

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»

С.И. Денисова

**ВЗАИМООТНОШЕНИЯ
КИТАЙСКОГО
ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА
С КОРМОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ
В БЕЛАРУСИ**

Монография

*Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2016*

УДК 595.78
ББК 28.691.892.52
Д33

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 3 от 19.02.2016 г.

Одобрено научно-техническим советом ВГУ имени П.М. Машерова. Протокол № 6 от 11.05.2016 г.

Автор: доцент кафедры зоологии ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук **С.И. Денисова**

Р е ц е н з е н т ы :

заведующий кафедрой зоологии УО «ВГАВМ»,
кандидат ветеринарных наук, доцент *Н.И. Олехнович*;
проректор по научной работе ВГУ имени П.М. Машерова,
доктор биологических наук, профессор *И.М. Прищепа*

Денисова, С.И.

Д33

Взаимоотношения китайского дубового шелкопряда с кормовыми растениями в Беларуси : монография / С.И. Денисова. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2016. – 158 с.

ISBN 978-985-517-542-2.

В монографии рассматриваются процессы роста, развития и питания китайского дубового шелкопряда на разных кормовых растениях в зависимости от биохимического состава кормовых растений, скрещивания различных кормовых линий и обработки растений биологически активными веществами с целью подъема жизнеспособности и продуктивности этого полезного насекомого в Беларуси.

УДК 595.78
ББК 28.691.892.52

ISBN 978-985-517-542-2

© Денисова С.И., 2016
© ВГУ имени П.М. Машерова, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ГЛАВА 1 АНАЛИЗ ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ	6
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	22
ГЛАВА 3 РЕАКЦИЯ ОРГАНИЗМА ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА НА ИЗМЕНЕНИЯ ХИМИЗМА КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ	35
3.1 Сезонная динамика вторичных и первичных метаболитов в листьях кормовых растений китайского дубового шелкопряда	35
3.2 Анализ содержания витаминов в листьях кормовых растений и организме дубового шелкопряда	41
3.2.1 <i>Сезонная динамика содержания витаминов в листьях кормовых растений</i>	41
3.2.2 <i>Оценка влияния содержания витаминов в листьях кор- мовых растений на их накопление в куколках дубового шелкопряда</i>	45
3.3 Особенности накопления белков, липидов и углеводов в организме дубового шелкопряда в зависимости от кормового растения	47
3.3.1 <i>Динамика суммарных белков гемолимфы гусениц и куко- лок дубового шелкопряда в зависимости от кормового растения</i>	47
3.3.2 <i>Динамика липидов и гликогена в онтогенезе дубового шелкопряда на разных кормовых растениях</i>	50
ГЛАВА 4 РАЗВИТИЕ ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА УКРАИНСКИХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП, ВЫРАЩИВАЕМЫХ В БЕЛАРУСИ	56
4.1 Биологические особенности развития дубового шелкопряда грабовой и буковой кормовых линий в Беларуси	56
4.2 Питание и рост гусениц дубового шелкопряда грабовой и буковой кормовых линий в Беларуси	73
4.3 Межпопуляционное скрещивание дубовых, березовых, иво- вых и грабовых кормовых линий дубового шелкопряда украинских и белорусских географических групп в Беларуси	75
ГЛАВА 5 ВЛИЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА	84
5.1 Испытание в условиях Беларуси антерина	84
5.1.1 <i>Влияние антерина на жизнеспособность и продуктив- ность дубового шелкопряда</i>	84

5.1.2 Данные о свободных аминокислотах куколок китайского дубового шелкопряда	87
5.1.3 Белковый спектр и биологическая активность соевого шелкопряда китайского дубового шелкопряда	88
5.2 Испытание в условиях Беларуси фузалина и препарата органического синтеза	91
5.3 Оценка воздействия $KMnO_4$ на питание и развитие дубового шелкопряда	94
5.4 Возможности использования хитина и хитозана дубового шелкопряда в качестве энтеросорбентов	97
5.5 Особенности развития дубового шелкопряда под воздействием обработки корма белково-витаминным препаратом грибного происхождения	99
5.6 Влияние синтетических препаратов дигидрофосфатаквоаминов меди и цинка, меди и никеля, кобальта и цинка на рост, развитие, питание, жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда .	105
5.6.1 Эффективность действия аквоаминофосфатов на биологические показатели дубового шелкопряда при воспитании на дубе черешчатом	105
5.6.2 Эффективность действия аквоаминофосфатов на биологические показатели дубового шелкопряда при воспитании на березе бородавчатой	111
5.6.3 Эффективность действия аквоаминофосфатов на биологические показатели дубового шелкопряда при воспитании на иве корзиночной	117
5.6.4 Влияние аквоаминофосфатов на биохимические показатели дубового шелкопряда	119
5.7 Биологические показатели развития дубового шелкопряда под воздействием биопрепарата «Риверм»	122
5.8 Определение жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда после обработки грены пылью дуба	124
5.9 Влияние экстракта листа дуба на показатели развития и продуктивность дубового шелкопряда	126
5.10 Сравнительная характеристика показателей развития дубового шелкопряда под воздействием препаратов естественного и синтетического происхождения	130
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	134
ЛИТЕРАТУРА	135

ПРЕДИСЛОВИЕ

Питание насекомых-фитофагов – сложный динамический процесс, связывающий воедино физиологические потребности, выживание, рост, размножение и распространение фитофагов с экологическими особенностями среды обитания. Растения содержат не только собственные питательные вещества (белки, жиры, углеводы, аминокислоты), но и множество промежуточных и конечных продуктов вторичного обмена.

Многие вторичные вещества лежат в основе защитных систем растений против фитотрофных насекомых. Они играют в основном роль антифидантов, пищевых детергентов и фитотоксикантов. Роль пищевых детергентов могут играть танины, алкалоиды и фенолы.

Таким образом, хемотаксис является важным средством для экологических исследований взаимодействий в системе растение–насекомое. Процесс выбора растения насекомыми определяется взаимодействием репеллентов и аттрактантов. Следует отметить, что современным теориям эволюции защитных систем растений не хватает экспериментальных данных о временной (сезонной) и пространственной (в пределах растения) динамике содержания аллелохемиков в тканях разных древесных пород.

Экологическое взаимодействие и коэволюция растений и растительноядных животных не могут быть поняты без изучения механизмов, которые травоядные используют, чтобы наиболее эффективно эксплуатировать кормовые растения.

Поэтому цель работы – экспериментальный анализ путей формирования трофобиологических адаптаций при воздействии растений разного биохимического состава, а также повышение продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда с помощью новых приемов интенсификации метаболических процессов.

На текущем этапе исследований рассматривались следующие задачи:

- определение сезонной динамики первичных и вторичных метаболитов в кормовых растениях дубового шелкопряда;
- изучение динамики белков, липидов и углеводов в организме дубового шелкопряда в зависимости от кормового растения;
- выявление особенностей развития дубового шелкопряда украинских географических групп в Беларуси;
- наблюдение за влиянием биологически активных веществ на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда.

За помощь и поддержку при выполнении работы автор выражает искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору, сотруднику НАН Беларуси Э.И. Хотько; доктору биологических наук, заведующему кафедрой зоологии БГУ С.В. Буге; кандидату биологических наук, старшему научному сотруднику Национального университета биоресурсов и природопользования Украины Т.Б. Аретинской; заведующему зоологическим музеем ВГУ имени П.М. Машерова В.И. Пискунову; ведущему лаборанту кафедры зоологии ВГУ имени П.М. Машерова Е.Г. Подскоковой, а также всему коллективу сотрудников кафедры зоологии ВГУ имени П.М. Машерова во главе с кандидатом биологических наук, доцентом А.А. Лешко.

Работа выполнена при поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований.

Г Л А В А 1

АНАЛИЗ ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ

Изучение эффективности переваривания и усвоения насекомыми различной по химическому составу пищи имеет важное значение в связи с выяснением их роли в процессах трансформации вещества и энергии в наземных биоценозах [1–8 и др.].

Ход процессов потребления, усвоения и использования пищи на рост насекомых отражают индексы питания: коэффициент утилизации корма (КУ), эффективность использования потребленного корма на рост (ЭИП), эффективность использования усвоенного корма на рост (ЭИУ), эффективность утилизации азота пищи (ЭУН) [6; 8–16].

Утилизация пищи (КУ) и эффективность использования ее на рост имеют прямо пропорциональную зависимость: чем меньше усвоение пищи, тем хуже она используется на прирост массы [10; 17–24].

