

И. А. Рубцов

**ГЕМОЛИМФА И ЕЕ ФУНКЦИИ У МОШЕК
(DIPTERA, SIMULIIDAE)**

[I. A. RUBZOV. HAEMOLymph AND -ITS FUNCTIONS IN BLACK-FLIES (DIPTERA, SIMULIIDAE)]

Настоящая работа связана с темой о гонотрофическом цикле и потребностью кровососания у мошек и является органическим продолжением работы, опубликованной ранее (Рубцов, 1956а).

Жировое тело и клеточные элементы гемолимфы не случайно называются внутренней средой в организме насекомого; этим обозначением они как бы противопоставляются внешней среде с ее разнообразными влияниями и воздействиями, составляющими совокупность условий существования организма. Жировое тело и клеточные элементы гемолимфы выполняют очень разнообразные функции. Прежде всего и главным образом в этой многоформенной и полифункциональной ткани осуществляются функции обмена, ассимиляции и диссимиляции питательных веществ. Накопление, длительное хранение, трансформация и транспортировка запасных питательных веществ, потребляемых в процессе роста, развития, метаморфоза, словом весь промежуточный обмен, осуществляются в основном с участием жирового тела и форменных элементов гемолимфы. Далее, этой ткани приписываются функции экскреторные и секреторные, что подтверждается для мошек нашими наблюдениями. Наконец, жировым телом и клеточными элементами гемолимфы выполняются защитные функции организма и связь между отдельными тканями.

Отсюда становится очевидным давно и правильно понятое существенное значение этих тканей в онтогенезе, в поведении и, в частности, для развития взрослых насекомых. Знакомство с состоянием жирового тела позволяет судить о возможностях завершения развития данной особи, в частности завершения развития половых продуктов, а также о поведении самок у кровососов. Активность нападения у кровососов, как это было показано (Рубцов, 1956а), в основном определяется недостатком накопленных пищевых резервов или их истощением и вытекающей отсюда необходимостью в дополнительном питании.

Полифункциональность жирового тела и клеточных элементов гемолимфы, изменение функций в процессе роста и развития насекомого определяют необычайную многоформенность этой ткани. Она вполне своеобразна у каждого вида и необычайно изменчива количественно и качественно в онтогенезе.

Литература о жировом теле и клеточных элементах в гемолимфе насекомых в целом чрезвычайно обширна. В нашей отечественной литературе прежде всего необходимо упомянуть классическое исследование Пospelова (1910) о постэмбриональном развитии и имагинальной диапаузе у чешуекрылых. Из новейших работ можно назвать работу Ларченко

(1956), где приведена литература вопроса, на которой мы здесь не можем остановиться.

Еще более обширна иноземная литература вопроса. Сведения, добытые до 1938 г., обобщены в обстоятельной сводке Парди (Pardi, 1939). В ней цитируется свыше 350 работ, посвященных преимущественно жировому телу или касающихся вопросов, связанных с ним. Вместе с тем эта литература скудна и недостаточна, когда речь идет об отдельных группах насекомых. Для мошек данные о гемолимфе, жировом теле и клеточных элементах практически отсутствуют. Они сводятся к фрагментарным данным (Epure, 1937; Scriban a. Dragut, 1935). Некоторые данные приводятся нами во 2-м издании «Фауны СССР» (Рубцов, 1956б), а также в отдельных статьях (Рубцов, 1955, 1956а, 1956в). Вопросы морфологии, развития, функционального значения жирового тела и клеточных элементов у мошек ждут исследователя. Делая в настоящей работе попытку кратко осветить некоторые из этих вопросов, мы вместе с тем не претендуем на освещение проблемы в целом, почему и общей обширной литературы вопроса будем касаться лишь по мере необходимости в связи с рассмотрением фактических данных для мошек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили личинки, куколки и имаго следующих видов: *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz. и *Cnephia lapponica* End. — как облигатно растительноядные виды; *Eusimulium latipes* Mg., *E. bicornе* (Dor. et Rubz.), *E. aureum* Fries, *Schönbaueria pusilla* Fries, *Wilhelmia equina* L., *Boophthora erythrocephala* De Geer, *Gnus relictum* Rubz., *Odagmia frigida* Rubz., *Simulium morsitans* Edw., *S. paramorsitans* Rubz., *S. austeni* Edw., *S. galaratum* Edw. — как факультативные кровососы; наконец, *Gnus cholodkovskii* Rubz., *Odagmia ornata* Mg., *Simulium argyreatum* Mg. — как представители относительно облигатных кровососов.

Наблюдения велись по преимуществу на свежее добытом из природы и вскрытом в лаборатории материале. Вскрытие велось в жидкости Эфруси. Клетки рассматривались либо *in vivo* без подкраски, либо чаще с подкраской витальными красками: трипановой синькой, нейтраль-ротом, янус-грюном, метиленовой синькой. Были использованы и другие (метил-фиолет, азур II, изамин-блау). Наилучшие результаты были получены с нейтраль-ротом и трипановой синькой. Нейтраль-рот дает гамму оттенков от малинового до соломенно-желтого, позволяющую судить о различиях в рН протоплазмы и включений клетки. Трипановая синька очень хорошо выявляет базофильные элементы и накапливается в экскреторных клетках. Для обнаружения жиров мы пользовались суданом III. Обычно из одной особи делалось 2—3 мазка, которые подкрашивались разными витальными красками.

Для выявления белковых компонентов в ткани в 1955 г. мы пользовались биуретовой реакцией и реактивом Миллона. В 1956 г. для дифференциальной оценки белков, в частности для определения дезоксирибонуклеиновой, рибонуклеиновой и других кислот были использованы реакции Фельгена, Браше и бром-фенол-блау (Hg-Br-Ph-Blau). В качестве фиксаторов применялись жидкости Джильсона, Шаудина, Ценкера, Карнуа, метиловый спирт 96° (для реакции Фельгена). Очень демонстративную картину дает окраска азур-зоином по Нохт—Максимуму (после Ценкера). Углеводы (гликоген) выявлялись сперва иодной реакцией (жидкостью Луголя), затем была использована более современная окраска (PAS-периодат+реактив Шиффа). Наконец, применялись обычные ядерные краски (гематоксилин по Гейденгайну, гемалаун) для окраски срезов. Среди всех этих реактивов наиболее специфическими при анализе белков (как судан III для жиров) оказываются реакции Фельгена (для выявления дезоксирибонуклеиновой кислоты), Браше (рибонуклеиновая кислота) и Hg-Br-Ph-Blau (по Mazia, Brewer a. Alfert, 1953) на протеины вообще.

ЛИМФА И ЕЕ НЕКЛЕТОЧНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

Под гемолимфой мы, следуя Кузнецову (1953), подразумеваем лимфу и ее форменные элементы: гемоциты, жировое тело и неклеточные элементы (гранулы жира, белка и др.).

Лимфа мошек не подвергалась специальному исследованию и мы не находим в литературе никаких указаний по этому вопросу.

Лимфа у мошек относительно обильна и жидка: при легком проколе покровов она легко вытекает из тела в количествах, сопоставимых с размерами тела. Количество ее подвержено резким колебаниям и сильно уменьшается при голодании. У взрослых насекомых гемолимфы относительно меньше, чем у личинок. Лимфа личинок и нападающих самок при макроскопическом рассмотрении прозрачна и бесцветна. У куколок и свежес вылетевших самок (у упитанных особей) гемолимфа бывает мутноватой. При рассмотрении под микроскопом обнаруживаются различные включения, функциональное и биохимическое разнообразие которых выявляется при изучении их развития и применении различных методов наблюдения и опыта, главным из которых у нас была прижизненная окраска основными и кислыми красками.

Прежде всего в самой лимфе основными красками (янус-грюн, нейтраль-рот) выявляются растворенные, выпадающие в виде осадка белки. Реакции Фельгена и Браще не обнаруживают в этих белках ни дезоксирибонуклеиновой, ни рибонуклеиновой кислот. Зато они интенсивно красятся Hg-Br-Ph-Blau (протеины).

Из неклеточных элементов бросаются в глаза прозрачные сферические капли различных размеров, чаще всего от 1 до 4 μ . На свежем, ничем не обработанном мазке гемолимфы жировые и белковые капли не различаются. Но у некоторых видов (*Boopthoria erythrocephala* De Geer, *Odagmia ornata* Mg. и др.) уже в свежей гемолимфе выделяются винно-желтой окраской капельки жира. Они тождественны капелькам жира зернистых гемоцитов (см. ниже стр. 43) и, по нашим наблюдениям, происходят из них, при распадении последних. Окрашивание лимфы суданом III окрашивает эти капли в оранжевый цвет. Одновременно в оранжевый цвет окрашивается часть капелек жира, дотоле светлых и неотличимых от капелек белка. Они обнаруживаются во внутреннем слое в жировом теле и в адипоцитах и происходят из адипоцитов, при распадении последних. Таким образом, жировые капли в лимфе — по меньшей мере двоякой природы и двоякого происхождения.

Часть капелек и после окраски суданом III остается светлой. Это — капли белка. Их природа также не одинакова. Одни окрашиваются кислой краской, например трипановой синькой. Подобные капли обнаруживаются в истощенных участках жирового тела и стареющих адипоцитах и, очевидно, связаны в своем происхождении с последними. Другие капли при окраске трипановой синькой остаются прозрачными, но красятся в светлые голубоватые тона янус-грюном, в малиновый — нейтраль-ротом и синий — метиленовой синькой. Они не окрашиваются по Фельгену и Браще. Их белковая природа выявляется окраской Hg-Br-Ph-Blau. Различие pH у этих капель демонстративно выступает при окраске нейтраль-ротом; они никогда не окрашиваются в соломенный цвет (щелочная реакция), но всегда в различные оттенки малинового (слабой интенсивности).

Помимо прозрачных капелек жира и белка, в лимфе всегда присутствуют темно окрашенные (и называемые поэтому часто пигментными) гранулы округлой или гантелевидной формы, диаметром около 1 μ . Как и мелкие капельки жира и белка (диаметром около 1—2 μ), они находятся в интенсивном броуновском движении. О их белковой природе будет сказано ниже при рассмотрении зернистых гемоцитов (стр. 40). В гемолимфу пигментные гранулы поступают при распаде зернистых гемоцитов.

Помимо названных оформленных, неклеточных элементов, в лимфе всегда присутствуют многочисленные ультрамикроскопические частицы, природа которых не ясна.

Количество всех неклеточных элементов резко варьирует на различных фазах и стадиях развития. Количество их достигает максимума в период метаморфоза и у свежес отродившихся взрослых насекомых в первые часы

их существования. Оно повышено в периоды линек и после питания (в первые сутки). Оно минимально у личинок младших возрастов и у голодавших или истощенных взрослых насекомых. При максимуме число различных гранул исчисляется десятками и сотнями тысяч в поле зрения микроскопа и с увеличением 10×40 , а для всего насекомого — сотнями мил-

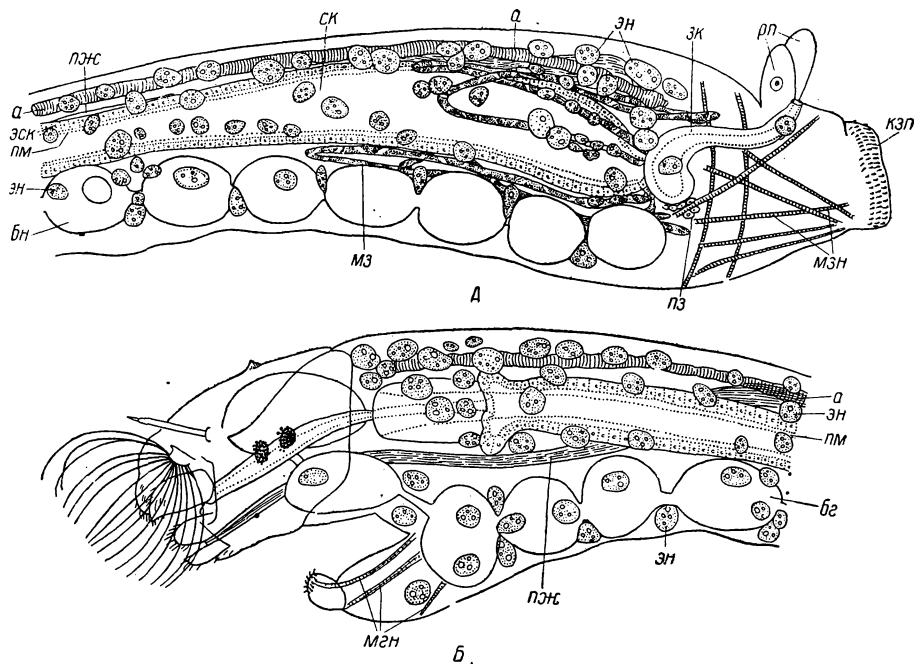


Рис. 1. Внутреннее строение личинки I стадии *Gnus relictum* Rubz.
Объяснение см. в тексте (стр. 36)

лионов в одной особи. При минимуме — обычно единично обнаруживаются лишь темные «пигментные» гранулы, а капли жира и белка, а также растворенный белок могут почти полностью отсутствовать.

КЛЕТОЧНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ГЕМОЛИМФЫ

Дифференцировка внутреннего и наружного слоев жирового тела, а также обособление зачатков всех основных типов клеточных элементов протекают и завершаются в период эмбрионального развития. В настоящей работе мы не касаемся этого периода. Лишь попутно, при наличии достоверных данных, затрагиваются вопросы генезиса клеточных элементов внутренней среды. Основная наша задача — внешняя морфология и некоторые вопросы развития и функционального значения важнейших клеточных элементов и жирового тела у зрелых личинок и взрослых мошек.

Среди основных клеточных элементов гемолимфы у личинок и взрослых мошек наиболее постоянны следующие: 1) пролейкоциты, 2) макронуклеоциты, 3) микронуклеоциты, 4) веретеновидные гемоциты и фагоциты, 5) эноциты, 6) эноцитойды, 7) зернистые гемоциты, 8) адипоциты, 9) наружный слой жирового тела, 10) внутренний слой жирового тела. Кроме того, изредка или у одного пола встречаются клетки, которые не могут быть отнесены ни к одной из названных категорий.

Пролейкоциты (рис. 4, 5, 9, — *np*).¹ Мелкие (5—10 μ в диаметре) сферические клетки. Ядро округлое, относительно крупное, составляет более половины диаметра клетки. Протоплазма при прижизненном наблюдении представляется гомогенной и тонким слоем покрывает центрально расположенное ядро. При окраске нейтраль-ролом выявляются мелкие, округлые, интенсивно окрашивающиеся гранулы. Внешне клетки очень сходны с мезодермальными гемоцитобластами, обнаруживаемыми в наибольшем числе у только что отродившихся личинок. Обнаруживаются в небольшом числе у личинок всех возрастов, у куколок и имаго. Повышенное их количество в гемолимфе совпадает с периодами линьки, метаморфоза, сразу после отрождения и при заражении паразитами. Пролейкоциты способны к делению. Генетически эти клетки, по-видимому, связаны с обособляющимися в эмбриональном развитии гемоцитобластами. У личинок II стадии удается наблюдать массовое образование пролейкоцитов. Области дробления и интенсивного образования молодых клеток расположены по-сегментно по сторонам тела, преимущественно в трех последних сегментах брюшка (рис. 6, *э*). В отдельных случаях в каждой зоне дробления насчитывается до тысячи клеток. По мере созревания скопления пролейкоцитов распадаются и поступают в гемолимфу. Сегментарные скопления гемоцитов удается наблюдать лишь изредка, что указывает, по-видимому, на кратковременность этого процесса.

Макронуклециты (рис. 6, 8, — *ма*). Сферические клетки средних размеров (около 15 μ). Ядро очень крупное и составляет $\sim 3/4$ диаметра клетки. Протоплазма тонким ободком окутывает центрально расположенное ядро, которое заметно *in vivo*. Окраска нейтраль-ролом и метиленовой синькой выявляет мелкие (около 1 μ), по-видимому, белковые гранулы. Ядерными красками обнаруживается ядрышко. Количество макронуклецитов в гемолимфе невелико. Они чаще встречаются тогда, когда обильны пролейкоциты. Макронуклециты способны к делению и дают начало новым макронуклецитам. Генетически эти клетки представляются, по-видимому, этапом развития от пролейкоцитов к адипоцитам и другим клеточным элементам гемолимфы. Функции их не ясны.

Микронуклециты (рис. 4, 5, 8, 9, 10, — *ми*). Сферические клетки средних размеров (около 15 μ в диаметре). Маленькое круглое ядро располагается в центре, хорошо заметно на свежих мазках и хорошо красится кислотными красками. Суданом III обнаруживаются капельки жира, а нейтраль-ролом — мелкие, интенсивно красящиеся сферические гранулы (около 2—5 μ в диаметре) белковой природы. Протоплазма плохо красится основ-

¹ Условные обозначения к рис. 1—10: *a* — аорта; *ад* — адипоцит; *б* — белковые гранулы; *бв* — белковые гранулы внутреннего слоя жирового тела и адипоцитов; *бг* — брюшные ганглии; *бн* — белковые гранулы наружного слоя жирового тела и зернистых лейкоцитов; *в* — вакуоль; *вг* — веретеновидные гемоциты; *вжт* — внутренний слой жирового тела; *г* — гемоциты; *гл* — гликоген; *гп* — гиподерма; *гр* — грегарины; *ДНК* — дезоксирибонуклеиновая кислота; *жб* — жиробелковые гранулы; *жк* — жировые капли; *зг* — зернистые гемоциты; *зк* — задняя кишка; *ид* — имажинальные диски; *к* — кутикула; *кзп* — крючья заднего прикрепительного органа; *лж* — ложные ядра; *ма* — макронуклециты; *мгн* — мускулатура грудной ноги; *ман* — мускулатура заднего прикрепительного органа; *ми* — микронуклециты; *мс* — мальпигиевы сосуды; *нжст* — наружный слой жирового тела; *нс* — нервный ствол; *пж* — паутинные железы; *пз* — зачатки половых органов; *пк* — питательные клетки; *пм* — перитрофическая мембрана; *пр* — пролейкоциты; *прж* — придаточные железы; *р* — железисто-мускулистый резервуар семенников; *РНК* — рибонуклеиновая кислота; *рп* — ректальные придатки; *ск* — средняя кишка; *сп* — спора; *т* — трахеи; *ф* — фолликул; *щ* — щетинка; *э* — эноцит; *эк* — экскреты; *эн* — эноцитойд; *эск* — эпителий средней кишки; *я* — ядро; *яд* — ядрышко; *як* — яйцевая клетка; *ят* — яйцевая трубочка.

Цифрами под отдельными рисунками обозначены последовательные стадии развития одного и того же гемоцита или ткани.

ными и кислыми красками. Количество микронуклеоцитов в гемолимфе не велико, хотя они встречаются в общем чаще, чем макронуклециты. Микронуклеоциты способны к делению (рис. 4, 7, — *ми*). Генетически связаны с пролейкоцитами. Возрастают в числе при заражении паразитами. Возможно, что имеют отношение к защитным механизмам организма. Вероятно также, что они могут превращаться в другие гемоциты: веретеновидные и фагоциты, судя по картине промежуточных форм (рис. 4, *ег*). В некоторых случаях гемоциты, похожие на микронуклеоциты, оказываются с крупной вакуолью (рис. 3, *ми*), наполненной зернистостью. Функциональное значение этого явления осталось невыясненным.

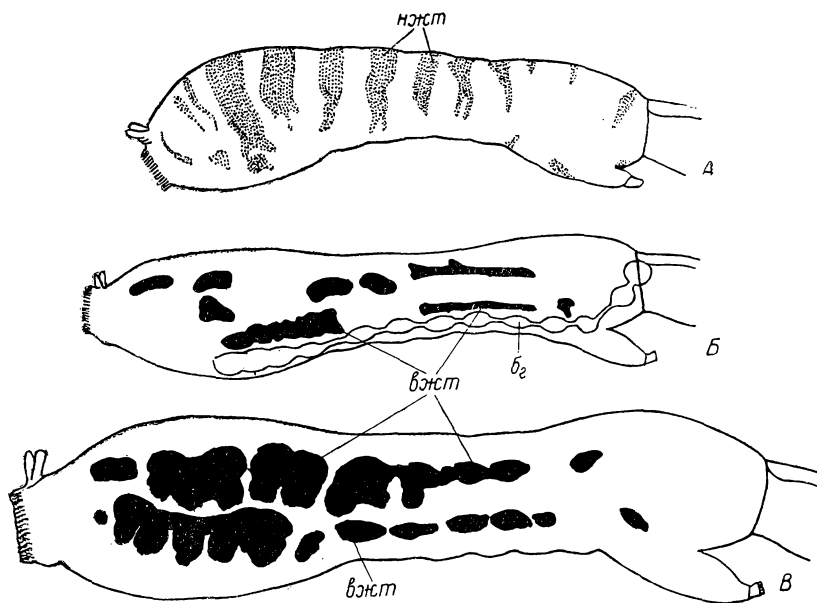


Рис. 2. Жировое тело.

A — расположение наружного слоя жирового тела у *Gnus cholodkovskii* Rubz. (пунктиром); *B* — расположение долек внутреннего слоя жирового тела у *Odagmia ornata* Mg. (залито тушью); *B* — то же у *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz.

Веретеновидные гемоциты и фагоциты (рис. 3, 4, 6, — *ег*). Каплевидные, овально вытянутые или неправильно веретеновидные гемоциты (рис. 3, 4, — *ег*) изредка встречаются в гемолимфе, чаще в тесном контакте с гиподермой. Размеры их не велики (10—15 μ в диаметре и около 30 μ в длину). Ядро округлое, в диаметре составляет около половины клетки по ширине. По характеру включений в протоплазме сходны с микронуклеоцитами. Псевдоподий не образуют. Функции не ясны. Предположительно из них происходят внешне сходные с ними фагоциты. Последние очень редки в гемолимфе здоровых личинок и имаго, чаще встречаются у куколок. Легко обнаруживаются на 2-й день, если в тело личинки ввести, например, шип розы. Фагоциты при этом появляются в массе и легко обнаруживаются при вытаскивании из организма инородного тела. Протоплазма фагоцитов с мелкими вакуолями. Тело амебовидное и способно выпускать псевдоподии. Функциональное назначение этих гемоцитов заключается, по-видимому, в захватывании, обволакивании и переваривании инородных для организма тел.

Генезис веретеновидных гемоцитов не ясен. С одной стороны, ряд промежуточных переходов к микронуклеоцитам (рис. 3, *ег*) показывает на их

связь с последними. С другой стороны, они обнаруживаются у гиподермы (рис. 4, *вг*) и особенно у заднего хитинового кольца (рис. 6, *вг*). Тождественны ли морфологически и функционально веретеновидные гемоциты различного происхождения, не ясно. Положительный ответ менее вероятен.

Эноциты (рис. 4, 5, 6, — *э*). Круглые, крупные ($\sim 50-80 \mu$), редко встречающиеся клетки. Ядро с ядрышком, по диаметру составляет около $\frac{1}{4}-\frac{1}{5}$ диаметра клетки (рис. 5, *э*), хорошо заметно на свежем мазке. Протоплазма мелкозернистая, светлая, не винно-желтая, с мелкими вакуолями. Встречаются обычно в контакте и среди массы пролейкоцитов. В своем происхождении и функционально тесно связаны с гиподермой (рис. 4, *э*). В известный период развития эноциты представляются как бы многоядерными (рис. 5, *Е*). В этот момент они связаны с гиподермой соединительно-тканными клетками или эноцитоидами, обычно в тесной близости к трахеям. Эноциты на первых этапах «многоядерного» сегментарного развития контактируют не только с гиподермой, но и с внутренним слоем жирового тела. Скопления пролейкоцитов здесь не обнаруживаются. Местонахождение эноцитов, их морфологическая связь с пролейкоцитами и контакт с внутренним слоем жирового тела, время появления делают вероятным предположение о их секреторной функции в периоды кроветворения и образования жирового тела (Кузнецов, 1953, и др.).

