менее питательно для личинок *Calliphora*, что характеризуется как значительно повышенной смертностью личинок при росте, так и значительно сниженным весом куколок. Питание тканями насекомого, даже в случае каннибализма, что, повидимому, единственно возможно, неблагоприятно по всем показателям.

Приведенные факты показывают, что *Calliphora erythrocephala* является видом специализованным в личиночном питании на белках высших позвоночных, в частности млекопитающих. Специфика химизма некоторых их видов, например, обилие жира в мышцах, может быть причиной непригодности мяса этих видов для питания личинок *Calliphora erythrocephala*, как то обнаружено, например, для мяса свиньи. Тем не менее, различия химизма тканей разных видов млекопитающих и иного порядка, без сомнения, не остаются без влияния на питательность для личинок *Calliphora erythrocephala*, как видно из показателей в табл. 1 для мяса быка и собаки.

Таблица 2

Длительность развития личинок *Calliphora erythrocephala* Mg. на разной диете

№ п/п	Диета	Число суток от выхода из яйца до окукливания при температуре (°C)					
		25	20	18.5	16.5	14	11
1	Мышцы быка (<i>Bos</i>)	8.4	11.8	13.9	29.1	44.1	63.1
2	Мышцы груди гуся (<i>Anser</i>)	7.6	19.7	44.5	75.6	85.1	90.0
3	Мышцы лягушки (<i>Rana</i>)	8.4	11.3	16.0	34.2	61.1	68.0
4	Мышцы сазана (<i>Cyprinus</i>)	7.7	11.6	15.8	33.1	47.7	61.3
5	Мышцы трески (<i>Gadus</i>)	10.0	12.6	15.5	21.3	55.6	57.8
6	Мышцы и ткани куколок <i>Calliphora erythrocephala</i> Mg.	8.6	11.1	22.0	28.5	39.0	48.0

Кормовые отношения личинок *Calliphora erythrocephala* могут быть противопоставлены таковым *Lucilia sericata* Mg., обнаруживающей значительно бóльшую степень эврифагии; для последнего вида питание тканями и мышцами млекопитающих и рыб одинаково благоприятно (Dorman, Hale and Hoskins, 1938). Еще большим эврифагом в личиночной фазе является *Protophormia terra-novae* R.-D. Следует подчеркнуть непригодность для питания *Calliphora erythrocephala* отдельных белков даже животного происхождения (альбумин яйца) и тем более аминокислот. Это может быть противопоставлено тому, что известно для тараканов, по данным Zubinsky (1928), который показал возможность роста их при питании средой, содержащей лишь немногие неполноценные белки (желатин), и данным Loeb (1915), который доказал возможность роста личинок *Drosophila melanogaster* при питании средой, содержащей лишь немногие аминокислоты (аланин, глутаминовая кислота). Наконец, *Calliphora erythrocephala* более требовательна к составу белков пищи, чем виды *Anthrenus* (например, *A. museorum* L.), способные расти на диете из чистого шелка, т. е. при питании немногими аминокислотами (Abderhalden, 1925). Тем не менее, питание *Anthrenus* казеином неблагоприятно, хотя, в противоположность *Calliphora*, полный рост на такой диете все же возможен.

Замечательной в личиночной пищевой специализации *Calliphora erythrocephala* является приспособленность этого вида к питанию тканями высших позвоночных, именно теплокровных, при наличии

крайне низкого термического оптимума — при температурах порядка 15—20° для роста; температура выше 25° смертельна для личинок *Calliphora erythrocephala* при росте. Таким образом, температура тела высших позвоночных, белки которых наиболее благоприятны для развития этого вида, совершенно исключает возможность паразитизма *Calliphora erythrocephala*, что по типу кормовой специализации можно было бы ожидать. Наоборот, адаптация к термическому режиму ставит *Calliphora erythrocephala* в ранг обязательных сапрофагов, причем сапрофагов тканей высших позвоночных.¹ О высокой степени адаптации к сапрофагии говорит и исключительная способность личинок к дезинфекции пожираемого детрита в отношении бактериальной флоры; высокая степень бактерицидных свойств кишечника личинок *Calliphora* была описана еще Bogdanov'ым (1908).

Последнее обстоятельство еще раз подчеркивает первостепенное значение для данного вида пищевых белков, но не белков бактерий. Это имеет также большой клинический интерес, хотя использование личинок *Calliphora erythrocephala* в хирургической практике требует еще большой специальной работы по освоению технических условий их использования в связи с низким термическим оптимумом (избеганием личинками высоких температур, в частности температуры тканей человека). Высокая активность личинок *Calliphora erythrocephala* в отношении создания щелочной реакции также делает этот вид перспективным для хирургического использования.