Изменчивость коэффициента использования усвоенной пищи на рост массы (ЭИУ) в онтогенезе насекомых изучена еще весьма слабо. Согласно сводке Ф. Слански и М. Скрайбера [25] дендрофильным чешуекрылым свойственны следующие границы изменчивости основных показателей питания: для КУ – от 12,0% до 84,0%; для ЭИП – от 4,0% до 31,0%; для ЭИУ – от 5,0% до 93,0%. Но для чешуекрылых известны и гораздо более высокие показатели. Так, ЭИП у гусениц павлиноглазки (*Hemileuca olivia*) равен 41,0% [26]; у гусениц *Earias vittella* на коробочках хлопчатника – 62,5% [14].

В литературе имеются сведения о потреблении листа дуба и березы гусеницами китайского дубового шелкопряда [27–31].

Питание насекомых-фитофагов – сложный динамический процесс, связывающий воедино физиологические потребности, выживание, рост, размножение и распространение фитофагов с экологическими особенностями среды обитания [6; 11; 32; 33].

Растения содержат не только собственные питательные вещества (белки, жиры, углеводы, аминокислоты), но и множество промежуточных и конечных продуктов вторичного обмена. Начиная с классических работ Г. Френкеля [34], исследователи приписывают ряду групп растительных метаболитов ведущее место в функционировании системы растение–фитофаги. Экологически активные соединения – аллелохимики – имеются в каждом растении, и с ними сталкивается любой консумент. В настоящее время известно более 10 тыс. вторичных метаболитов растений, однако считается, что общее их количество превышает 400000 [35].

Множество физиологически активных аллелохимиков обнаружено у микроорганизмов и членистоногих [36], причем источниками этих соединений или, по крайней мере, предшественниками большинства из них являются вторичные вещества растений. В растениях найдены аналоги юве-

нильных и личиночных гормонов насекомых [38; 57], установлена их определяющая роль в синтезе агрегационных и половых феромонов насекомых [39; 40].

К одному из крайне перспективных для практического применения направлений изучения химических взаимоотношений в природе относится исследование аллелохимических взаимодействий фитофагов и их кормовых растений [41].

Имеется множество примеров тому, что продуцируемые растениями аллелохимики могут служить аттрактантами во взаимодействии с одними организмами и репеллентами при контакте с другими. Например, синигрин стимулирует питание капустной тли, но препятствует питанию другого вида тли [42]. То есть многие вторичные вещества лежат в основе защитных систем растений против фитотрофных насекомых. Они играют в основном роль антифидантов, пищевых детеррентов и фитотоксикантов. Роль пищевых детеррентов могут играть таннины, алкалоиды, флавоноиды [43]. Высокое содержание таннинов в листьях молочая вызывало дефицит массы тела нимф *Melanoplus sanguinipes* [44].

Снижение численности популяций непарного шелкопряда связывают с высоким содержанием фенолов в предпочитаемом кормовом растении. Недавно установлено, что гидролизуемые таннины, содержащиеся в дубе красном, снижают плодовитость непарного шелкопряда [45].

Изучены воздействие возраста растений на состав вторичных метаболитов и влияние последних на усвоение пищи *Daphnis nerii*. Предполагается, что биодоступность пищи блокируется вторичными метаболитами, такими, как фенолы и цианогенные глюкозиды, появляющиеся в старых листьях [46].

Установлена антифидантная активность экстрактов листьев кассии горькой в отношении гусениц *Hypsipula grandella* [47]. Оценка действия порошка из плодов фенхеля на плодовитость *Sitophilus oryzae* L. показала, что снижение плодовитости отмечалось даже в последующем поколении насекомых в отсутствие фенхеля. Действие фенхеля на насекомых может быть связано с наличием флавоноидов и производных кумарина из алкалоидов [48]. Алкалоиды *Catharantus roseus* подавляют ферментную активность и репродукцию у волнянки *Euproctis fraternal*. Обнаружено, что при дозировке алкалоидов 10 ppm откладывается только 19,25% оплодотворенных яиц. При более высоком содержании алкалоидов в пище вылупляемость подавлялась полностью. В подопытных личинках значительно снижалось общее содержание углеводов и белков, подавлялась также активность пищеварительных ферментов [49].

Ряд авторов считает, что сам факт повреждения растений фитофагами индуцирует химическую защиту у растений. Так, листья картофеля инфицировались *Myzus persicae*, что приводило с течением времени к увеличению продукции гликоалкалоидов в листьях, что повышало уровень ин-

дивидуальной эндогенной защиты растения против насекомых-вредителей [50]. Питание долгоносика *Strophosoma melanogrammum* вызывает многократное повышение эмиссии монотерпенов молодыми елями. Такая реакция деревьев ели на *S. melanogrammum* сохранялась несколько недель [51].

Повреждение растений картофеля колорадским жуком вызывает индукцию синтеза гликоалкалоидов и прогрессирующее по времени увеличение их концентрации во всех листьях и кожуре клубней поврежденного растения [52].

Хинолизидиновые алкалоиды оказывают влияние и на питание насекомых, и на процессы их размножения. Например, цитизин в дозе 1,0 мг на 1 мм² листовой пластинки нима проявлял сильный детеррентный эффект при питании имаго *Argiona germani* и снижал число откладываемых яиц и их жизнеспособность. Применение азадирахтина в дозах с 10,0% содержанием приводило к 100% смертности усачей [53]. Сходным образом азадирахтин влияет на чешуекрылых. У гусениц *Plutella xylostella* он ингибирует питание, общее поглощение пищи снизилось на 59,0% при опрыскивании кормового растения раствором 0,005 мг/г, а у имаго такое опрыскивание вызывало сильную задержку в откладке яиц [54].

Выявлено также влияние общих алкалоидов *Cynanchum komalovii* и экстрактов плодов *Melia azedarach* как ингибиторов откладки яиц и вылупления из них личинок у жука *Apriona germari* [55].

Химическая защита растений от насекомых-вредителей определяется не только веществами качественного действия (алкалоидами), но и веществами количественного действия – таннинами. Например, исследованные виды растений из рода *Macarangs* в Юго-Восточной Азии существенно различались по содержанию таннинов и влиянию экстрактов из листьев на рост личинок совки *Spodoptera littoralis*. Корреляционный анализ показал связь между содержанием таннинов и ростом личинок. Высокое содержание таннинов и более эффективная химическая защита были у немирмекофильных видов, лишь факультативно связанных с муравьями, по сравнению с облигатными мирмекофилами [56].

Таким образом, хемотропия является важным средством для экологических исследований взаимодействий в системе растение–насекомое.

Процесс выбора растения насекомыми определяется взаимодействием репеллентов и аттрактантов. Поэтому внутривидовая изменчивость содержания веществ играет важную роль в повреждении растений травоядными. Важно отметить, что специализированные насекомые моно- и олигофаги способны быстрее или более точно идентифицировать кормовое растение по сравнению с генералистами или полифагами [57]. Специализированные виды могут пространственно избегать химической защиты растения. Например, специализированный долгоносик *Rhyssomatus lineaticollis* откладывает яйца в сердцевину стебля ваточника сирийского, в тканях которого содержится карденолид в качестве защитного компонента от

нападения фитофагов. Установлено, что в процессе роста у ваточника изменяется концентрация карденолида в разных частях достоверно. Перед откладкой яиц самка способна найти ткани, в которых содержание защитного компонента снижено [58].

Моль *Plutella xylostella* отмечена как вредитель в Южной Африке. Высокая стоимость пестицидов и устойчивость моли к ним заставили искать другие способы борьбы с вредителем. Установлено, что пищевые предпочтения вредителя связаны с индийской горчицей, и самки предпочитают откладывать яйца на это растение. Поэтому предполагается использовать индийскую горчицу в качестве привлекающей ловушки для моли [59]. В данном случае человеком применяются аттрактантные свойства вторичных метаболитов растений для защиты от насекомых-вредителей. Но в большинстве случаев человек пытается использовать репеллентные свойства вторичных веществ растений для защиты культурных и ценных видов растений от фитофагов.

Питание определяет ход метаболизма и влияет на целый ряд жизненно важных функций насекомых: плодовитость, уровень накопления депонированных веществ, скорость развития, смертность, выживаемость потомства и т.д. [60–72 и др.].

Рост насекомых-фитофагов зависит от соотношения в пище азота и углеводов [31; 73–77]. Для тутового шелкопряда углеводно-белковое соотношение равно 0,72:1 [73], для дубового – 1:1 [78]. При отклонении баланса углеводов и белка от оптимума наблюдаются замедление роста и высокая смертность гусениц, а также низкая жизнеспособность потомства тутового (*Bombux mori* L.) и дубового (*Antheraea pernyi* G.-M.) шелкопрядов [73; 78], капустной совки (*Mamestra brassicae* L.) [76] и непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) [75; 79–81].