Эноцитоиды (рис. 1, 5, 6, 8, — *эн*). Овально-округлые клетки винно-желтого цвета с резкими, правильными наружными очертаниями. Обособляются, по-видимому, еще в эмбриогенезе. У личинок I возраста они небольших размеров — около 10μ и округлой формы. У личинок старших возрастов, а также у куколки и имаго их размеры колеблются около $20-30 \mu$. Протоплазма окрашена обычно в винно-желтый цвет, иногда она зеленоватая или светло-коричневая. Ядро небольшое, округлое, окрашивается кислотными красками, например трипановой синькой. Включения в протоплазме многочисленны и разнообразны. Самыми постоянными и многочисленными являются мелкие темно окрашенные белковые гранулы. Реже встречаются белковые глыбки неправильной формы различных размеров. Постоянно имеется несколько сферических жировых капель различного размера. Имеются также одна или несколько вакуолей, интенсивно красящихся нейтраль-ротом. Кроме того, имеются мелкие гранулы невыясненной природы, по-видимому экскреторного характера. Последние возрастают в числе и размерах в периоды интенсивного функционирования и истощения клеток. Клетки встречаются изредка одиночно, но чаще группами, в тесном контакте с другими тканями и органами. Группы эноцитоидов постоянно встречаются около слюнных желез, у переднего железистого отдела средней кишки, у половых органов (яичников и семенников), вокруг семеприемника и придаточных желез, а также вокруг нервной цепочки. Семеприемник, семенники и нервная цепочка (рис. 5, *эн*) нередко покрываются почти сплошным покровом из клеток, подобных эноцитоидам. В литературе они иногда обозначаются как соединительнотканые клетки. Морфологически они близки к нефроцитам, располагающимся по сторонам от аорты, и похожи на клетки зернистых гемоцитов. Судя по этому сходству, а также и главным образом по их местоположению и изменениям в процессе развития, можно заключать о ближайшем отношении эноцитоидов прежде всего к процессам обмена и роста. Судя по морфологическим изменениям этих клеток у средней кишки сразу после кровососания и у семеприемника вскоре после оплодотворения, представляется вероятной экскреторная их функция. Эноцитоиды расходуют свое содержимое в процессе развития клеток и органов, с которыми они находятся в контакте. Капли жира уменьшаются и исчезают, то же происходит с белками. Количество экскретов в пустеющих эноцитоидах, напротив, возрастает. Генетически эноцитоиды связаны с гиподермой и происходят, по-видимому, из последней. Чаще всего

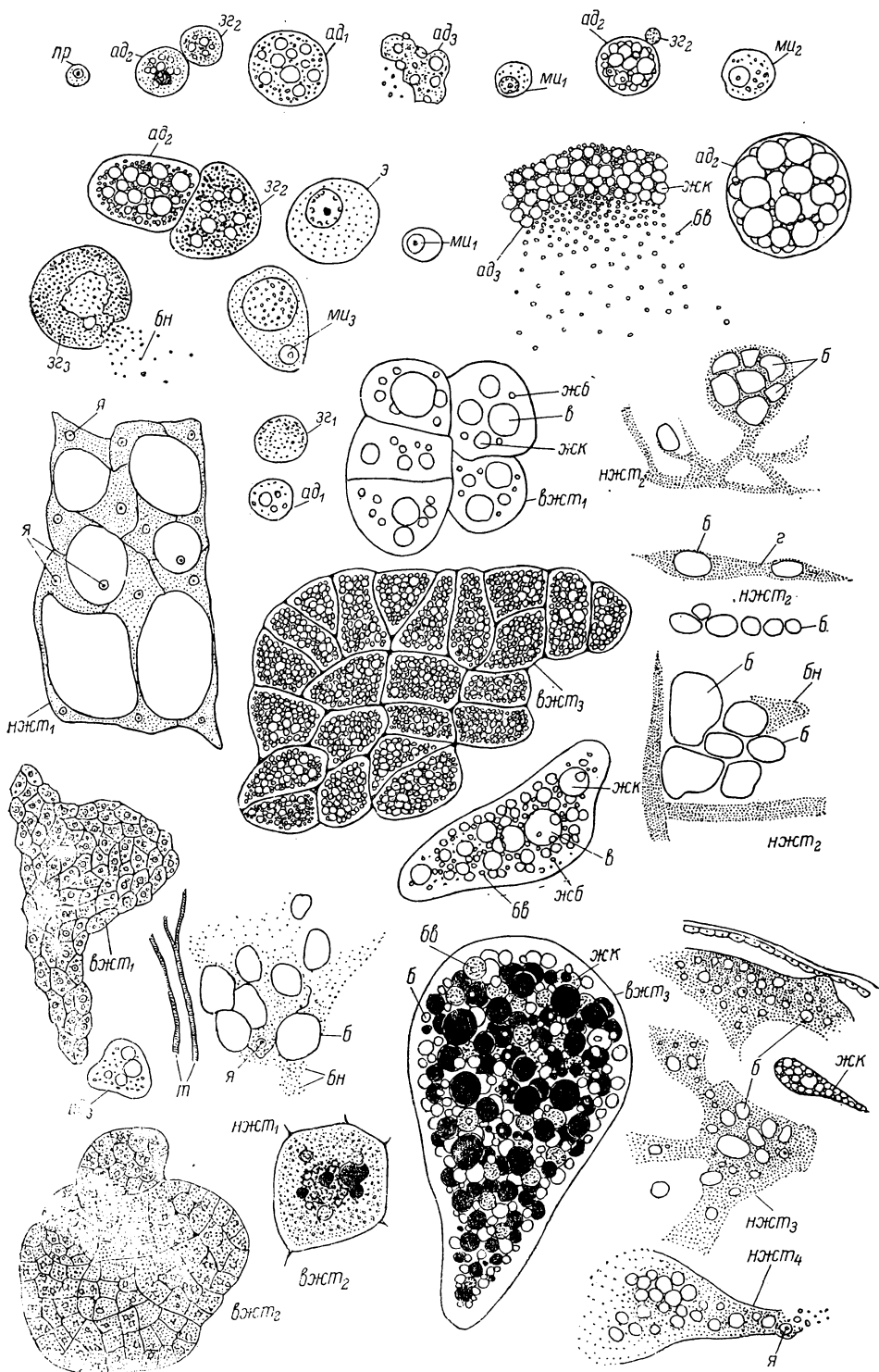


Рис. 3. Гемоциты и жировое тело у *Gnus cholodkovskii* Rubz.

они возникают в области трех последних сегментов брюшка. Обычные клетки плоского эпителия гиподермы приобретают мелкую зернистость, начинают быстро расти, сперва возвышаются над соседними клетками, затем принимают грушеобразную форму, свисают в полость тела и постепенно отделяются, приобретая округло-овальную форму. Эноцитоиды гене-

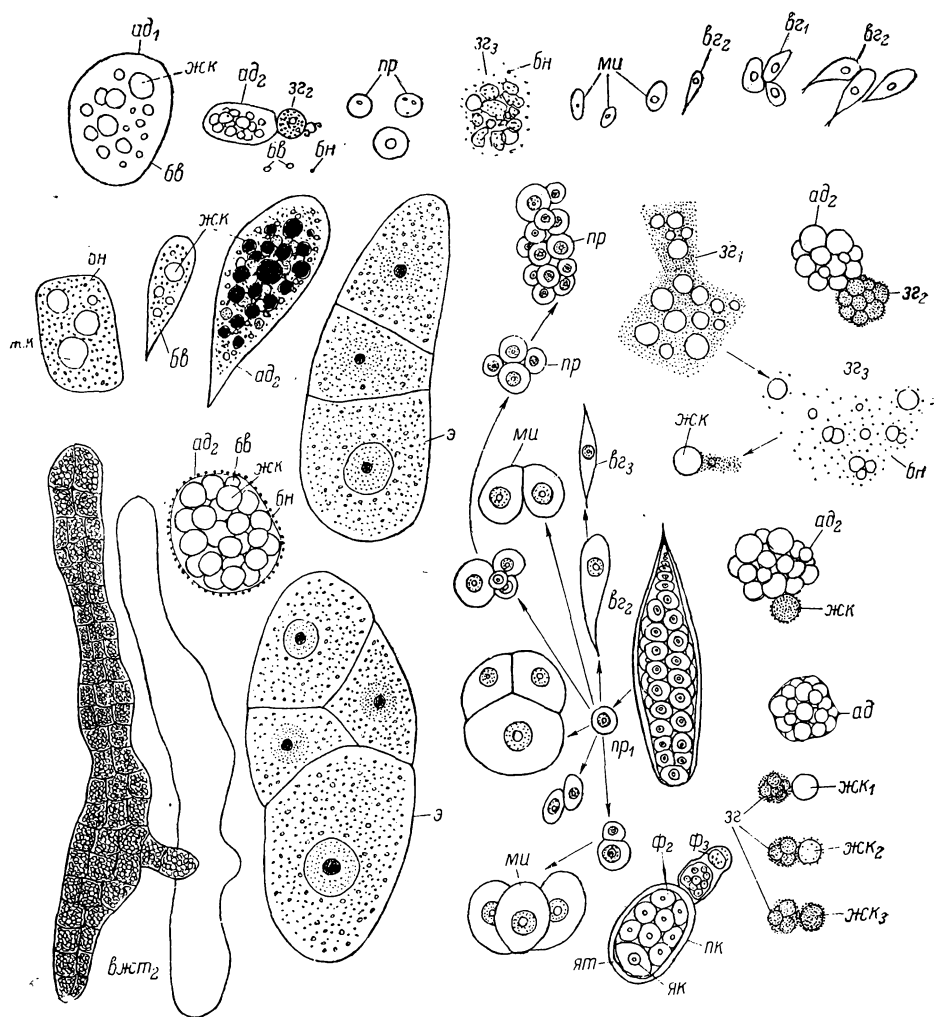


Рис. 4. Гемоциты и жировое тело *Eusimulium latipes* Mg.
Стрелками показаны вероятные направления развития гемоцитов.

тически родственны зернистым гемоцитам и ткани наружного слоя жирового тела. Клетки последнего могут, по-видимому, превращаться в эноцитоиды. Это наблюдается в некоторых случаях (рис. 1). У личинки I стадии *Gnus relictum* Rubz. все клетки наружного слоя жирового тела округлились и морфологически стали неотличимы от эноцитоидов, сохранив местоположение клеток наружного слоя жирового тела и свое (вокруг нервной цепочки, вдоль аорты). Причины этого интересного патологического явления остались невыясненными.

Зернистые гемоциты (рис. 3, 4, 5, 6, 7, — жг). Самые многочисленные, хорошо отличимые от других клеточных элементов гемоциты. Размеры чаще

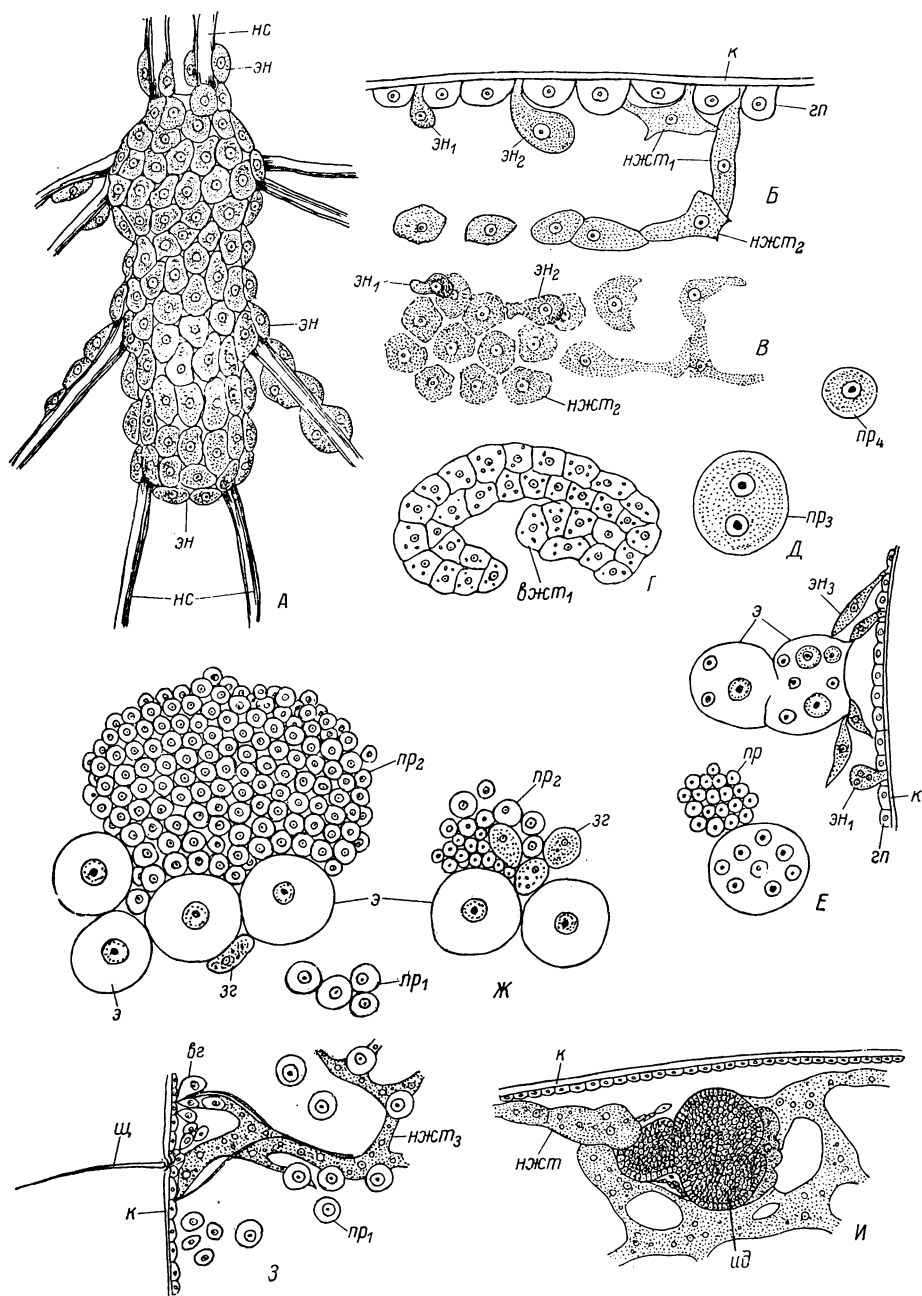


Рис. 5. Гемоциты и их возникновение у личинки III стадии *Eusimulium bicorne* Dor. et Rubz.