В заключение настоящей работы может быть отмечено, что и имагинальная фаза *Calliphora erythrocephala*, помимо высокой степени специализации углеводного питания (Кожанчиков, 1939), также в высокой мере специфична в отношении белкового питания. Опти-

Таблица 3

Значение белкового питания в длительности жизни и плодовитости самок *Calliphora erythrocephala*

№ п/п	Диета	n	Длительность жизни (в сутках)	Плодовитость одной самки (число отложенных яиц за всю жизнь)
1	Белки бычьего мяса и глюкоза . .	35	50.3 (10—77)	194 (0—55)
2	Пептон крови и глюкоза	35	24.1 (11—40)	—
3	Альбумин яйца и глюкоза	35	25.0 (7—38)	—
4	Альбумин яйца без глюкозы	35	4.3 (4—5)	—
5	Аланин и глюкоза	35	19.8 (9—35)	—
6	Аланин и глобулин бычьего мяса . .	35	4.0 (3—5)	—
7	Аланин без глюкозы	35	4.0 (2—6)	—
8	Валин и глюкоза	20	23.7 (15—33)	—
9	Аспарагиновая кислота и белки бычьего мяса	20	3.0 (2—5)	—
10	Аспарагиновая кислота и глюкоза .	13	23.4 (18—31)	—

¹ Вероятно, не случайны для *Lucilia sericata* М.г. указания на паразитизм, особенно в тканях овец; этот вид, при большой многоядности, отличается более высоким термическим оптимумом и более широкой термической шкалой, в пределах которой возможно развитие личинок. Рост личинок *Lucilia sericata* М.г. при температуре тела млекопитающих возможен. В связи с высоким термическим оптимумом (36—39°) стоят вероятно также случаи миазов, описываемые для домашней мухи, вида далекого по кормовым отношениям от адефагии.

мальными белками являются те же глобулины и опять высших позвоночных, в частности белки бычьего мяса. Замечательно, что ни альбумин яйца, ни пептон крови, ни, тем более, отдельные аминокислоты непригодны для полноценного питания имаго (табл. 3).

Из таблицы 3 видно также, что аминокислоты (валин, аланин, аспарагиновая кислота) в пищевом рационе имаго *Calliphora erythrocephala* не могут заместить углеводов, не заменяя также и белков.

Выводы

1. Личинки *Calliphora erythrocephala* Mg. обнаруживают специализацию на питание белками высших позвоночных, в частности млекопитающих. Питание мясом птицы вызывает лишь более или менее значительную задержку роста личинок, тогда как питание белками низших позвоночных — амфибий и рыб — ведет, кроме того, к значительному вымиранию личинок при росте.

2. Питание личинок *Calliphora erythrocephala* Mg. белками или аминокислотами недостаточно для полного и нормального их роста. В первом случае (при питании белками) рост еще возможен, во втором — исключен совершенно.

3. Личинки *Calliphora erythrocephala* Mg. являются типичными сапрофагами. Они обнаруживают высокую степень бактерицидных свойств кишечника, весьма активны в отношении ассимиляции pH среды (создания ее щелочной реакции) и обладают низким термическим оптимумом (порядка 18—20°). Температура тела высших позвоночных, белки которых наиболее благоприятны для роста *Calliphora erythrocephala* Mg., лежит значительно выше оптимальных и даже вообще переносимых этим видом температур; она безусловно непригодна для развития личинок. Последний факт исключает роль этого вида как паразита теплокровных.

4. Биологические особенности личинок *Calliphora erythrocephala* Mg. характеризуют этот вид как в высокой мере перспективный для целей хирургической практики, но указывают также на необходимость выработки специальных приемов его использования в связи с неспособностью личинок к жизни при высокой температуре.