Азот растения оказывает определяющее влияние на рост и развитие растительоядных насекомых [60; 68; 82]. Характерной особенностью насекомых-фитофагов является также то, что их пища должна быть богата свободными аминокислотами [83; 84].

Исследователи В.Ф. Самарсов и С.Л. Горювая [76] отмечали совпадение повышения смертности гусениц капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) и капустной совки с заметным уменьшением содержания азота в листьях капусты.

Уровень содержания белковых соединений в растении и их качественный состав оказывают влияние на шелконосность шелкопрядов [82; 85–87], интенсивность роста насекомых-фитофагов и продолжительность их развития, причем чем больше концентрация азота в корме, тем выше темпы развития насекомых и больше скорость роста [62; 68; 88–90].

В литературе имеются немногочисленные данные о содержании азотистых соединений в листьях дуба черешчатого и березы бородавчатой. Так, А.Б. Арсеньев [85], Е.В. Горяченкова, Е.Х. Золотарев [91] в Подмос-

ковье, В.К. Кондратьева [92] на Украине определяли количество общего азота в листьях дуба на протяжении вегетации. В результате было установлено, что молодой лист дуба содержит максимальное количество азотистых соединений. По мере старения листа содержание общего азота постепенно снижается.

В свою очередь С.Я. Демяновский, В.А. Нефедова [93], А.С. Конилов [94], В.А. Радкевич [95] и другие ученые выявили более низкое количественное содержание общего азота в листьях березы бородавчатой по сравнению с этим показателем у дуба черешчатого. Динамика общего азота по мере старения листа оказалась сходной и у березы, и у дуба. Рядом авторов отмечено замедление роста и развития, а также более высокая смертность гусениц китайского дубового шелкопряда при разведении на березе бородавчатой [94–100], причиной чего может быть различие в количественном содержании азотистых соединений.

Основными углеводами пищи насекомых-фитофагов являются моносахара (глюкоза, фруктоза) и дисахарид – сахароза [101; 102]. Клетчатку фитофаги не переваривают совсем, крахмал нужен ограниченному числу видов листогрызущих насекомых [101; 103].

По данным многих исследователей [44; 104–106 и др.], наиболее полноценным кормом для насекомых служат растения с высоким содержанием растворимых сахаров.

Согласно современным представлениям растворимые углеводы пищи служат не только для удовлетворения энергетических потребностей организма, но и являются непосредственным источником углеродного скелета аминокислот, входящих в состав белков [107]. Углеводы пищи используются также для биосинтеза резервных углеводов – гликогена и трегалозы. Так, Р.Ф. Мур [108] отмечает, что количество липидов у долгоносика *Anthonomus grandis* было наивысшим при использовании диеты, содержащей 4,0% и более сахарозы.

Повышение содержания жира и гликогена в теле гусениц насекомых-фитофагов при увеличении содержания в растениях растворимых углеводов отмечено рядом авторов [82; 109–112 и др.].

Таким образом, содержание углеводов в растении определяет уровень накопления жира и гликогена насекомыми: чем больше углеводов в растении, тем больше запас депонированных организмом энергетических соединений. При увеличении количества углеводов в кормовом растении масса гусениц насекомых-фитофагов достигает наибольших размеров [109; 113]. Этот фактор оказывает влияние на повышение плодовитости насекомых-фитофагов, так как многочисленными работами установлена корреляционная зависимость между массой гусениц, куколок и плодовитостью имаго насекомых-фитофагов [114–120 и др.].

Особый интерес представляет работа С.Н. Томпсона [105], который обнаружил, что глюкоза в концентрации 6,0% повышала содержание об-

ших липидов у личинок наездника *Exeristes roborator* в 2,5 раза по сравнению с безглюкозной пищей. При этом сокращалось время развития личинок, увеличивалась масса тела и, в связи с этим, возрастало содержание липидов и белков. Подобные результаты встречаются в работах В.И. Танского и Е.П. Мокроусовой [109] с капустной совкой, А.П. Коничева и соавт. [110], Р.Д. Кинга [69], А. Коула и соавт. [22] с тутовым шелкопрядом.

На богатых растворимыми углеводами растениях происходит повышение массы тела гусениц, которое сопровождается возрастанием содержания липидов, гликогена и белка, а также сокращается время развития гусеничной фазы [114; 121].

Ход процессов переваривания, усвоения и использования пищи на рост насекомых отражают индексы питания: коэффициент утилизации корма (КУ), эффективность использования потребленного корма на рост (ЭИП), эффективность использования усвоенного корма на рост (ЭИУ) [13; 60]. Коэффициент утилизации корма сильно варьирует в зависимости от вида, возраста и пола насекомых, характера пищи и других факторов [60]. Установлено, что КУ уменьшается по мере роста гусениц [122]. Существует корреляция между потреблением и усвоением пищи. По мере роста гусениц уменьшается как перевариваемость принимаемой пищи, так и эффективность ее усвоения [10; 25; 60; 123].

Согласно сводке Ф. Слански и М. Скрайбера [25] дендрофильным чешуекрылым свойственны следующие границы изменчивости основных показателей питания: для КУ – от 12,0 до 84,0%, для ЭИП – от 4,0 до 31,0%, для ЭИУ – от 5,0 до 93,0%.

Но для чешуекрылых известны и гораздо более высокие показатели ЭИП: 41,0% – у гусениц павлиноглазки – *Hemilena oliviae* L.; 62,5% – у гусениц *Earias vittella* L. на коробочках хлопчатника [14]. Изменчивость ЭИУ в онтогенезе насекомых в зависимости от условий питания изучена еще весьма слабо и нуждается в накоплении данных для обобщения.

В практике лабораторного и технологического разведения насекомых вопрос о стабильности воспроизводства культур и линий имеет первостепенное значение. Принимая во внимание особые условия содержания таких групп, мы должны согласиться с тем, что сравнение искусственных популяций с природными следует проводить очень осторожно. Тем не менее законы популяционной биологии действуют и в искусственных популяциях, и в лабораторных культурах, что позволяет использовать их в качестве объектов изучения механизмов, обеспечивающих гомеостаз – стабильное поддержание жизнеспособности и воспроизводства в отдельных группах особей [124; 125].

В лабораторных условиях влияние основных абиотических факторов, как правило, максимально стандартизировано и отсутствуют ограничения пищевых ресурсов. Ведущими факторами естественного отбора становятся, по-видимому, плотность популяции и зависящие от нее факторы,

а также сложившаяся генетическая структура. Искусственный отбор, объектом которого является интегральный признак, например продолжительность жизни, позволяет оценить структуру популяций насекомых, выявить механизмы ее изменений и роль отдельных внутривидовых групп особей в поддержании гомеостаза [126].

Использование биологически активных веществ позволяет влиять на процессы обмена и отдельные функции организма и, таким образом, направлять в желаемом русле метаболизм, а через него повышать функциональное состояние организма животных, уменьшать частоту возникновения у них заболеваний и получать жизнеспособное потомство [127–131].

История лечения торфом и другими источниками гуминовых веществ началась еще в древности. В античные времена их применяли как для людей, так и для животных [132].

Биологическая и физиологическая ценность препаратов из торфа связана преимущественно с гуминовыми и фульвокислотами, которые переводятся в растворимую форму. Гуминовые кислоты – высокомолекулярные соединения, которые содержат ароматические кольца, гетероциклы, а в разветвлениях – аминокислотные и углеводородные цепи. Они не расщепляются пищеварительными ферментами, что делает низкой питательную ценность торфа [133–135].

Механизм действия гуминовых веществ торфа впервые детально изучен в опытах Л.А. Христовой на примере растительных организмов [136; 137]. Установлено, что гуминовые кислоты принимают активное участие в окислительно-восстановительных процессах растительной клетки, являются, с одной стороны, источником активированного кислорода, с другой – акцептором водорода. Гуминовые кислоты положительно влияют на синтез лабильных форм РНК, убыстряя, таким образом, синтез белка.

Механизм действия гуминовых кислот на животный организм изучался как зарубежными [138], так и отечественными исследователями [139–144].

Так, V. Hernando обосновывает механизм физиологического действия гуминовых кислот наличием в них хиноидных и полифенольных групп, которые активируют окислительно-восстановительные реакции и процессы переноса водорода и кислорода в тканях [138].

Благодаря влиянию на мембраны клеток гуминовые кислоты повышают уровень абсорбции в кишечнике минеральных веществ [140], аминокислот и углеводов [141; 142], обеспечивая клетки кислородом [139], повышают за счет образуемой энергии биосинтез нуклеиновых кислот и протеинов, что усиливает анаболические процессы и улучшает состояние клеток при действии на них ингибиторов митоза [143; 144].