А — задний конец нервной цепочки, покрытый энотоидами; Б — участок гиподермы с участком наружного слоя жирового тела; Б' — то же сбоку; Г — молодая доля внутреннего слоя жирового тела; Д — пролейкоциты; Е — участок гиподермы с энотоидами и пролейкоцитами; Ж — кучки гемоцитов; З — пролейкоциты и участок наружного слоя жирового тела у гиподермы; И — имажинальные диски и наружный слой жирового тела у гиподермы.

всего от 15 до 25 μ . Форма у молодых клеток овальная, у зрелых округлая или с выпуклостями от включений. Окраска почти всегда темная из-за мелких коричневатых или черных белковой природы гранул. Часто и сама протоплазма окрашена в светло-винный, желтоватый или зеленоватый цвет. Видам *Eusimulium* свойственна светло-винная или коричневатая окраска протоплазмы, *Odagnia* — желтоватая, *Wilhelmia* — зеленоватая. Самыми заметными включениями гранулярных гемоцитов, видимыми на живой клетке, являются: пигментные гранулы, капельки жира (без окраски не отличимые от вакуоль), в молодых клетках — гранулы белка. Оболочка всегда отчетлива. Ядро у живых клеток не видно. Выявляется кислыми красками, например трипановой синькой. Ядро шаровидное, расположено центрально, по диаметру — около $\frac{1}{3}$ диаметра клетки. При фиксации смесью Шаудина и окраске Фельгеном ядро (сине-фиолетового цвета) хорошо видно. По мере созревания клетки ядро смещается к периферии, и у зрелых клеток оно исчезает. В слабый розово-фиолетовый цвет (дезоксирибонуклеиновая кислота?) окрашиваются жиробелковые глыбки, при этом их оболочка, а также участки протоплазмы, окружающие капельки жира — гораздо более интенсивно. Наряду с этим отдельные гранулы между капельками жира в протоплазме клетки красятся по Фельгену в интенсивный красно-фиолетовый цвет. Таким образом, ДНК обнаруживается не только в ядре, но и в других элементах клетки: ДНК ядра с созреванием клетки как бы растворяется в клетке. При окраске толуидин-блау по Браше (реакция на рибонуклеиновую кислоту) в светло-синий цвет (у *Cnephla lapponica* End.) более или менее равномерно окрашивается вся протоплазма; пигментные зерна приобретают также синеватый оттенок; вакуоля — светло-голубоватая; ядро не выявляется. Гранулы окрашиваются светлее, чем протоплазма. При окраске бром-фенил-блау ни один из элементов (кроме ядра) в гемоцитах не окрашивается (отсутствие хроматина). При фиксации Шаудином и окраске азур-эозином по Нохт—Максиму протоплазма клетки окрашивается в светло-синий, ядро — в синеватый цвет. Жировые капли хорошо видны и на живой клетке и легко выявляются при обработке суданом III. Их ярко-оранжевая окраска отличает их от белковых гранул и протоплазмы, окрашивающейся нейтраль-ро-том в светло-малиновый цвет. Жировые капли, как правило, сферической формы, различных размеров (3—5—8 μ в диаметре), хорошо растворяются в спирте и потому на всех обрабатываемых спиртом препаратах, после заключения в бальзам представляются светлыми кружками. Относительное количество жировых капель, их размеры и биохимическое состояние претерпевают в процессе развития клетки резкие изменения. В молодых клетках жировых капель мало и они мелкие. В зрелых клетках количество жиров максимально, но по объему они занимают обычно менее половины клетки. Капель 1—5, редко более. В процессе развития клетка протоплазмы разжижается, капли жира обволакиваются гранулами пигмента, постепенно уменьшаются в размерах и к концу, как и ядро, исчезают вовсе.

Самыми заметными элементами зернистых гемоцитов являются пигментные гранулы. Размеры их мало варьируют (около 1.5 μ в диаметре) у всех стадий развития клетки, во всех фазах развития насекомого. В молодых клетках гранулы мельче, расположены преимущественно по периферии клетки, вблизи клеточной оболочки, реже в центре клетки, всегда в протоплазме и вокруг капелек жира и никогда в вакуолях или внутри капелек жира. В молодых клетках гранулы неподвижны (высокая вязкость белка?). По мере развития клетки количество гранул, что очень существенно, возрастает. Увеличение количества гранул (без уменьшения их размеров) протекает сопряженно с уменьшением количества жира. К концу развития клетки, когда жир, ядро и вакуоля исчезают, вся клетка наполнена пиг-

ментными гранулами, находящимися в интенсивном броуновском движении. Это указывает с очевидностью на разжижение протоплазмы, так же как и сферическая форма самой клетки. Заключительным этапом развития клетки является разрыв оболочки и выход гранул в протоплазму (рис. 6, зг, 2, з). При голодании и истощении гранулы почти полностью исчезают.

Намеченный здесь процесс развития клеток наблюдался и описан многими авторами для многих насекомых. Он очень подробно описан, в частности, Пospelовым (1910) для гусениц и куколок бабочек. Многими авторами (сводка Pardi, 1939) указывалась белковая природа гранул. В наших окрасках, имевших целью выявление белков, белок обнаруживается окраской по Фельгену и при окраске по Браше, что указывает на наличие дезоксирибонуклеиновой и рибонуклеиновой кислот. Реакция на белок иногда маскируется темной окраской самих зерен. Наконец, окраска клеток лихтерюном (PAS) выявляет в них многочисленные зерна гликогена. Они разбросаны в молодой клетке преимущественно вокруг ядра, в более зрелых — вокруг вакуоли и жировых капель (рис. 7, зг).

Представляет интерес вопрос о механизме увеличения количества гранул. В зрелых клетках и особенно в гемолимфе легко наблюдать различные формы гранул: удлинённые, перетянутые посередине, гантелеобразные и, наконец, состоящие из двух, вплотную соединённых гранул, которые на глазах могут расходиться (рис. 6, Е, бн₁₋₆). Эти картины наталкивают на мысль об умножении гранул путем прямого деления.

Функции клеток и гранул, которые являются как бы завершающим продуктом развития клетки, может предполагаться в связи с их ролью в клетке и судьбой в гемолимфе: в клетке они являются запасом белков и трансформаторами жиров в белки. В гемолимфе гранулы являются наиболее постоянным ее элементом, хотя количество их сильно и закономерно меняется. О функциях гранул в гемолимфе можно догадываться по их местонахождению, контактам, изменениям элементов, с которыми гранулы приходят в контакт и, наконец, по закономерностям изменения их количества.

Гранулы встречаются в гемолимфе постоянно, но наиболее обильны они в фазе куколки (в период метаморфоза). Гранулы обычны в контакте со свободно плавающими в гемолимфе каплями жира. Контакты умножаются в периоды интенсивного потребления запасов, например при голодании. В эти моменты легко наблюдать разнообразные фазы контакта гранул с жировыми каплями (рис. 4, зг). На жировой капле можно видеть сперва отдельные гранулы, затем они покрывают ее вокруг, пленка из гранул становится гуще, гранулы оказываются внутри жировой капли, жировая капля уменьшается в размерах, количество гранул увеличивается и, наконец, жировая капля исчезает, как бы превращаясь в гранулы. Наблюдается, таким образом, процесс, аналогичный тому, который имеет место в самих зернистых гемоцитах. Гранулы не растворяются ни водой, ни спиртом, ни ксилолом, ни другими реактивами, применяемыми при упомянутых выше окрасках. Однако совершенно очевидно, что они потребляются в процессах жизнедеятельности, роста и развития, особенно на заключительном этапе — развития половых продуктов.

Это подтверждается закономерным изменением числа гранул в процессе развития. Они появляются уже у личинок младшего возраста. Число их возрастает перед линькой и достигает максимума перед окукливанием. Наиболее многочисленны гранулярные гемоциты у куколки и свежely выплывшихся насекомых. По мере жизнедеятельности, особенно при голодании и развитии половых продуктов, число гранул сокращается. Они очень немногочисленны у голодных нападающих самок и у самок, заканчивающих развитие половых продуктов. У голодных, истощенных самок как

число гранулярных гемоцитов, так и количество гранул в гемолимфе минимально.

Происхождение зернистых гемоцитов нам не ясно. Предполагается (Rooseboom, 1937), что они происходят из молодых гемоцитов (пролейкоцитов). Однако нам не удавалось наблюдать постепенных переходов от пролейкоцитов к гранулярным лейкоцитам. Молодые, но уже сформировавшиеся гранулярные лейкоциты весьма обычны у гиподермы в тесном контакте с ней (рис. 5, *эн*). Зернистость и более крупные размеры отдельных клеток гиподермы подсказывают предположение, что они происходят из гиподермы как у личинок, так и у взрослых насекомых (рис. 5, 6, — *эн*). Деления молодых, но оформившихся клеток зернистых гемоцитов в гемолимфе нам никогда не приходилось наблюдать.

Наряду с этим обращает внимание необычайное сходство по строению, развитию, вероятным функциям рассматриваемых гемоцитов с клетками наружного слоя жирового тела.

Подавляющее число зернистых гемоцитов свободно плавает в гемолимфе. Но наряду с этим большое число их — седентарные — находятся в контакте с различными тканями и в первую очередь с адипоцитами (рис. 3, 4, 5, 6, 7, 8, — *зг*) и внутренним слоем жирового тела (рис. 8, *зг*). Контакт зернистых гемоцитов с отдельными адипоцитами особенно часто наблюдается в период интенсивного роста и развития адипоцитов, например в последней стадии личинки, перед и в период созревания половых продуктов. Растущие и делящиеся дольки внутреннего слоя жирового тела всегда облеплены зернистыми гемоцитами. Они вкраплены в молодые и зрелые дольки жирового тела, окружают яичник, семеприемник, нервную цепочку (рис. 5, *нс*). Адипоциты, с которыми контактируют зернистые гемоциты, растут быстрее, больше накапливают жира. Не ясны: длительность этого контакта и все ли адипоциты нуждаются для своего развития в этом контакте. На фиксированных и окрашенных препаратах (рис. 7, *зг*) часто можно видеть (хотя и не всегда) смещение ядра адипоцита по направлению к зернистому гемоциту и более интенсивное образование здесь белковых гранул. Очевидно, что контакт гемоцитов имеет функциональное значение. Характер наблюдаемых отношений указывает на третью функцию зернистых гемоцитов — секреторную.

Необходимо отметить необычайное внешнее и структурное сходство зернистых гемоцитов с эноцитоидами и нефроцитами, особенно на ранних стадиях развития, что, на наш взгляд, указывает на общность происхождения и подтверждает вероятность секреторной функции, свойственной, по крайней мере, эноцитоидам. Зернистые гемоциты не накапливают трипановой синьки в отличие от эноцитоидов и нефроцитов, т. е. не имеется в этой реакции указаний на экскреторные функции, очевидные у эноцитоидов и нефроцитов.

Адипоциты (рис. 3, 4, 6, 7, 8, — *ад*). Обозначаются чаще всего как трофоциты, сфероциты (Богоявленский, 1932), сферулоидные клетки (Hollande, 1910). После зернистых гемоцитов это наиболее заметные и многочисленные гемоциты гемолимфы.