ЛИТЕРАТУРА

- Дербенева-Ухова, В. 1940. Влияние температуры на развитие личинок домашней мухи. Медицинская паразитология, 9 (5): 521—524. — Кожанчиков, И. 1939. Пищевая ценность углеводов в питании половой фазы некоторых Holometabola. Докл. АН СССР, XXV (9): 803—806. — Кожанчиков, И. 1939. Роль химизма кормовых растений в трофотаксисах и росте насекомых-филофилов. Зоол. журн., XVIII (5): 806—824. — Кожанчиков, И. 1942. Пищевая ценность белков в росте *Calliphora erythrocephala* Mg. Докл. АН СССР, XLII (1): 43—45. — Кузнецов, Н. 1930. Связь географического распространения белянок (Lepidoptera, Ascidae) с распространением их кормовых растений и с химизмом последних. Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР, XXXI: 49—63. — Рубцов, И. 1939. К эволюции желудочных оводов (*Gastrophilidae*) в связи с историей их хозяев. Зоол. журн., XVIII (4): 669—684. — Abderhalden, E. 1925. Beitrag zur Kenntnis der synthetischen Leistungen des tierischen Organismus. Zeitschr. physiol. Chemie, 142: 189—190. — Baer, W. 1931. The treatment of chronic Osteomyelitis with the maggots (larvae of the blow-fly). Journ. Bone and Joint Surgery, XIII (3): 438—475. — Bogdanov, E. 1908. Ueber die Abhängigkeit des Wachstums der Fliegenlarven von Bakterien und Fermenten und Vererbung bei den Fliegenlarven. Arch. Anat. Physiol., Suppl.: 175—200. — Dorman, S., Hale, W. and Hoskins, W. 1938. The laboratory rearing of flesh-flies and the relations between tempe-

ture, diet and egg-production. Journ. Econ. Entom., 31: 44—51. — Evans, A. 1936. The physiology of the sheep-blow-fly, *Lucilia sericata* Mg. Trans. Ent. Soc. Lond., 85: 363—378. — Hering, M. 1926. Die Oekologie der blattminierenden Insektenlarven. Berlin. — Loeb, J. 1915. The simplest constituents required for growth and the completion of the life cycle in an insect (*Drosophila*). Science, 41: 169—170. — Mackerras, M. and Freney, M. 1933. Observations on the nutrition of maggots of Australian blow-flies. Journ. Exper. Biol., London, 10: 237—246. — Newstead, R. 1924. Guide to the study of tsetse-flies. Liverpool School Trop. Med., Mem., 1: 1—268. — Roubaud, E. 1939. Recherches sur les variations trophiques et biologiques des peuplement de l'*Anopheles maculipennis*. Bull. Soc. Path. exot., XXV: 755—762. — Schmidt, G. 1935. Beiträge zur Biologie der *Aphodiinae* (Coleoptera, Scarabaeidae). Stett. ent. Zeitung, 96: 293—350. — Uvarov, B. 1928. Insect nutrition and metabolism. Trans. Ent. Soc. London: 255—353. — Vatermann, Th. 1929. Zur Ernährung und Verdauung unserer einheimischen *Geotrupes*-Arten. Zeitschr. wissensch. Insektenbiol., 19: 20—27. — Wigglesworth, V. 1939. Principles of insect physiology. London. — Zubinsky, J. 1926. Observations sur l'élevage des cafurds nourris avec des aliments artificiels. Comptes Rend. Soc. Biol., 94: 545—548.

Nutritional value of proteins in the growth of the blow-fly larvae

By I. V. Kozhantshikov

Summary

The present paper represents an investigation of the nutritional value of proteins in the growth of *Calliphora erythrocephala* Mg.-larvae. The proteins of different vertebrate animals, as well as those of some insect species were examined. Were studied also some unique pure (Kahlbaum reagents) proteins, peptones and amino-acids in form of prepared media. All experiments were conducted under the constant thermal conditions at an optimum temperature (20°). The influence of temperature under different nutritive conditions also was studied.

The following summary of chief results could be given.

1. Larvae of *Calliphora erythrocephala* Mg. disclose a well developed specificity of the nutrition on proteins of high vertebrate animals, especially of mammals. The nutrition on proteins of birds (*Anser*) induces a retardation in the development of larvae, but the nutrition of *Calliphora*-larvae on the proteins of the lower vertebrates — amphibians and fishes causes, not only retardation of the development, but also increased mortality of the larvae.

2. The nutrition of *Calliphora*-larvae on the pure and unique proteins (albumine of egg), peptones or amino-acids is not enough for their normal growth. The alimentation of them by the unique pure proteins causes some insufficient growth of *Calliphora*-larvae, but the utilization of amino-acids is completely insufficient for their growth.

3. The larvae of *Calliphora erythrocephala* Mg. biologically are of pure saprophagous type. They disclose a high degree of bactericidal properties of their digestive tractus, show a very high activity in the change of the pH of their media (in alcale reaction) and are highly typical by their low thermal optimum (about 18—20°). The body-temperature of the higher vertebrates is inadequate for the growth of *Calliphora*-larvae, moreover it is lethal. The last property of the *Calliphora*-larvae excludes the possibility of their parasitism in the tissues of living mammals and birds.

4. The biological properties of *Calliphora erythrocephala* Mg. are of a great interest or the surgical purposes, but it is well seen that they ask for a special study in the technique of application of the larvae of this species.

Зоологический Институт
Академии Наук СССР
Ленинград

The Institute of Zoology
Academy of Sciences of USSR,
Leningrad