При изучении влияния гумата натрия на синтетическую фазу белкового обмена обнаружена ее активация [145; 146].

Эффективность действия гуматов зависит как от вида торфа, так и, в значительной степени, от химической структуры гуминовых кислот, которые содержатся в препаратах, полученных из него [147].

Одним из эффективных гумусовых препаратов является гидрогумат – продукт двухступенного кислотного-щелочного гидролиза торфа, при котором гуминовые кислоты переводятся в растворимое состояние, разблокируются их активные участки, увеличивается количество кислых функциональных групп и парамагнитных центров, снижается молекулярная масса, образуются новые биологически активные компоненты [148].

Таким образом, как показали исследования многих авторов, биологически активные препараты естественного происхождения могут успешно использоваться с целью коррекции и стимуляции обмена веществ, ускорения роста и развития, повышения продуктивности и естественной резистентности.

Путем гидромеханической диспергации биогумуса (ТУ Украины 46 13.003-97) получают жидкое суспендированное органическое удобрение «Риверм». Основное сырье для получения «Риверма» – это вода и био-гумус. В отличие от «синтетических гуматов» этот препарат является натуральным продуктом, полученным из биогумуса (вермикомпоста) без каких-либо химических реагентов, водная суспензия которого обогащена гуматами, полезной микрофлорой, биологически активными веществами. Технология получения «Риверма» заключается в том, что экстракция биологически активных и питательных веществ из биогумуса осуществляется с помощью подготовленной специальным образом воды (гидродиффузия). Гидромеханической диспергацией биогумуса в такой воде получают препарат «Риверм» в виде дисперсной суспензии с размером микрочастиц около 30 мк [149].

При диспергации биогумуса в воде происходит увеличение площади поверхности частиц в единице объема и растут их сорбционные свойства. Таким образом, создаются наиболее благоприятные условия для развития полезных микробиоценозов [150; 151], которые убыстряют трансформацию соединений азота в почве (оптимизируют гумусное состояние почвы), активизируют процессы разложения целлюлозы на биологически активные вещества, способствуют фиксации азота, переходу органических соединений фосфора в минеральные усваиваемые формы и продуцируют ряд таких биологически активных веществ, как витамины, аминокислоты, ауксин, что стимулирует рост и развитие растений.

Кроме ростовых веществ и микрофлоры «Риверм» насыщен сбалансированным количеством необходимых для роста и развития растений микроэлементов [152].

Установлено, что «Риверм» может широко применяться в сельском хозяйстве для внекорневой подкормки разных культур как дешевый, очень эффективный и экологически безопасный препарат [149].

Результаты общего и биохимического анализов крови свидетельствуют, что использование добавки «Риверм» для перепелов в дозе 120 г/л способствует увеличению концентрации гемоглобина на 8,2%, эритроцитов – на 12,2% и уменьшению количества эозинофилов на 29,0–43,0%. Достоверное снижение количества эозинофилов говорит об уменьшении аллергической нагрузки на организм. Результаты наблюдений указывают на повышение аппетита у подопытных птиц под действием добавки «Риверм» и улучшение их внешнего вида. Возможен циклический характер влияния добавки «Риверм» на нарастание живой массы, что позволяет рекомендовать его периодическое применение (через 1 или 2 недели) [149]. Одной из целей нашей работы было изучение влияния биопрепарата «Риверм» на жизнеспособность и продуктивность культуры дубового шелкопряда на нетрадиционных кормовых растениях (береза, ива).

Достаточно широко при выращивании шелкопряда используются экстракты кормовых растений. Существует ряд искусственных питательных сред для тутового шелкопряда, в состав которых входят экстракты свежих листьев шелковицы. Препараты, полученные при экстрагировании листьев шелковицы горячей водой, стимулируют питание гусениц [153]. Опрыскивание зеленых листьев клещевины, скармливаемых гусеницам клещевиного шелкопряда, водным раствором экстракта красных листьев клещевины усиливало активность ферментов шелковыделительной железы и способствовало увеличению длины и повышению прочности шелковой нити [154].

В связи с увеличением в последние годы объемов выращивания дубового шелкопряда на нетрадиционных кормовых растениях (бук и граб) экстракты биомассы дуба считаются достаточно перспективными препаратами для повышения продуктивности выкормок.

Водный экстракт листа дуба содержит в первую очередь дубильные вещества (таннины). Они являются необходимыми для нормального развития и роста дубового шелкопряда и содействуют повышению стойкости насекомых к патогенным микроорганизмам [155; 156]. Известно также, что дополнительное обогащение корма таннином способствует повышению выживаемости дубового шелкопряда при питании грабом [157].

Так, А.С. Конилов [158] указывает, что дубовый шелкопряд – олигофаг, полноценным кормом для которого являются листья растений порядка буковые (*Fagales*) (дуба, березы, граба) – древней группы покрытосеменных, близкой к ореховым (*Juglandales*) и ивовым (*Salicales*). Тесная филогенетическая связь ботанических семей, к которым принадлежат самые пригодные для дубового шелкопряда кормовые растения, определяет близость химического состава их листьев. Выкормка шелкопряда на этих растениях в течение всего периода развития гусениц или в младших возрастах со следующим переводом на дуб по большей части происходит полностью нормально. В то же время считается общеизвестным, что перевод гусениц,

которые питались дубом, на другие кормовые растения приводит к серьезным негативным последствиям. Даже одноразовый (в пятом возрасте) перевод с дуба на березу привел к истощению насекомых, значительной задержке их развития и получению неполноценных коконов [93].

Однако в процессе выращивания дубового шелкопряда нередко возникают ситуации, когда из-за отсутствия дубовых листьев или ухудшения их качества для завершения выкармков необходим перевод гусениц, которые питались дубом, на нетрадиционное кормовое растение.

Отмечается, что листья кормовых растений дубового шелкопряда существенно не отличаются по содержанию основных питательных веществ [158]. Следовательно, учитывая лишь содержание основных питательных веществ, нельзя объяснить, почему береза оказалась наименее благоприятным кормом для гусениц дубового шелкопряда при комбинированной выкармке. В то же время для непарного шелкопряда установлено, что выживаемость гусениц на разных кормовых растениях не зависит от содержания в корме общего азота, углеводов и воды. Их жизнеспособность предопределена целым комплексом факторов: физико-механическими свойствами кормовых объектов и содержанием как основных питательных компонентов, так и вторичных соединений. Отношения между растениями и насекомыми, что ими питаются, во многом базируются на вторичных метаболитах – фенольных соединениях, алкалоидах, терпенах и др.

Одной из групп вторичных соединений, которые имеют важное значение для жизнеспособности и нормального развития дубового шелкопряда на нетрадиционном корме, вполне вероятно, являются дубильные вещества (танины).

В свою очередь М.М. Синицкий [159] отмечал, что наилучшими кормовыми растениями для дубового шелкопряда являются дуб и некоторые виды ив, листья которых содержат до 20,0% танинов. Б.Н. Биркина, анализируя неудачную попытку перевода гусениц с дуба на березу, отмечает, что листья этих кормовых растений значительно отличались лишь по содержанию дубильных веществ – в листе березы их было почти в семь раз меньше, чем в листе дуба [160]. Другие авторы, также обнаружив подобную разницу в химическом составе листьев и сравнивая ее с результатами выкармков, пришли к выводу, что успешное развитие шелкопряда происходит при достаточном количестве в корме дубильных веществ и азота и, очевидно, оптимальном соотношении между количеством углеводов, белков и дубильных веществ [156].

Известно также, что обработка корма дубового шелкопряда экстрактом дубовой коры при выращивании на грабе обеспечивает существенное повышение его жизнеспособности и продуктивности [161], а обработка грены в период инкубации повышает уровень ее оживления и стимулирует шелкопродуктивность [162].

С учетом отмеченного одной из целей наших исследований было изучение экстракта пыльцы дуба как препарата для обработки грены, который имеет активные витаминную и минеральную составляющие.

Значительный практический интерес для промышленного разведения дубового шелкопряда имеют исследования по вопросам повышения кормовой ценности таких растений, как береза и ива. Одним из путей повышения продуктивности полезных насекомых является обогащение их корма биологически активными веществами. Рядом с химическим производством существует микробиологический способ получения дешевого белка, аминокислот и других биологически активных веществ для потребностей животноводства. Высокую кормовую ценность имеют отходы микробиологического производства. Мицелий грибов *Aspergillus niger* и *Aspergillus terreus* в сухом виде после выделения лимонной кислоты пригодный как ценный корм, содержащий белок и рибофлавин, и с успехом используется для кормления цыплят [163].