Форма шаровидная, часто неправильно округлая, либо вытянуто-овальная. Размеры — крупнее гранулярных гемоцитов, в среднем 20—35 μ в диаметре. Окраска светлая, редко с светло-винным или зеленоватым оттенком протоплазмы. Ядро у живой неистощенной клетки не заметно. Оно не окрашивается основными витальными красками (нейтраль-ролом, янус-грюном, метиленовой синькой). Однако в истощенных клетках ядро может окрашиваться нейтраль-ротом в малиновый цвет. Ядро имеет округлую форму (рис. 7, *ад*, *я*). Иногда в клетке обнаруживается два ядра. Их структура лучше всего выявляется реакцией на дезоксирибонуклеиновую кислоту (фиксация спиртом или по Шаудину, окраска по Фельгену).

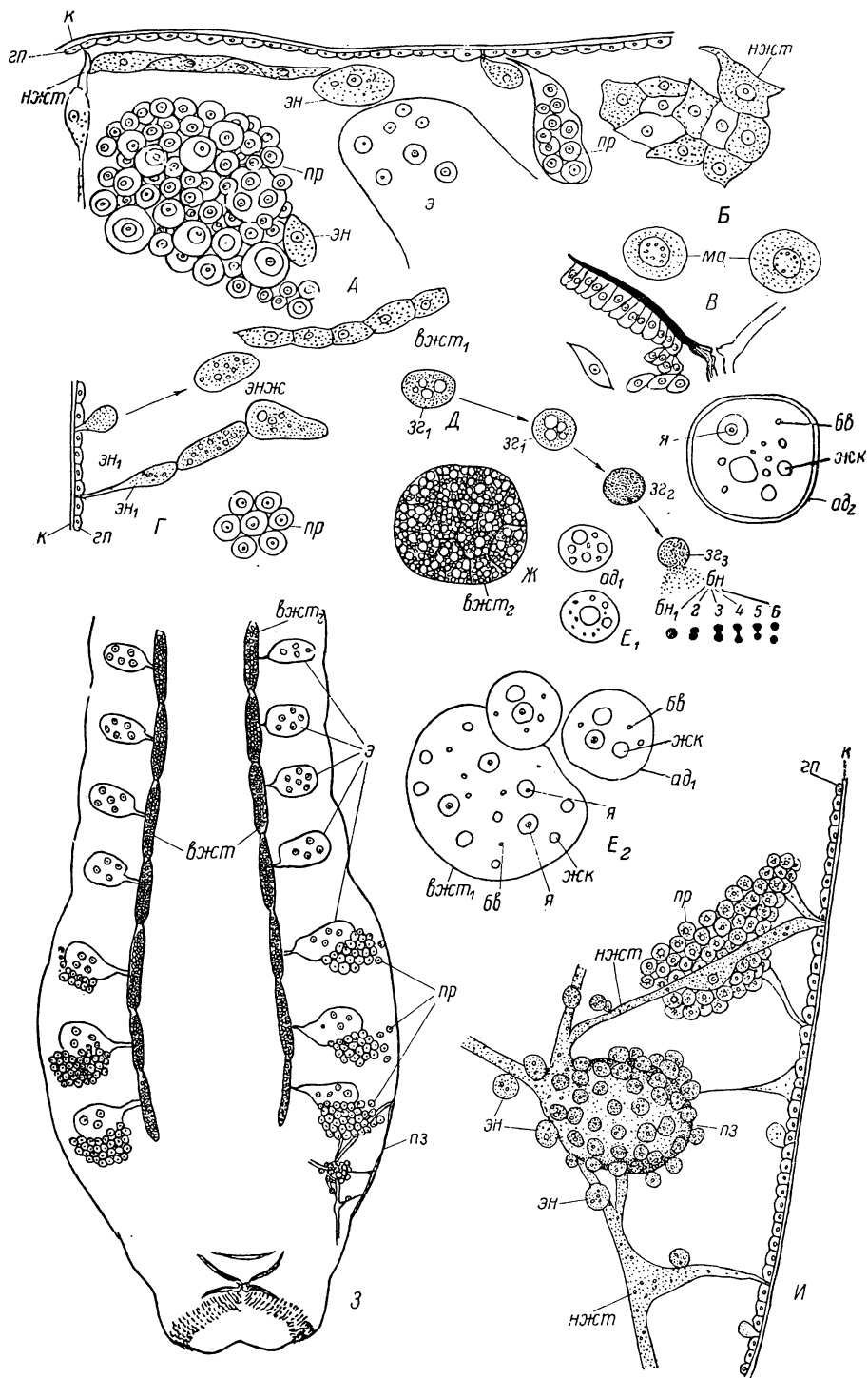


Рис. 6. Очаги кроветворения и развитие гемоцитов у личинки *Eusimulium bicornе* Dor. et Rubz.

А — скопление гемоцитов под гиподермой; В — участок наружного слоя жирового тела сверху; В — гемоциты у заднего конца тела; Г — образование энотидондов; Д — развитие зернистых гемоцитов; Е₁ — молодые адипоциты; Е₂ — долька молодого внутреннего слоя жирового тела и адипоциты; Ж — долька внутреннего слоя жирового тела у зрелой личинки; З — расположение очагов кроветворения в теле личинки; И — зачатки половых органов (?) и гемоциты.

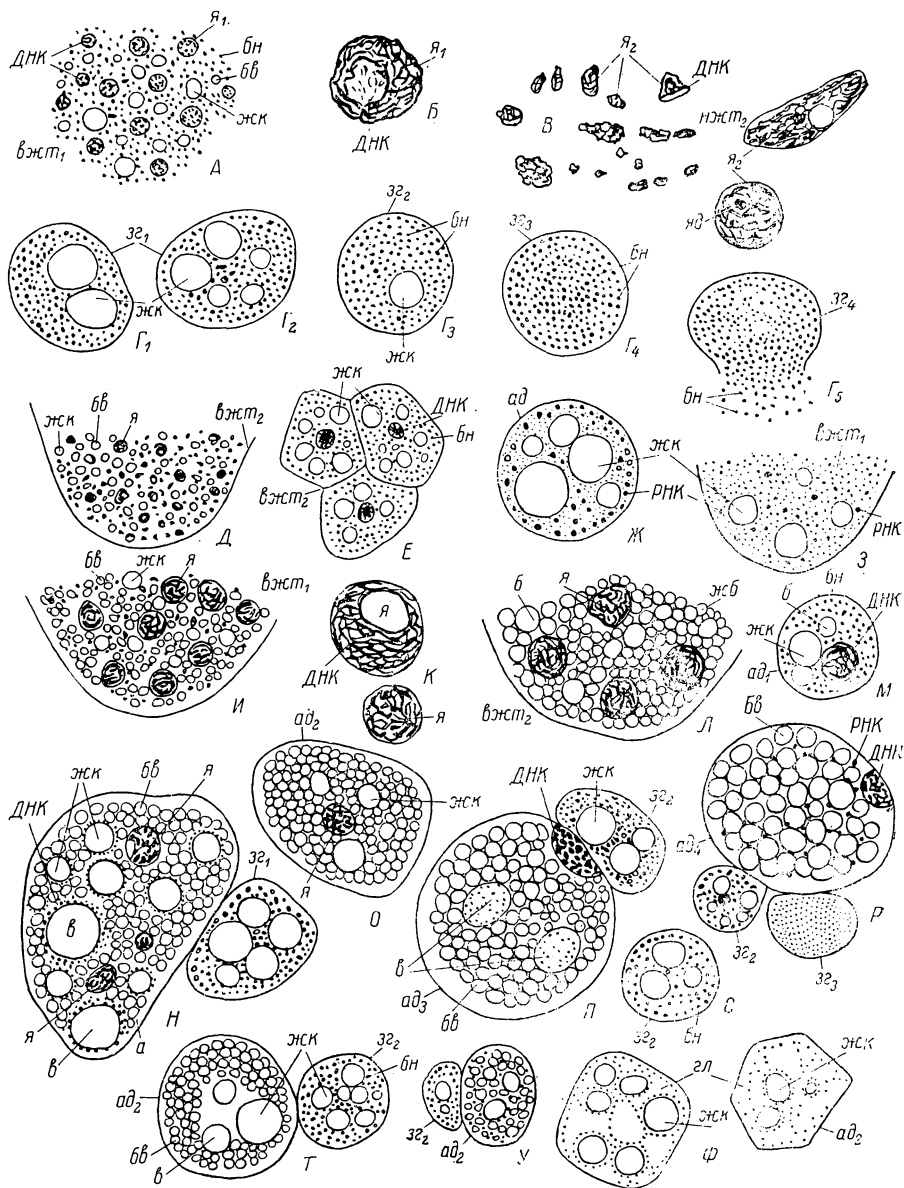


Рис. 7. А—З — *Cnephia lapponica* End., личинки; И—Ф — *Simulium argyreatum* Mg., личинка и куколка.

А — участок внутреннего слоя жирового тела при окраске по Фельгену, фиксация спиртом 96°; Б — ядро клетки жирового тела; В — ядра клеток наружного слоя жирового тела, окраска по Фельгену; Г₁—Г₅ — различные стадии развития зернистых гемоцитов, окраска по Фельгену; фиксация спиртом 96°; Д — участок молодого жирового тела, внутреннего слоя, окраска по Фельгену; Е — более зрелые клетки внутреннего слоя жирового тела, окраска по Фельгену; Ж — адипоцит, окраска по Браше; З — участок молодого жирового тела внутреннего слоя, окраска по Браше, фиксация жидкостью Карнуа; И — личинка, участок внутреннего слоя жирового тела, окраска по Фельгену; К — ядра клеток внутреннего слоя жирового тела, окраска по Фельгену; Л — куколка, участок внутреннего слоя жирового тела, фиксация 96° спиртом, окраска по Фельгену; М — зернистый гемоцит, объект и обработка, как в Л; Н — личинка, двуядерный адипоцит в контакте с зернистым гемоцитом, окраска по Фельгену; О — личинка, обособленный адипоцит, окраска по Фельгену; П — куколка, адипоцит с зернистым гемоцитом, фиксация спиртом, окраска по Фельгену; Р — куколка, адипоцит и зернистые гемоциты, фиксация жидкостью Карнуа, окраска толуидин-блау по Браше; С — куколка, зернистый гемоцит, фиксация жидкостью Шаудина, окраска азур-эозином; Т — куколка, адипоцит и зернистый гемоцит, фиксация спиртом, окраска Hg-Br-Ph-Blau; У — то же, что Т, фиксация жидкостью Карнуа, окраска Hg-Br-Ph-Blau; Ф — куколка, адипоциты, реакция на гликоген (PAS).

Дезоксирибоза расположена в виде неправильных тяжей (хромидий) преимущественно по периферии. Имеется также ядрышко (рис. 7, В, — яд).

Самым заметным элементом зрелых адипоцитов при рассмотрении их в живом виде, являются шаровидные жировые капли разных размеров.

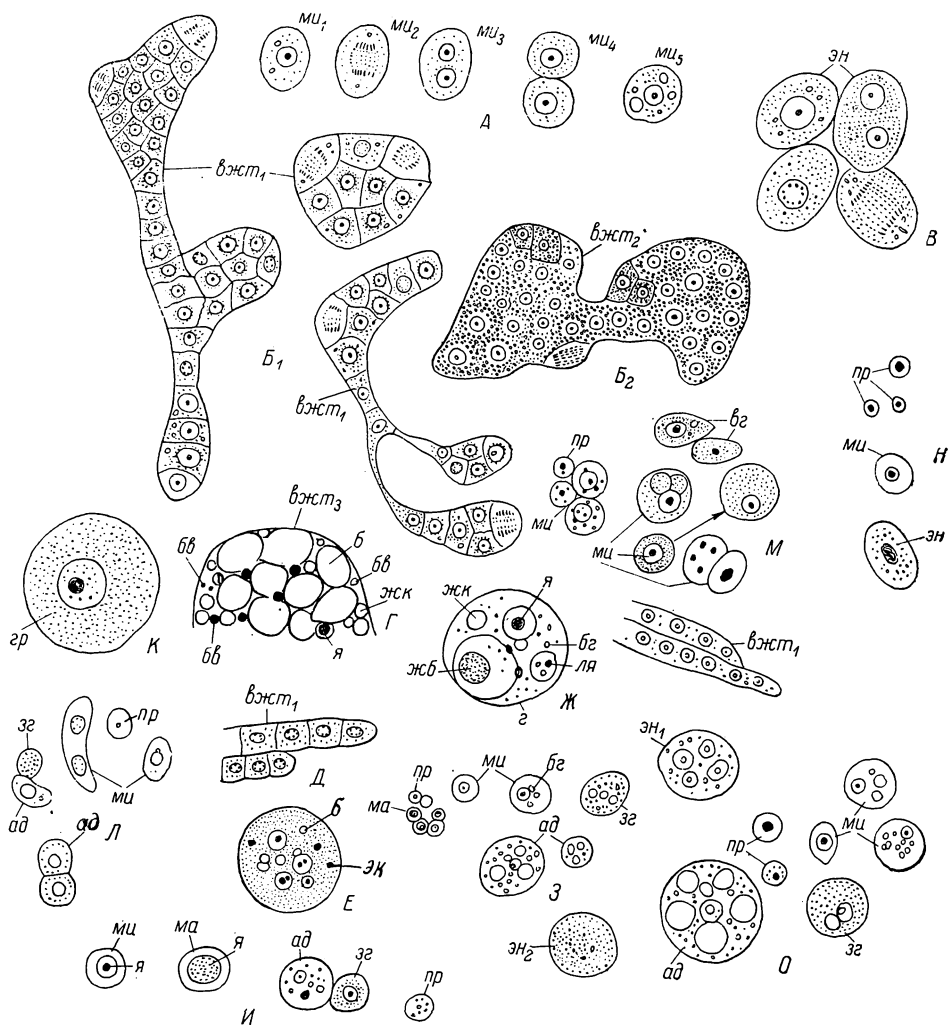


Рис. 8. Гемоциты и жировое тело разных видов.