Биомасса грибов является источником естественных форм биологически активных веществ, в частности витаминов, коферментов, витаминopodobного вещества убихинон Q_{10} , которые имеют свойства антиоксидантов и антимуагенов. Известно, что клеточная оболочка грибов содержит хитин и глюканы, которые повышают ценность грибной биомассы [164]. Микромицеты, которые принадлежат к роду *Fusarium*, могут быть источником получения новых видов белковых препаратов кормового назначения. На синтетических средах эти грибы образуют биомассу в количестве 10–20 г/л с содержанием белка 30,0–50,0% и повышенным содержанием аминокислот [165]. Полученный белок состоит в основном из альбуминов, содержит все незаменимые аминокислоты, среди которых преобладают лейцин и лизин.

Многие штаммы являются продуцентами витаминов, липидов и других биологически активных веществ. В ряду фузариев липидный комплекс составляет 30,0–50,0% сухой массы мицелия и выступает как источник полиненасыщенных жирных кислот, имеющих большое значение в регуляции обмена веществ и репродуктивной функции [166]. Фузарии считаются активными продуцентами никотиновой кислоты, рибофлавина, тиамина, пиридоксина, характерной их особенностью является выделение тиамин и других витаминов в культуральную среду [167]. Ряд штаммов способны синтезировать также биотин и пантотеновую кислоту [168]. Препараты, полученные путем микробиологического синтеза с использованием разных штаммов рода *Fusarium*, способствовали увеличению массы тела лабораторных животных [169], положительно влияли на репродуктивную функцию самок, развитие молодняка и качество меха норок [170].

В лесном шелководстве первый опыт применения микробных метаболитов с целью повышения продуктивности дубового шелкопряда связан с использованием в качестве биостимулятора препарата грибного произ-

хождения «Фузамин-2». Он представляет собой автолизат культуральной жидкости гриба *Fusarium moniliforma-54204* – активного продуцента аминокислот, комплекса витаминов группы В, каротиноидов и т.п.

В результате совместного культивирования штаммов-продуцентов *Fusarium sambucinum* ИМВ F-100011 и *Mycelua sterilia (white)* ИМВ F 100014 обеспечивается получение нового белково-витаминного продукта, значительно обогащенного биологически активными веществами, в т.ч. витаминами, белком, ненасыщенными жирными кислотами, микроэлементами. Обработка корма гусениц дубового шелкопряда V возраста 25,0–35,0% водным раствором препарата способствовала повышению выживания и продуктивности полезных насекомых [171]. Полученный продукт характеризуется высоким содержанием белка (52,0–54,0%), липидов (4,4–4,6%), витаминов (в мкг/г: тиамин (В₁) – 25,0–30,0; В₃ – 800,0–1200,0; пантотеновой кислоты (В₅) – 1250,0–1400,0; В₇ – 18,0–20,5; В₉ – 17,0–17,5; каротиноидов – 9700–12000; кофермента НАД – 450–600; Е – 38,0–40,0; Q₁₀ – 28,0–32,0); хитина – 7,2–7,8%, а также содержит эссенциальные жирные кислоты и микроэлементы.

Штамм *Fusarium sambucinum* ИМВ F-100011 (*Anamorphic fungi, Tuberculariales, Tuberculanaceae*) имеет следующую морфологическую и физиологическую характеристики. Штамм *Fusarium sambucinum* ИМВ F-100011 – атоксигений, имеет быстрый рост, слабое спороношение. Конидиеносцы простые, типа фиалид, макроконидии с 2–3 перегородками, серповидной формы размером 16–40x3,0–4,0 мкм. Штамм *Fusarium sambucinum* ИМВ F-100011 образует хламидоспоры, гифы мицелия утолщенные – 4,5–5,0 мк, собраны в тяжи, заполненные жировыми вкраплениями. Штамм *Fusarium sambucinum* ИМВ F-100011 образует хламидоспоры, хорошо растет на естественных и синтетических средах, усваивает широкий спектр углеводов: сахарозу, мальтозу, инозит, маннит, этанол, метанол, сорбит, лактозу и органические кислоты. Из источников азота хорошо усваивает: нитратный, аммонийный азот, мочевины. Штамм *Fusarium sambucinum* ИМВ F-100011 растет в широких пределах рН – 3,5–8,5. Штамм *Fusarium sambucinum* ИМВ F-100011 мезофильный, оптимальная температура 26–28°C. При температуре сверх 37°C не растет. Признаки штамма *Fusarium sambucinum* ИМВ F-100011 стойкие. Штамм *Fusarium sambucinum* ИМВ F-100011 – продуцент комплекса витаминов, кофермента НАД, Q₁₀, содержит: белок – 38,0–40,0%, аминный азот – 4,0–4,2%, липиды – 4,3–4,5%, витамины (в мкг/г: В₁ – 8,0–12,0; В₃ – 850,0–1000,0; пиридоксин (В₆) – 18–20; В₇ – 15,5–18,0; В₉ – 15,5–16,5; каротиноиды 9000–10000; НАД – 400–450; Е – 25–30; Q₁₀ – 20–30), эссенциальные жирные кислоты, незаменимые аминокислоты с преимуществом лизина, триптофана.

Штамм *Mycelua sterilia (white)* ИМВ F-100014, (*Anamorphic fungi, Agonomycetales, Agonomycetaceae*) относится к мезофильным штаммам, характеризуется хорошим ростом, отсутствием спороношения. Растет хоро-

шо как на искусственной, так и на синтетической среде. Гифы мицелия разделены перегородками, тонкие, 2–3 мк в диаметре. При глубинном культивировании на жидкой среде Чапека гриб образует характерные сплетения гифы-пелеты, размером с горошину белого цвета. Усваивает широкий спектр углеводов: глюкозу, сахарозу, мальтозу, лактозу, органические кислоты. Легко усваивает нитратный, аммонийный азот, мочевины, аминокислоты и другие органические источники азота. Штамм растет в широких пределах рН – 3,0–9,0 при оптимальной температуре (26±2)°С. Штамм *Mycelia sterilia* (white) IMF-100Q14 – белково-ферментный продуцент, содержит белок – 50,0–53,0%; незаменимые аминокислоты с преимуществом лизина, триптофана, треонина, витамины (в мкг/г: В₁ – 13,0–15,0; В₅ – 750,0–800,0; В₇ – 19,5–19,0; В₉ – 10,0–12,0; убихиноны (в том числе Q₁₀ – 3,5–10,0); Е – 30,0–35,0); хитин – 6,6–6,8%. Имеет благоприятный состав липидной фракции с высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот, общее содержание липидов – 3,3–3,5%. Характеризуется высокой целлюлозолитической активностью [171].

Известно, что усвоение корма гусеницами дубового шелкопряда, скорость их роста и развития прямо зависят от качества использованной листовой массы на выкормках. Определяя кормовые преимущества нетрадиционных кормовых растений, которые применяются для выкормки дубового шелкопряда, установлено, что по сравнению с дубом в листе березы содержится меньшее количество углеводов. Содержание кремниевой кислоты, кальция и магния в дубовом и березовом листьях практически одинаково, хотя общая зольность листьев дуба несколько более высока [172; 173]. В соответствии с данными некоторых исследователей [9; 10; 174; 175] при поступлении в организм элементы накапливаются и вступают в биогенные процессы. Так, в виде неорганических соединений в количестве 1,0% к сухой массе калий и кальций входят в состав кутикулы. В золе, которая выходит после полного сгорания кутикулы личинок *Sarcophaga bullata*, содержится 25 химических элементов, причем наиболее высокой является концентрация ионов магния и калия. В кутикуле личинок *Agriionome spimcollis* основным неорганическим элементом является кальций. Содержание кальция достаточно высокое в тех случаях, когда затверждение покровов связано с импрегнацией кутикулы известкой. Как правило, в кутикуле присутствует CaCO₃, но в стенках оотек у тараканов обнаружен оксалат, а у богомоллов – цитрат кальция. Во всех примерах биологическое значение солей кальция очевидно: наряду с фенолами они обеспечивают прочность внешнего скелета насекомых. Вместе с накоплением макро- и микроэлементов происходит и выведение их части из организма гусениц. Органы выделения удаляют из гемолимфы ионы или молекулы, которые появляются в ней в значительных количествах. Неорганические ионы, которые играют важную роль в экскреторной деятельности мальпигиевых сосудов, в относительно больших количествах присутствуют в первичной моче, но поддаются реабсорбции в задней кишке. Однако и экскреты, вы-

деляющиеся наружу, содержат много неорганических соединений, особенно солей кальция, магния, калия и т.п. [9; 175].