A — гемоциты *Simulium argyreatum* Mg.; *B* — молодые дольки внутреннего слоя жирового тела у *Cnephia lapponica* End.; *B* — энциты у *Simulium argyreatum* Mg.; *Г* — *И* — *Schönbaueria pusilla* Fries; *Г* — участок дольки внутреннего слоя жирового тела; *Д* — кусочек молодой дольки внутреннего слоя жирового тела; *Е* — стареющий адипоцит; *И* — гемоциты; *К* — грегарина; *Л* — гемоциты у *Gnus cholodkovskii* Rubz.; *М* — гемоциты и молодая долька внутреннего слоя жирового тела у *Odagmia frigida* Rubz.; *Н* — гемоциты у *Schönbaueria pusilla* Fries; *О* — гемоциты у *Simulium palustre* Rubz.

Их жировая природа определяется обработкой суданом III. Они растворяются в спирту и на микроскопических препаратах, обработанных спиртом, места жировых капель являются светлыми пустотами. При окрасках и воздействии спиртом одновременно выясняется, что наряду с гранулами жира в клетке имеются ядро, многочисленные гранулы белка и 1—2 ва-

куоли. Белковые гранулы являются вторым наиболее существенным компонентом адипоцитов. Размеры их одного порядка (около 2—3 μ в диаметре). Форма шаровидная, окраска светлая, структура при всех окрасках представляется гомогенной. При окраске по Фельгену и по Браше они остаются светлыми, т. е. дезоксирибонуклеиновая и рибонуклеиновая кислоты в них отсутствуют. Рибонуклеиновая кислота при окраске толудида по Браше обнаруживается в виде мелких гранул (около 1 μ), разбросанных между белковыми гранулами. Наконец, белковая реакция Hg-Br-Ph-Blau дает отчетливую синюю окраску гранул, что указывает на присутствие протеинов. При окраске азур-эозином белковые гранулы розово-фиолетовые, т. е. дают нечто среднее между окраской оксигемоглобина и цитоплазмы. Реакция PAS обнаруживает в адипоцитах мелкие гранулы гликогена. Весьма постоянны в адипоцитах сферические вакуоли в числе 1—2. В живой клетке они не отличимы от жира-белковых капель. Но уже при окраске витальными красками, например нейтраль-ротом, они окрашиваются в малиновый цвет. Реакция Фельгена не обнаруживает в вакуоли дезоксирибонуклеиновой кислоты. Она остается светлой, и ее можно отличить от гранул белка лишь по более крупным размерам (около 4 μ). Реакция Браше обычно выявляет вакуоль светло-голубой окраской, т. е. в ней, как и в протоплазме, имеется рибонуклеиновая кислота. Реакция Hg-Br-Ph-Blau не обнаруживает заметных отличий вакуоли от протоплазмы.

Чрезвычайно демонстративны изменения количества жира и белка, а также размеров и строения адипоцита в процессе его роста и развития. Вакуоль, единичные гранулы белка и жира обнаруживаются в молодых адипоцитах, когда они еще делятся (рис. 8, *ад*). Однако в молодых адипоцитах и жир, и белок составляют в протоплазме клетки ее ничтожную долю. Размеры клетки — около 15—20 μ . Диаметр ядра и вакуоли — наиболее заметных элементов молодых адипоцитов — составляет около $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{3}$ диаметра клетки. По мере роста клеток, наиболее интенсивного в последней стадии личинки, в них резко увеличивается количество жиров. Размеры клетки возрастают до 30—35 μ . Жировые капли составляют основную массу молодой зрелой клетки. В этой фазе развития клетки уже не делятся. В наступающий затем период перед их потреблением (в процессе жизнедеятельности и созревания половых продуктов) жиры превращаются в белок. Уменьшение количества жировых капель и увеличение числа белковых гранул протекают в обратной сопряженности, т. е. налицо процесс, аналогичный описанному для зернистых гемоцитов. Интимные биохимические взаимоотношения между ядром, вакуолей, жировыми и белковыми гранулами, конечно, не выяснены. Однако структурно адипоциты совершенно иные, нежели в зернистых гемоцитах. Ядро здесь хотя и меняется в размерах, форме, по местоположению, но не исчезает до конца жизни клетки. Дезоксирибонуклеиновая кислота ограничена рамками ядра и не появляется вокруг белковых гранул, хотя и имеется фиолетовая окраска жира-белковых гранул, как в зернистых гемоцитах. Белковые гранулы возникают здесь рядом с ядром, вокруг ядра, рядом с вакуолей и жировыми каплями, но взаимоотношения ядра с белковыми и жировыми гранулами иные, нежели в зернистых гемоцитах. Белковые гранулы не окружают жировые капли и не дают цитологических картин непосредственного воздействия белковых гранул на жир. Накопление белков в процессе развития клетки здесь осуществляется, по-видимому, иным путем. Возможно, что к этому процессу имеет отношение, помимо ядра, и контакт адипоцитов с зернистыми гемоцитами. Количество белковых гранул, как отмечено, возрастает к периоду зрелости клетки, но нам никогда не удавалось наблюдать ни в клетке, ни в гемолимфе картин деления белковых гранул адипоцитов, столь характерных для гранул зернистых гемоцитов. Гранулы белка и здесь сильно

разнятся в размерах; мелкие гранулы белка разбросаны среди крупных по всей клетке, и нельзя сказать, чтобы они были приурочены по своему местоположению к ядру, вакуолям или жировым каплям, хотя и располагаются преимущественно группами. При голодании количество белковых гранул в клетках сокращается, жировые капли сперва умножаются, затем также почти полностью исчезают. В клетках появляются так называемые ложные ядра, представляющие скопления продуктов обмена — мочекислые конкреции. Судя по этому, белок может растворяться и поступать в гемолимфу осмотическим путем, через оболочку адипоцита. У самок в период созревания половых продуктов весьма обычна картина разрыва клетки и поступления ее содержимого в гемолимфу (рис. 3, *ад₃*, 6, *Д*, *зз₃*). При этом ядро, мочевые отложения, остатки жира и белка, хорошо заметные и без окраски на живой клетке, поступают в гемолимфу. Очевидно, все элементы ее подвергаются в гемолимфе растворению и частично утилизируются, частично выводятся.

Генетически адипоциты связаны сперва с зачатковыми мезодермальными клетками, и предположительно происходят из них путем развития и дифференцировки. Наибольшее количество зрелых адипоцитов наблюдается у зрелой, готовой к окуклиению личинки, еще более у куколки. Их много у свежесотродившихся, не израсходовавших своих питательных запасов, взрослых особей. Жизнедеятельность, рост и развитие половых органов сопровождаются исчезновением адипоцитов. У самки с зрелыми яйцами, как и у голодавших особей, адипоциты почти вовсе отсутствуют.

Из набросанной картины строения, развития и значительного изменения числа адипоцитов намечается их функция. Это прежде всего клетки, резервирующие запасные питательные вещества: жир, белок, гликоген, потребляемые в первую очередь в процессе жизнедеятельности, роста и развития организма и особенно в период развития половых продуктов.

Прочие клеточные элементы. Среди других гемоцитов, которые не могут быть отнесены ни к одной из рассмотренных групп, следует прежде всего отметить крупные, веретеновидные, гигантские клетки, достигающие длины $\sim 80-90 \mu$ в диаметре $\sim 30 \mu$, встречающиеся у самцов и обнаруженные, в частности, у *Gnus cholodkovskii* Rubz. В гемоцитах обнаруживаются (суданом) капли жира. При окраске нейтраль-ротом выявляются вакуоли и зернистость, подобная той, которая наблюдается в железистых клетках; гемоциты этого рода редки, функциональное значение их не известно. Морфология этих гемоцитов наводит на мысль о секреторных функциях.

Далее надо отметить большое число различных мелких гемоцитов (от 5 до 15 μ), появляющихся при заражении хозяина (личинки или имаго) паразитами. Их относительные количества и, по-видимому, даже структура варьируют при заражении разными паразитами: мермисы дают одну картину, споровики другую, грегарины третью и т. д. Большинство этих гемоцитов по размерам, форме и структуре сходны чаще всего с пролейкоцитами, микронуклеоцитами и макронуклеоцитами. Полагаем, что они происходят из пролейкоцитов, макро- и микронуклеоцитов, и, таким образом, являются их патологическими вариантами. Развитие и динамика численности этих гемоцитов, равно как и их функции, совершенно не изучены.

Наружный слой жирового тела (рис. 2, *А*, *нжст*). Наружный слой жирового тела у свежесотродившихся личинок I стадии представляется наиболее развитой тканью среди прочих клеточных элементов гемолимфы. Он состоит из обособленных клеток под гиподермой, встречающихся от переднего края груди до последних сегментов брюшка. Отчетливо выражено поsegmentное расположение отдельных клеток (рис. 1, *А*). В каждом сегменте насчитывается чаще всего около 12 клеток. Расположение их закономерно, как можно видеть из рис. 1, *Б*, хотя и своеобразно в деталях у отдельных видов. Форма клеток на первых стадиях развития, когда они рас-

положены еще обособленно, чаще всего неправильная, веретеновидная, звездчатая, реже округлая (рис. 3 и 4). Размеры клеток сильно варьируют от 3—10 μ в поперечнике до 10—30 μ в длину. Протоплазма светлая, иногда слабо окрашена в винно-желтый цвет. Клетки богаты белковыми, жировыми и иными включениями. Преобладают жировые включения, интенсивно поглощающие судан III, в виде сферических капель различных размеров. Иногда капли наполняют клетку, соприкасаясь одна с другой в виде цепочки.

Белковые включения — в двух формах. Первая форма белковых веществ — в виде равновеликих, темно окрашенных «пигментных», чаще всего сферических, более или менее равновеликих зернышек, размером около 1 μ . Вторая форма — округлые светлые глыбки неправильной формы, чаще всего округло-овальные, различных размеров, обычно от 2—3 до 5—7 μ . Они хорошо красятся базофильными красками. Миллоновой реакцией выявляется их белковая природа.

Протоплазма вязкая, судя по неподвижности «пигментных» и жировых капелек. Помимо жира и белков, в клетках обнаруживаются вакуоли, интенсивно красящиеся нейтраль-ролом. Ядро клеток на свежем мазке не заметно и выявляется базофильными красками. Подобный же характер имеют клетки наружного слоя жирового тела и у молодых личинок II стадии (рис. 3, *нжт*). Начиная со II стадии количество клеток наружного слоя жирового тела быстро увеличивается. В своем местоположении они связаны с гиподермой. На рис. 5 (*нжт*₁, *нжт*₂) показаны прерывистые цепочки образования клеток наружного слоя жирового тела с недифференцированными клетками гиподермы. Характерно, что у молодых клеток среди включений преобладает «пигментная» зернистость; жировые капли не заметны. Ядро отчетливо видно на живых клетках. По мере увеличения количества клеток они образуют сперва тяжи, сливающиеся в сетку. Постепенно образуется более или менее сплошной слой. Там, где клетка соприкасается одна с другой, у них возникает полигональная форма (рис. 5, *нжт*₂). По мере роста и развития клетки наружного слоя жирового тела то наполняются жировыми каплями, то снова теряют их. Крупные белковые глыбки в них свойственны преимущественно младшим стадиям развития личинок (рис. 3, *бг*). У личинок старшего возраста преобладают «пигментные» белковые зерна. При голодании белки и жиры клетки потребляются. Жировые капли и белковые глыбки уменьшаются в размерах, протоплазма клеток разжижается, о чем можно судить по тому, что «пигментные» белковые зерна становятся подвижными. Оболочка клеток в известные моменты разрывается, и «пигментные» зерна поступают в гемолимфу. Окраска клеток варьирует у личинок разных видов: светло-желтоватая, зеленоватая, коричневатая. Весьма интересно, что наряду с окрашенными клетками встречаются клетки не окрашенные, без пигментных зернышек, с гомогенной протоплазмой и без белковых гранул (рис. 3, *нжт*). В остальных отношениях по форме, величине клетки, строению ядра светлые клетки не отличаются от окрашенных. Важно отметить, что между окрашенными и светлыми клетками нет переходов. Либо это клетка светлая, не окрашенная и совсем без «пигментных» зернышек, либо она снабжена всеми элементами зернистости.

В период линек, при окуклинии и метаморфозе ткань наружного слоя жирового тела истощается. Белок из клеток исчезает, клетки жира становятся немногочисленными и мелкими.

Клетки наружного слоя жирового тела находятся обычно в тесном контакте с трахеями. Нередко удается проследить окончания трахеол в гиподерме в точках роста и развития молодых клеток. Наружный слой жирового тела нередко обволакивает трахеи, а также имагинальные диски у зрелых личинок (рис. 5, *ид*). Отдельные лопасти и тяжи часто соединяют

наружный слой жирового тела с гиподермой, особенно в точках возникновения молодых гемоцитов (пролейкоцитов — рис. 5, а). Количество клеток наружного слоя жирового тела с ростом личинки увеличивается, однако не в такой степени, как у внутреннего слоя жирового тела. Количество жиров и белков непрерывно меняется, причем наибольшие изменения наблюдаются в периоды метаморфоза. У взрослых насекомых наружный слой жирового тела хорошо развит, интенсивно функционирует. «Пигментные» белковые зерна особенно обильны сразу после вылупления имаго. Морфологически, судя по окраске Фельгена, Браше, азури-эозином и витальными красками (трипановой синькой, янус-грюном, нейтраль-ротом и метиленовой синькой), клетки наружного слоя жирового тела очень сходны с зернистыми гемоцитами. Дезоксирибонуклеиновая кислота обнаруживается в ядрах и вокруг жировых вакуолей; рибонуклеиновая — в протоплазме и вакуолях, белковые гранулы красятся Hg-Br-Ph-Blau и т. д. Количества отдельных элементов клетки и их изменения в процессе развития и старения клеток сходны с таковыми для зернистых гемоцитов. Отсюда мы заключаем о сходстве их функций в организме насекомого.

Функции наружного слоя жирового тела разнообразны, судя по картине его развития, по строению и содержанию клеток, по динамике изменения содержимого клеток, по связи с другими тканями. Среди важнейших функций представляются вероятными следующие:

- 1) резервация жиров, белков и гликогена;
- 2) участие в промежуточном обмене; ассимиляция, трансформация и диссимиляция белков и жиров;
- 3) секреторная — по отношению к молодым гемоцитам и имагинальным дискам.

Роль наружного слоя жирового тела особенно существенна у личинок младших стадий. У личинок старшего возраста и у имаго функции резервирования питательных веществ выполняются преимущественно другими тканями и главным образом внутренним слоем жирового тела.

Внутренний слой жирового тела (рис. 2, Б, В; рис. 3, 4, 5, 6, 7, 8, — *вжст*). Внутренний слой жирового тела у свежес вылупившихся личинок представлен группой мелких округлых клеток (~5 μ в диаметре), обособляющихся еще в эмбриональном развитии, но внешне вначале слабо отличающихся от других мезодермальных клеток (рис. 3, 5, — *вжст*). Наибольшее их количество, иногда в виде цепочки, обнаруживается вокруг заднего отдела средней кишки. Посегментное расположение, подобное описанному для клеток наружного слоя жирового тела, здесь не выражено. Общие размеры внутреннего слоя жирового тела, по сравнению с наружным у личинки I-й стадии и в начале II стадии, незначительны. То же можно сказать и про запасные включения. Они обнаруживаются в молодых клетках, но в виде мельчайших капелек жира, мелких вакуолей и одинаковых гранул белка (рис. 3, *вжст*₁). Во II и III стадиях у личинки наблюдается интенсивный рост жирового тела, о чем можно заключить по частоте митозов (рис. 8, *вжст*_{1, 2}). В молодой ткани наблюдаются многочисленные митозы (рис. 8, *вжст*₁). Следует отметить чрезвычайное разнообразие формы долек жирового тела уже на ранних этапах развития, при внешнем сходстве отдельных клеток. Они располагаются то в один слой, то в два или три слоя, то удлинненными лопастями, то в виде грибков и т. п. (рис. 8). Даже близкие виды заметно отличаются по форме развивающихся долек молодого жирового тела. Как правило, в тесном контакте с интенсивно делящимися клетками жирового тела находятся энцитойды (рис. 6, А, эн; рис. 8, В).

В предпоследней личиночной стадии внутренний слой жирового тела невелик. Лишь на последней стадии личинки он достигает более или менее значительных размеров; его дольки различных размеров встречаются во всех грудных и брюшных сегментах, но наибольшее количество их сосредото-

точено в задней части тела личинки вокруг заднего отдела средней кишки (рис. 2, Б, В). В клетках на первом месте по количеству вещества стоят жиро-белковые гранулы, затем интенсивно красящиеся нейтраль-ротом и в небольшом количестве белковые гранулы. Характерной особенностью этого этапа в развитии жирового тела являются относительно небольшие размеры капелек жира и умеренные размеры клеток (около 20 μ в диаметре). Митозы редки или не наблюдаются вовсе. Ядро среди резервных отложений на живой клетке не заметно, но границы клеток обычно отчетливы. Контакт энцитотидов весьма обычен. Ядро окрашивается базофильными красками (например, трипановой синькой).

В последней личиночной стадии клетки жирового тела не умножаются заметным образом в числе, но сильно увеличиваются в размерах, главным образом за счет дальнейшего накопления жиров и жиро-белковых отложений. Размеры клеток достигают 30—40 μ . Отдельные мелкие капли жира сливаются в более крупные и иногда, как например у *Simulium morsitans longipalpe* Belt., почти вся клетка заполняется одной каплей жира. Форма клеток, их размеры, относительная величина, количество и расположение капелек жира в них чрезвычайно своеобразны для каждого вида. Размеры долек жирового тела сильно увеличиваются. Количество отдельных долек колеблется около 100. Их расположение в теле своеобразно для каждого вида, по размерам и форме они сильно варьируют у отдельных особей одного вида. Максимальных размеров внутренний слой жирового тела достигает к моменту окукления. Размеры его и, судя по данным окрашивания, биохимический состав весьма не одинаковы у разных видов. Внутренний и наружный слой жирового тела особенно велики у личинок растительноядных видов. Внутренний слой жирового тела у *Prosimulium alpestre* Dor. и *rt. Rubz.* по меньшей мере вдвое больше по объему, чем у кровососущих видов, например, у *Gnus cholodkovskii* Rubz. (рис. 2, Б, В).

Накопленное личинкой к концу ее развития жировое тело переходит к взрослому насекомому. В процессе метаморфоза жировое тело претерпевает изменения, очень различные у растительноядных и кровососущих видов. У облигатно растительноядных видов во время метаморфоза жировое тело в большей или меньшей мере потребляется. Отрождающиеся из куколок самки *Cnephia lapponica* End. сохраняют лишь остатки внутреннего слоя жирового тела, зато у них яичники достигают почти конечного развития уже к моменту вылупления самок. У видов, самки которых нуждаются в дополнительном питании (кровью или растительными веществами), жировое тело претерпевает количественные и качественные изменения; его размеры уменьшаются, если самка долго живет, не получая дополнительного питания; оно заметно увеличивается вскоре после кровососания. У свежесотворившихся самок факультативных кровососов *Boophthora erythrocephala* De Geer и *Odagmia ornata* Mg. свободных жировых капель, красящихся суданом III, во внутреннем слое жирового тела либо не обнаруживается вовсе, либо их мало. Клетки заполнены белковыми гранулами. Суданом они вначале не красятся. Но уже через сутки или быстрее в лабораторных условиях содержания в жировом теле появляются капельки жира, интенсивно впитывающие судан III.

Во всех случаях развитие и созревание половых продуктов сказывается уменьшением размеров жирового тела, к моменту же созревания половых продуктов почти полным его исчезновением. Отсюда можно заключить, что резервы внутреннего слоя жирового тела в основном являются резервами, необходимыми для созревания половых продуктов, но они могут потребляться и для поддержания жизни в онтогенезе.

Наблюдения за изменением формы и содержания клеток путем окрашивания различными красками обнаруживают разнообразную в деталях у разных видов, но сходную в схеме картину изменений. Эта картина очень сходна

с таковой для адипоцитов. Реакции на различные белки (ДНК, РНК и др.) дают те же самые результаты (см. выше, стр. 45). В период интенсивного потребления резервов (созревание половых продуктов, голодание, поиски добычи) исчезает прежде всего гликоген. За гликогеном начинается потребление жиров. Жиро-белковые гранулы трансформируются в гранулы жира и белка. Затем капельки жира уменьшаются в размерах. Вместо них умножаются светлые белковые гранулы. Жидкое содержимое клетки, судя по уменьшению размеров жировых долек, диффундирует в гемолимфу, откуда потребляется разными тканями. Наряду с этим на препаратах нередко удается наблюдать разрыв оболочки клетки и массовый выход в гемолимфу белковых гранул (рис. 3, *ad*). У неистощенной самки гемолимфа переполнена белковыми гранулами как наружного, так и внутреннего слоев жирового тела наряду с капельками жира. При голодании и к моменту завершения развития половых продуктов гранулы белка и капли жира исчезают из гемолимфы. В опустевших клетках жирового тела хорошо видны ядра, отдельные капли жира, гранулы белка и уратов (рис. 8, *E*). Витальное окрашивание внутреннего слоя жирового тела показывает биохимическую и, очевидно, функциональную неравноценность различных по размерам и форме отдельных долек жирового тела. Различные дольки и одна и та же долька в разных участках имеют неодинаковую реакцию pH, что ясно видно при окраске нейтраль-ролом. Как правило, в первую очередь расходуются мелкие дольки, потом черед доходит до более крупных.

Функциональное значение внутреннего слоя жирового тела заключается в основном в накоплении, сохранении, трансформации и реализации запасных питательных веществ при созревании половых продуктов. Судя по нахождению гранул уратов в старых, истощенных жировых клетках, они выполняют также экскреторные функции. Специализированных мочевых клеток в жировом теле, подобно тому как это указывается для других насекомых, у мошек не обнаружено. Равным образом во внутреннем слое жирового тела не обнаружено и клеток с симбиотическими микроорганизмами.

ВЫВОДЫ

Оформленные элементы гемолимфы постэмбриональных фаз развития мошек по генезису (а некоторые элементы и по строению) могут быть разделены на 2 группы. К первой группе клеточных элементов, связанных в постэмбриональном развитии с гиподермой, относятся эноциты, эноцитойды, зернистые гемоциты и наружный слой жирового тела. Сюда же нужно отнести элементы гемолимфы, возникающие в результате распада зернистых гемоцитов: темно окрашенные белковые гранулы и желтоватые капли жира. Вторая группа клеточных элементов происходит из обособляющихся в процессе эмбрионального развития гемоцитобластов, постоянно имеющих в полости тела. Сюда относятся: пролейкоциты, макронуклеоциты, микронуклеоциты, веретенovidные гемоциты, фагоциты, адипоциты и внутренний слой жирового тела. Сюда же нужно отнести и некоторые неклеточные, оформленные элементы — прозрачные гранулы белка и бесцветные капли жира, оказывающиеся в гемолимфе после распада адипоцитов. Генетическая связь (в постэмбриональном развитии) первой группы клеточных элементов с гиподермой, а второй — с гемоцитобластами, не исключает общности их происхождения из мезодермальных зачатков в эмбриональном развитии, так же как не все гемоциты второй группы происходят непосредственно из гемоцитобластов. Часть их (микронуклеоциты, макронуклеоциты, веретенovidные гемоциты, фагоциты) является лишь этапами развития пролейкоцитов. Однако возможность взаимного превращения этих гемоцитов, а также тождество пролейкоци-

тов, из которых происходят эти различные в дефинитивном состоянии гемоциты, представляются недоказанными и спорными. К размножению делением в обеих группах способны лишь молодые, неоформившиеся клетки (пролейкоциты, макро- и микронуклециты, а также молодые клетки жирового тела). В дефинитивном состоянии зрелые зернистые гемоциты, адипоциты, клетки наружного и внутреннего слоев жирового тела утрачивают способность к размножению. Очаги массового образования эноцитов и пролейкоцитов расположены посегментно в брюшных сегментах тела личинки. Образование пролейкоцитов в массе наблюдается в трех последних сегментах брюшка на II—III стадии развития личинки.