Известно, что качество корма влияет как на весовые, так и на технологические показатели коконов и нити. Коконы дубового шелкопряда, полученные на разных кормовых растениях, отличаются по цвету и прочности шелковой нити, а выкормленные на разных видах и расах дуба – по технологическим качествам [176–178].

Роль элементов минерального питания в ходе физиологических процессов в организме насекомых очень значительна. Они входят в состав коферментов, ферментов, гормонов и витаминов. Однако специфика их участия в обмене веществ у насекомых находится на начальной стадии изучения. Так, известно о накоплении тяжелых металлов у коллембол [179], о влиянии выбросов металлургических предприятий на процессы роста и развития фитофагов [180]. Рассмотрено влияние цинка и марганца на формирование челюстного аппарата и яйцекладов у перепончатокрылых [181]. В последнее время проводятся исследования по изучению локализации металлов в клетках и органах высших и низших насекомых [182; 183].

Для нормального роста и развития насекомых-фитофагов не менее важное значение, чем органические, имеют минеральные компоненты листа кормового растения, которые играют важную роль в построении карбонатно-бикарбонатной буферной системы регуляции кислотно-основного равновесия в органах пищеварения и калий-гистидин-глутаминовой системы в гемолимфе [184; 185]. Действие этих систем во многом зависит от нормального снабжения их минеральными элементами из пищи. Нарушение работы буферных систем вследствие недостатка минеральных веществ в пище снижает жизнеспособность организма, так как приводит к возникновению некомпенсированного ацидоза [101].

Для насекомых-фитофагов большое значение имеет не столько количественное содержание минеральных компонентов, сколько соотношение между ними. Балансовые отношения оказывают существенное влияние на состояние кислотно-основного равновесия в организме насекомых, а следовательно, на их жизнеспособность. Установлено [101; 186], что чем больше величина соотношения калия к фосфору превышает единицу, тем оптимальнее лист растения для успешного роста и развития насекомого. Избыток фосфора в пище способствует сдвигу кислотно-основного равновесия в сторону подкисления, что уменьшает щелочность среды кишечного содержимого, а следовательно, и активность пищеварительных ферментов [187; 188]. Важным показателем полноценности пищи служит также соотношение К и Са. Количественно и качественно минеральный состав растений зависит от характера протекающих в тканях и органах процессов обмена веществ.

В настоящее время на основе многочисленных исследований выделен ряд микроэлементов, имеющих универсальное значение для всех форм

живой материи. К этим элементам относят железо, медь, марганец, цинк, кобальт и хром [189].

Известно, что медь – один из наиболее важных незаменимых микроэлементов животных организмов [190]. Она принимает участие в биохимических процессах как составная часть белков, которые переносят электроны, осуществляющие реакции окисления органических субстратов молекулярным кислородом. Этой способностью медь обязана своему свойству как переходного металла. Два обычных валентных состояния, в зависимости от природы и расположения лигандов, позволяют медьсодержащим белкам охватывать широкий интервал окислительно-восстановительных потенциалов, а также связывать кислород и оксид углерода.

Сообщается, что медь принимает участие в обмене веществ животного организма как компонент семи оксидоредуктаз. Медь принимает участие в синтезе гемоглобина, убыстряет мобилизацию депонируемого железа и перенесение его к костному мозгу, способствует переходу минеральных форм железа в органические. Она также активизирует усвоение витаминов, в частности витамина А, и образование ферментов фенолоксидазы, тирозиназы и синтеза щитовидной железой гормона тироксина, принимает участие в окислительно-восстановительных процессах и газообмене (соли меди действуют подобно каталазе, оксидазе, пероксидазе); способствует образованию медьсодержащих белков, которые входят в состав эритроцитов, сыворотки крови, печени; повышает усвоение солей кальция и фосфора; активизирует иммунобиологические процессы животного организма.

При дефиците меди снижается активность таких медьзависимых ферментов, как лизилоксидаза и супероксиддисмутаза. Последняя отвечает за ингибирование процессов пероксидного окисления липидов мембран клеток. Медь также необходима для синтеза ненасыщенных жирных кислот. При ее дефиците вдвое усиливается пероксидное окисление липидов при одновременном снижении активности каталазы.

Установлена взаимозависимость обмена цинка и железа, с одной стороны, и витамина А – с другой. Цинк и витамин А принимают непосредственное участие в гомеостатической регуляции многих функций животного организма.

Цинк входит в состав более чем 30 разных белковых соединений, которые выступают преимущественно в качестве ферментов (ДНК- и РНК-полимераза, щелочная фосфатаза, аминокпептидаза, альдолаза и др.). В связи с этим цинку принадлежит важная роль в синтезе нуклеиновых кислот и белков [190].

Цинк необходим для стабилизации структур ДНК, РНК, рибосом. Он также важен для элонгации белковых цепей у млекопитающих.

Цинк является составной частью фермента карбонатдегидрогеназы, которая катализирует реакцию $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3$ в эритроцитах и других клеточных элементах. На каждую молекулу этого фермента приходится по одному атому цинка. Столько же металлов присутствует в молекулах

карбосинтез А и В, которые выделяются поджелудочной железой в двенадцатиперстную кишку и осуществляют деградацию полипептидных цепей с карбоксильного конца. Молекула щелочной фосфатазы содержит четыре атома цинка. При дефиците цинка активность данного фермента значительно снижается.

Цинк составляет 0,3% сухой массы лейкоцитов, преимущественно в составе щелочной фосфатазы, которой эти клеточные элементы очень богаты.

Тесная связь с гормонами, ферментами и витаминами предопределяет его стимулирующее влияние на обмен углеводов, белков, жиров, систему кроветворения, рост и развитие организма животных. Цинк обнаружен в составе ферментов дегидрогеназы, пептидазы, трансфосфорилазы, карбоксилпептидазы, уреазы, которые принимают участие в обмене белков и углеводов. Цинк катализирует следующие ферменты: аргиназу, дегидропептидазу, аминопептидазу, енолазу.

Фосфаты дивалентных переходных металлов – это наиболее обширная группа естественных и искусственных соединений, разнообразные химические и физические свойства которых предопределяют возможность их использования как микроудобрений, биологически активных веществ, биоматериалов, катализаторов органического синтеза, антиоксидантов, технических материалов и пр. [191–193].

Одним из направлений научных поисков в отрасли химии соединений фосфора кафедры аналитической и неорганической химии и качества воды Национального университета биоресурсов и природопользования Украины является установление условий образования новых видов азотсодержащих фосфатов дивалентных металлов, в частности их аммонийных и аммиачных производных. Такие соединения представляют не только теоретический, но и практический интерес. Наличие в них солей типа $M_3(PO_4)_3$, $Me_2P_2O_7$, координированных к иону металла аммиака и воды, дает возможность прогнозировать их вероятную биологическую и каталитическую активность.

Не менее важным является также тот фактор, что параллельно с расширением номенклатуры фосфатных соединений ведется их тестирование на биологическую активность как датчиков макро- и микроэлементов для живых организмов. В этом отношении перспективной биологической тест-системой является изучение влияния стимуляторов нового поколения разного происхождения на процессы роста, развития, размножения и питания полезных насекомых.

Г Л А В А 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования по теме проводились на кафедре зоологии Витебского государственного университета имени П.М. Машерова и биологическом стационаре «Щитовка» с 2003 по 2015 год.

Материалом для работы служил китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.) моновольтинной породы «Полесский тассар». Инкубация грены проводилась при температуре 20–22°C и относительной влажности воздуха 70–75% [194; 195]. Грену предварительно обеззараживали 4% раствором формалина с добавлением 0,1% NaOH в течение 10 мин. Режим эстивации куколок был следующим: в осенний период их хранили при температуре +10–14°C, зимой температура понижалась до 0–2°C [195]. В момент вылета имаго не допускалось скрещивания бабочек березовой и ивовой кормовых линий с бабочками, полученными на дубе, путем их изоляции. Оплодотворенных самок отсаживали в бумажные пакеты и по истечении трех суток микроскопировали [196]. Для опыта брали грену, отложенную в течение двух первых суток [197].

Гусеницы I–II возрастов воспитывались в полиэтиленовых мешках размером 60x100 см [198], а начиная с III возраста – на стеллажах в инсектарии под полиэтиленовой пленкой [199].

В качестве корма использовались срезанные ветви березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth.), березы пушистой (*Betula verrucosa* E.) и ивы корзиночной (*Salix viminalis* L.). Контролем служила выкормка дубового шелкопряда на срезанных ветвях дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). Температура и влажность воздуха в инсектарии и окружающей среде измерялись психрометром ПБ-1БМ три раза в сутки: в 9⁰⁰, 14⁰⁰ и 21⁰⁰. Все эксперименты проводились в трехкратной повторности по 200 гусениц одного дня выхода в каждой.

Так как в инсектарии за период выкормки, несмотря на повышенную температуру воздуха (на 5°C больше, чем в окружающей среде), поддерживалась его высокая влажность (около 100%), то лист практически не терял влаги в течение пяти часов (таблица 2.1).

Корм съедался гусеницами, особенно в старших возрастах, гораздо быстрее. Кроме этого, лист периодически сбрызгивался 2% раствором KMnO₄ для предотвращения появления инфекционных заболеваний [194]. Поэтому мы не делали поправки на изменение количества влаги в листьях по мере их объедания.

Гусеницы высаживались на березовый, ивовый и дубовый лист отдельно сразу после вылупления. Взвешивание гусениц производилось в каждом возрасте два раза: в начале и в конце возраста. Начало определялось с того момента, когда перелиняло 70% гусениц [155].

Таблица 2.1 – Суточная динамика потери воды листом растений при стеллажном способе выкормки дубового шелкопряда

Вариант опыта	Масса ветки, г	Температура, С°	Влажность, %	Усушка, %	Потеря воды за сутки, %
Начало опыта	25,81±0,31	18,3±0,08	99,5±1,25	–	–
через 5 ч	24,73±0,25	20,7±0,12	95,0±0,75	4,18±0,04	–
через 10 ч	24,01±0,18	22,5±0,37	92,5±0,63	2,91±0,01	–
через 24 ч (береза)	22,15±0,09	18,8±0,15	98,5±1,17	7,74±0,05	14,18±0,2
начало опыта	30,19±0,21	18,3±0,23	99,5±1,05	–	–
через 5 ч	28,54±0,68	20,7±0,22	95,0±0,85	5,46±0,02	–
через 10 ч	27,12±0,54	22,5±0,16	92,5±0,40	4,97±0,15	–
через 24 ч (дуб – контроль)	23,99±0,44	18,8±0,21	98,5±1,35	11,5±0,13	20,53±0,3

Белоголовые гусеницы взвешивались в первые 2 часа после линьки, т.е. до начала приема пищи. Конец возраста определялся по уменьшению головной капсулы относительно тела гусениц и по резкому уменьшению количества экскрементов и скорости потребления пищи [194].

Гусениц младших возрастов взвешивали на торсионных весах по 5–10 особей одновременно, собирая и снимая их гусиным перышком для уменьшения травмирования.

Гусениц старших возрастов взвешивали на полуаналитических весах SPU402 по 2–3 особи одновременно. Съём гусениц старших возрастов начинали не с грудных, а с анальных ножек. Такой прием позволяет снимать гусениц с субстрата с наименьшей степенью травмирования.

Сбор образцов листьев для химического анализа проводили в течение 2003–2015 годов в окрестностях деревни Щитовка Сенненского района Витебской области три раза: на протяжении каждого летнего месяца с одних и тех же деревьев, с четырех сторон кроны. Листья запаривались, высушивались и размалывались на мельнице ЛЗМ, а измельченное вещество просеивалось через сито с отверстиями 0,1 мм. В навесках определялись обычными методами первоначальная и гигроскопическая влага, зола, общий и белковый азот по Кьельдалю, растворимые сахара по Бертрану, содержание общих липидов по Сокслету [200].

В листьях определялось содержание фенолов, гидролизуемых и конденсируемых таннинов, алкалоидов, пирогаллола, пирокатехина [201], цианогенных глюкозидов [202], а также первоначальная и гигроскопическая влага, зола, общий и белковый азот, растворимые сахара, общие липиды и свободные аминокислоты [200]. Полученные данные обрабатывались статистическими методами [203].

Суммарные белки гемолимфы гусениц и куколок дубового шелкопряда определяли рефрактометрическим методом на рефрактометре

ИРФ-22 по методике, разработанной Ю.Б. Филипповичем [200]. У личинок IV–V возрастов гемолимфу получали путем прокола ложноножки и путем бокового прокола брюшка у куколки.

Вольтинизм дубового шелкопряда определялся количеством вылетевших осенью бабочек, выраженном в процентах от общего количества живых коконов.

Количество общих липидов выявляли по методу Сокслета, содержание гликогена в гусеницах, куколках и грене дубового шелкопряда определялось по методикам, изложенным в практикуме Ю.Б. Филипповича с соавторами [200].

Гусениц дубового шелкопряда младших возрастов (I–II) выкармливали на облиственных ветках в полиэтиленовых мешках размером 90x50 см [204]. Мешки с гусеницами содержали в помещении, в котором с помощью масляных радиаторов поддерживалась температура +18–22°C. В мешках создается определенный микроклимат, благоприятно сказывающийся на сохранении веточного корма. В течение первого возраста кормление гусениц проводили 2–3 раза, а во втором – каждый день. Все опыты проводили в трехкратной повторности, в каждом по 300 гусениц одного дня выхода. В третьем возрасте гусениц переносили в инсектарий под полиэтиленовую пленку на стеллажи. Каждая повторность располагалась на стеллаже рабочей площадью 100x80 см. Стеллажи отделяли друг от друга марлей с соблюдением пространственной изоляции гусениц одной повторности от последующих. Кормление гусениц проводили малыми порциями 3–4 раза в сутки. В жаркую погоду корм и гусениц опрыскивали 0,01% раствором марганцевокислого калия или чистой водой [205]. Три раза в сутки (7, 14 и 21 ч) в инсектарии фиксировали температуру и относительную влажность воздуха. По разности сухого и влажного термометров по психрометру ПБ–16М с использованием психометрических таблиц.

В процессе изучения биологии развития гусениц учитывали следующие показатели:

1) массу гусениц по возрастам за весь период гусеничного развития. Взвешивание гусениц проводили на торсионных весах типа ВТ сразу же после линьки до начала приема пищи. Для взвешивания брали от 50 до 150 гусениц из каждого варианта;

2) продолжительность развития гусениц по возрастам. Начало возраста определяли с того момента, когда перелиняло 70% гусениц. Относительный прирост гусениц или процентуальный прирост, выраженный в процентах, вычисляли по формуле, предложенной И.И. Шмальгаузенем [206]:

$$\frac{V_2 - V_1}{0,5t(V_1 + V_2)} * 100(\%),$$

где V_1 – масса в начале возраста;

V_2 – масса в конце возраста;

t – продолжительность возраста в днях;

3) выживаемость гусениц по возрастам определяли путем подсчета гусениц в опыте до и после линьки;

4) показатели массы коконов и оболочек учитывали через 2–3 недели после их массовой завивки. Взвешивание проводили на весах SPU402. Шелконосность определяли отношением массы оболочки к общей массе кокона;

5) фактическую плодовитость имаго изучали путем подсчета количества яиц, отложенных самкой в течение 4-х суток. Для анализа брали 20–25 самок одного варианта. Потенциальную плодовитость определяли при анатомировании бабочек и подсчете яиц, оставшихся в гонадах, суммируя к ним отложенные;

б) оживление грены проводили при температуре +19–22°C. После отрождения гусениц подсчитывали количество неоплодотворенных яиц и погибших эмбрионов. Кокон «Полесского тассара» в осенне-зимний период хранили по схеме, разработанной сотрудниками кафедры общей энтомологии и зоологии УСХА. В сентябре–октябре температура хранения поддерживалась в пределах +14–16°C, в ноябре – +10–5°C, в декабре–феврале – +2–4°C. С этой целью коконы помещались в камеру КХС-2.

Исследования по акклиматизации украинских географических групп проводились на базе биологического стационара «Щитовка» и в лабораториях кафедр зоологии и химии Витебского госуниверситета имени П.М. Машерова в 2003–2015 гг. В качестве экспериментального материала использовались китайский дубовый шелкопряд, кормовые растения – дуб черешчатый, береза повислая, ива корзиночная. Показатели эффективности питания и роста шелкопряда определялись гравиметрическим методом по Вальдбауэру [12] с последующим расчетом индексов питания КУ, ЭИП, ЭИУ.

Для определения химического состава листьев дуба и березы в процессе вегетации собирали листья с деревьев, взвешивали и фиксировали паром над кипящей водой в течение 18–20 минут.