При общности происхождения разные гемоциты обеих групп имеют резко различное строение и различные функции. Одни из них специализированы как генеративные клетки, дающие начало другим (пролейкоциты и, возможно, макронуклециты), другие — как секреторные (эноциты), в третьих, наряду с секреторными предполагаются и экскреторные функции (эноцитопиды), четвертые выполняют в организме защитные функции (фагоциты и, возможно, микронуклециты).

Подавляющая масса клеточных элементов внутренней среды насекомого составляет зернистыми гемоцитами, адипоцитами, наружным и внутренним слоем жирового тела. Функционально — это главное место накопления резервов и промежуточного обмена: ассимиляции, диссимиляции и экскреции. Хотя названные функции имеются у всех четырех названных категорий клеточных элементов, однако не подлежит сомнению, что в конкретном физиологическом и биохимическом выражении функции эти различны. Они более сходны между собой, с одной стороны, у зернистых гемоцитов и наружного слоя жирового тела, с другой — у адипоцитов и внутреннего слоя жирового тела. На это указывает прежде всего сходство строения зернистых гемоцитов и клеток наружного слоя жирового тела, адипоцитов и клеток внутреннего слоя жирового тела. Отличия в функциях свободных зернистых гемоцитов от клеток седентарной ткани наружного слоя жирового тела, по-видимому, связаны с их мобильностью. Резервы зернистых гемоцитов потребляются в первую очередь, процессы диссимиляции, ими осуществляемые, носят локальный характер. То же можно сказать и об отличиях адипоцитов от клеток внутреннего слоя жирового тела. Физиологически неравноценны между собой в организме и различные дольки внутреннего слоя жирового тела. В первую очередь потребляются адипоциты, затем мелкие и, наконец, крупные дольки жирового тела.

Различия в биохимической природе накапливаемых резервов, в характере процессов ассимиляции, диссимиляции и экскреции у зернистых гемоцитов и наружного слоя жирового тела, с одной стороны, адипоцитов и внутреннего слоя жирового тела, с другой, носят глубокий и принципиальный характер. Это выражается прежде всего в различных видимой структуре клеток и в их неодинаковой реакции на разные красители и иные реактивы. Жиры и белки первых окрашены, у вторых — бесцветны. Реакция Фельгена на дезоксирибонуклеиновую и реакция Браше на рибонуклеиновую кислоты обнаруживают их у первых не только в ядре, но и в белковых гранулах, а также вокруг капель жира. Реакция Фельгена у вторых обнаруживает дезоксирибонуклеиновую кислоту лишь в ядре, а рибонуклеиновую в виде мелких зернышек между белковыми гранулами; в последних она отсутствует. Это различие весьма существенно. Как ныне считается, дезоксирибонуклеиновая и рибонуклеиновая кислоты имеют ближайшее и прямое отношение к биосинтезу белка. Рибонуклеиновая кислота входит в состав цитоплазмы, микросом, митохондрий, пластид, зерен волютина и клеточного ядрышка. Особо значительные ее количества накапливаются в растущих и секреторных клетках. В то время как рибонуклеиновая

кислота характерна для цитоплазмы, дезоксирибонуклеиновая кислота сосредоточена преимущественно в ядре клетки. Она обнаружена в митохондриях.

Как уже сказано, процессы образования белковых гранул протекают по-разному в наружном и во внутреннем слоях жирового тела. Природа белковых гранул, так же как и жиров, существенно различна, что выявляется как реакциями Фельгена и Браше, так и особенно при окраске Hg-Br-Ph-Blau. Эта реакция указывает на преобладание протеинов (без ДНК) в адипоцитах и клетках внутреннего слоя жирового тела.

Наружный слой жирового тела бывает относительно сильно развит преимущественно на младших стадиях развития личинки, внутренний же слой и адипоциты достигают максимального развития перед окукливанием. Зернистые гемоциты и адипоциты особенно многочисленны в период метаморфоза. Зернистые гемоциты способны развиваться без контакта с адипоцитами и внутренним слоем жирового тела; последним в развитии необходим контакт с зернистыми гемоцитами. Таким образом, наружный и внутренний слой жирового тела, равно как и зернистые гемоциты, существенно отличаются как морфологически, так и функционально, хотя биохимическая и физиологическая природа этих различий остаются невыясненными.

Все названные клеточные элементы с их резервами (белками, жирами, углеводами) потребляются в процессе жизнедеятельности и развития половых продуктов. Их диссимиляция, растворение, миграция к отдельным органам и в особенности к яичникам, трансформация в желток яйца и завершение развития яиц требуют дополнительного потребления воды, питания углеводами, а иногда и белковой пищей — кровью. Роль дополнительного питания в балансе резервов жирового тела, зернистых гемоцитов и адипоцитов почти не выяснена.

Количество гемоцитов и размеры жирового тела сильно изменяются в процессе развития. Относительные размеры наружного слоя жирового тела более постоянны, нежели внутреннего слоя. Последний может полностью исчезать при голодании и к моменту завершения развития половых продуктов; наружный слой жирового тела появляется раньше и сохраняется до смерти особи, хотя количество жиров и белков, производимых им, в абсолютных количествах кажется меньше. Количество жиров, белка и гликогена в жировом теле и гемоцитах закономерно меняется в процессе развития. У личинок младшего возраста их не много; преобладают окрашенные жиры наружного слоя жирового тела и резервы зернистых гемоцитов. Во время линек гликоген исчезает или его становится мало. С ростом личинки умножаются и растут клетки внутреннего слоя жирового тела. У зрелой личинки они нагружаются жирами. Во время метаморфоза жировое тело подвергается дезинтеграции. Параллельно с уменьшением количества жира увеличивается количество белка. У свежесотродившихся особей жиров может быть мало и то преимущественно в виде свободных капель в гемолимфе. Уже в первые часы жизни взрослого насекомого наблюдается превращение белка или, вернее, жиро-белковых гранул в жиры. Отношения между ядром, белковыми гранулами и жировыми включениями не одинаковы в зернистых гемоцитах и адипоцитах. Контакт белковых гранул зернистых гемоцитов с жировыми каплями в плазме, как и в клетках, сопровождается расщеплением и растворением капель жира. При голодании темно окрашенные белковые гранулы потребляются в последнюю очередь. Белковые гранулы всех родов расщепляются в гемолимфе при участии самой гемолимфы или невидимых при обычных увеличениях микроскопа агентов.

В адипоцитах и клетках внутреннего слоя жирового тела белковые гранулы подобной роли не обнаруживают. Их возникновение и развитие находятся в тесной зависимости с развитием ядра.

Особый интерес представляет биологическая природа белковых гранул зернистых гемоцитов и наружного слоя жирового тела. Против их возможной роли как темного пигмента-конденсатора тепла говорит их развитие под непрозрачной кутикулой взрослого насекомого и отсутствие отчетливых проявлений «фототропизма» у личинок с прозрачной кутикулой.

Белковая природа гранул, высокая биологическая активность, видовая стабильность формы и размеров, появление их еще в яйцеклетке на самых ранних этапах развития фолликулов, иными словами — закономерная передача потомству, самостоятельное и как бы независимое размножение путем деления внутри клетки, функциональная роль (отношение к расщеплению жиров, синтезу белков, немыслимые без выделения энзимов), наконец необычайное морфологическое и функциональное сходство с доказанными и широко распространенными у членистоногих симбиотическими бактериоидами (см. например, Кузнецов, 1953; Buchner, 1953; Wigglesworth, 1952; Toth, 1951, и др.) наводят на мысль о возможном сходстве биологической природы этих белковых образований с бактериоидами.

С общебиологической точки зрения не исключено, что гранулы являются весьма специализированными симбиотическими бактериоидами, ставшими необходимыми органеллами клетки и выполняющими специальные функции.

Подобная мысль высказывалась неоднократно; в особенности она вероятна для кровососущих двукрылых.

ЛИТЕРАТУРА

- Богоявленский К. С. 1832. О форменных элементах крови насекомых. Архив анат., гистол. и эмбриол., 11, 2 : 361—387.
- Кузнецов Н. Я. 1953. Основы физиологии насекомых, 2. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—402.
- Ларченко К. И. 1956. Закономерности онтогенеза насекомых. Тр. ЗИН АН СССР, XXIII : 5—214.
- Поспелов В. П. 1910. Постэмбриональное развитие и имагинальная диапауза у чешуекрылых. Зап. Киевск. общ. ест., 2, 6 : 163—418.
- Рубцов И. А. 1955. Об изменениях активности кровососущих мошек в связи с гонотрофическим циклом. Тр. ЗИН АН СССР, 21 : 353—364.
- Рубцов И. А. 1956а. Питание и факультативность кровососания у мошек (*Diptera, Simuliidae*). Энтомолог. обозр., 35, 4 : 731—751.
- Рубцов И. А. 1956б. Фауна СССР. Насекомые двукрылые, VI, 6 : 1—859.
- Рубцов И. А. 1958. Гонотрофический цикл у кровососущих видов мошек. Паразитол. сборн. Зоолог. Инст. АН СССР, 18 : 239—254.
- Buchner P. 1953. Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Microorganismen. Basel—Stuttgart : 1—771.
- Epure E. 1937. Observations sur le corps gras des larves de *Simulium*. Arch. Zool. Exp. Gen., 79 : 17—23.
- Hollande A. C. 1910. Etude histologique comparée du sang des insects. Arch. Zool. Exp. Gen., 6 : 283—323.
- Mazia D., P. A. Brewer a. M. Alfert. 1953. The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromphenol blue. Biol. Bull., 104 : 57—67.
- Pardi L. 1939. I corpi grassi degli insetti. Redia, 25 : 87—288.
- Rooseboom M. 1937. Contribution à l'étude de la cytologie du sang certain insectes, avec quelques considérations générales. Arch. Neerland. Zool., 2 : 432—559.
- Scriban J. A. et G. Dragut. 1935. La structure du corps adipeux chez *Simulium*. Bull. Hist. Appl., 12 : 95—99.
- Toth L. 1951. Die Rolle der Microorganismen in dem Stickstoff-stoffwechsel der Insecten. Zool. Anz., 146, 7—8 : 191—197.
- Wigglesworth V. B. 1952. Symbiosis in bloodsucking insects. Tijdschrift voor Entomol., 45, 1—2 : 63—69.

SUMMARY

Formed elements present in the haemolymph of blackflies (*Simuliidae*) can be classified into eleven groups: oenocytes, oenocytoids, granular haemocytes and the external layer of the fat body (all derived from the hypoderm in the course of post-embryonic development), proleucocytes, macronucleocytes, micronucleocytes, fusiform haemocytes, phagocytes, adipocytes and the internal layer of the fat body (all derived directly from haemocytoblasts). Micronucleocytes, macronucleocytes, fusiform haemocytes and phagocytes are all derived from externally similar proleucocytes; it is disputable whether these maternal proleucocytes are actually identical; nor has the possibility of mutual transformation of all the above named haemocytes ever been proved. Only young haemocytes (proleucocytes, macro- and micronucleocytes, young adipose cells) are capable of mitotic cell-division. Haemocytes are specialized in functions. Oenocytes are secretory, while oenocytoids are both secretory and excretory haemocytes, phagocytes have protective function, whereas proleucocytes accomplish the function of propagation. The greatest quantity of nutrients is stored in prevailing quantitatively granular haemocytes, adipocytes and cells of external and internal layers of the fat body. These layers are essentially different as to their functions. Their relative size and significance are considerably changed in the course of ontogeny. The dark protein granules appear to be the most active component of the granular haemocytes and of the external layer of the fat body. Nearly all these nutrients are consumed in individual life and in the course of gonotrophic life. The protein nature of the granules, the presence of DNA, their high biological activity, specific stability in size and shape, their permanent presence in ontogenesis as well as their transmission to the progeny, their independent reproduction by direct division, both intra- and extra-cellular, their functional significance (cleavage and synthesis of fats and proteins), their similarity to bacterial symbionts, widespread among insects, all these characteristics of the protein granules have led the author to the conclusion that they are actually specialized symbiotic bacteroids.