Химический анализ листьев проводили в воздушно-сухом состоянии. В навесках размолотого воздушно-сухого вещества определяли кремниевую кислоту и аминокислоты. Для определения аминокислотного состава образцы листьев и экскрементов (без выделения белков) подвергали гидролизу 20% соляной кислотой в течение 24 часов при температуре 103–105°C в запаянных ампулах на вращающемся диске. Количественное определение аминокислот проводили методом хроматографии на бумаге, предложенной Ю.Б. Филипповичем [207].

Для изучения гетерогенности растворимых белков гемолимфы гусениц на разных кормовых растениях нами использовалась гемолимфа гусениц после линьки на V возрасте, в середине и в конце возраста, получаемая через надрезы ложноножек. Гемолимфу собирали в охлажденные льдом пробирки, содержащие несколько кристаллов фенолтиомочевин в каче-

стве ингибитора тирозиназы. Содержание белка в гемолимфе определяли по методу Лоури [208].

Фракционирование растворимых белков гемолимфы осуществляли методом вертикального диск-электрофореза в полиакриламидном геле, модифицированном для работы с насекомыми [209].

Электрофорез вели в стеклянных трубках длиной 7–7,5 см, внутренний диаметр 0,6 см при следующем режиме: сила тока 5 ма на колонку; напряжение – 250 В; температура от 0 до +4°C; длительность опыта 1–1,5 часа. В каждую стеклянную трубку, содержащую два слоя полиакриламидного геля, вносили 0,1 мл гемолимфы, разбавленной электродным буфером, содержащей от 200 до 400 мкг белка. По завершении электрофореза гелевые колонки извлекали из трубки с помощью шприца, ополаскивали дистиллированной водой и фиксировали белковые фракции 7% раствором трихлоруксусной кислоты в течение 30 минут.

Спустя указанный промежуток времени колонки трижды промывали водой и окрашивали 0,1% раствором амидового черного 10 В в смеси этанола, уксусной кислоты и воды (10:1:30) в течение часа. Избыток красителя отмывали по прописи В.И. Сафонова и М.П. Сафоновой [210].

Белковые фракции сопоставляли друг с другом по величине их относительной электрофоретической подвижности в полиакриламидном геле. Значение ОЭП рассчитывали исходя из длин пробега данной белковой фракции и краски маркера по следующей формуле:

$$ОЭП = \frac{l}{Z},$$

где l – длина пробега данной белковой фракции от границы между концентрирующим и разделяющим гелями до зоны ее локализации на колонке;
 Z – длина пробега индикаторной краски.

Для оценки степени различия (или сходства) разных кормовых линий дубового шелкопряда по характеру белковых спектров гемолимфы, сопоставляемых попарно электрофореграмм, подсчитывали число совпавших по величине ОЭП белковых фракций и относили его к общему числу белковых фракций на обеих электрофореграммах, рассчитывая таким образом коэффициент идентичности белковых спектров по формуле:

$$K_{и} = \frac{n}{N},$$

где $K_{и}$ – коэффициент идентичности;
 n – число совпавших по величине ОЭП белковых фракций на двух сопоставляемых электрофореграммах;
 N – общее число фракций на обеих электрофореграммах.

Суммарные белки гемолимфы гусениц дубового шелкопряда определяли рефрактометрическим методом на рефрактометре ИРФ-22 по методике, разработанной Ю.Б. Филипповичем с соавторами [200].

Скрещивание бабочек между дубовой, березовой и ивовой линиями дубового шелкопряда проводили по схеме:

самка «дуб»	x	самец «береза»	(гибрид № 3)
самка «береза»	x	самец «дуб»	(гибрид № 1)
самка «береза»	x	самец «ива»	(гибрид № 2)
самка «ива»	x	самец «береза»	(гибрид № 5)
самец «ива»	x	самец «дуб»	(гибрид № 6)
самка «граб»	x	самец «дуб»	(гибрид № 7)

В качестве контроля служили чистые кормовые линии, где скрещивались самка и самец, питавшиеся листьями только дуба, березы, ивы и граба. Полученные кормовые гибриды выкармливались на дубе и березе в садках размером 60x60x80. Каждый вариант в двух сериях опыта проводился в трехкратной повторности по 300 гусениц.

Антерин – водный экстракт из куколок дубового шелкопряда – для испытаний в условиях Беларуси был предоставлен нам Т.Б. Аретинской, старшим научным сотрудником Национальной аграрной академии Украины (г. Киев). Для проведения исследований по определению влияния на продуктивность и жизнеспособность дубового шелкопряда комплекса биологически активных веществ из его куколок экстракт использовался в виде аэрозольного опрыскивания корма для гусениц старших возрастов (IV–V). Опыт – корм для гусениц опрыскивался 5-, 10-, 15- и 20-процентными растворами экстракта. Контроль – корм для гусениц опрыскивался водой. Кормовые растения – дуб, береза, ива. На протяжении выкормки осуществляли наблюдения за выживанием гусениц. После образования коконов проводили контрольные взвешивания полученных коконов и гусениц. Также изучали последствие экстракта на продуктивность дубового шелкопряда путем определения количества яиц в кладке. Все варианты опыта закладывались в трех повторностях по 30 гусениц одного дня выхода в каждой.

Исследование биохимического состава куколок дубового шелкопряда проводилось следующим образом. Анализу подвергали свободные или общие аминокислоты тканей. Для выделения общих аминокислот применяли гидролиз. Гидролиз образцов производился в десятикратном объеме концентрированной соляной кислоты в запаянных ампулах при 110°C в течение 24 часов. После выпаривания соляной кислоты осадок гомогенизировали в 10-кратном объеме 0,2М HClO₄ с добавлением внутреннего стандарта (норлейцин). Количественная и качественная идентификация свободных аминокислот и их дериватов проводилась катионообменной хроматографией одноколоночным методом на автоанализаторе аминокислот Т-339М (Чехия) по модифицированному методу J.V. Bensen, J.A. Paterson [211]. Принцип метода заключается в элюции аминокислот и родственных

им соединений ступенчатым градиентом Li-цитратных буферных растворов. После нанесения кислотного экстракта на аналитическую колонку (22,0x0,35 см), заполненную сферическим катионообменником LGAN 2B (размер частиц 8 мкм) («Lachema», Чехия), хроматографическое разделение исследуемых соединений последовательно осуществлялось Li-цитратными буферами. Скорость потока растворов 14 мл/ч, рабочее давление на колонке 2,5–3,5 МПа. Температура анализа дискретно повышалась в середине аналитического цикла с 40 до 62°C. Количественное содержание каждого компонента спектра исследуемых соединений оценивалось по реакции с 1% раствором нингидрина (скорость потока 12 мл/ч) в капиллярной бане при 100°C при длине волны 520 нм после прохождения через проточную кювету однолучевого фотометра. Сигнал с выхода фотометра поступал на программно-аппаратный комплекс «Мультихром-1», где происходили регистрация, обработка, идентификация пиков и вычисление концентраций по площадям пиков.

Качественная идентификация и количественная оценка полученных значений производилась программой путем сравнения результатов анализа исследуемых биологических объектов со стандартной калибровочной кривой искусственной смеси аминокислот и нингидринположительных компонентов. Последняя содержала равные количества определяемых соединений по 250 нмоль/мл каждого и в качестве внутреннего стандарта в нее добавляли в той же концентрации норлейцин (концентраты стандартных смесей фирмы «Calbiochem», США). В описанной системе последовательно элюировались и определялись следующие соединения: цистеиновая кислота (CA), таурин (Tau), фосфоэтанолламин (PEA), мочеви́на (urea), аспараги́новая кислота (Asp), ОН-пролин (H-Pro), треонин (Thr), серин (Ser), аспарагин (Asn), глутами́новая кислота (Glu), глутамин (Gln), α -аминоади́пиновая кислота (α -AAA), пролин (Pro), глицин (Gly), аланин (Ala), α -аминома́сляная кислота (α -ABA), цитруллин (Citr), валин (Val), цистин (Cys), метионин (Met), цистатионин (Ctn), изолейцин (Ile), лейцин (Leu), норлейцин (n-Leu), β -аланин (β -Ala), β -аминома́сляная кислота (β -ABA), γ -аминома́сляная кислота (γ -ABA), этаноламин (EA), аммиак (NH₃), орнитин (Orn), лизин (Lys) и гистидин (His). Весь цикл аналитического процесса (включая регенерацию колонки 0,2 N LiOH и ее стабилизацию стартовым 0,2 M Li-цитратным буфером pH 2,8) составил 200 мин. Воспроизводимость метода $\pm 1,5\%$, чувствительность – 10^{-9} моль. Реагенты готовились из коммерческих комплектов для определения свободных аминокислот («Lachema») на деионизованной воде, которая перед использованием подвергалась двойной дистилляции.

Фузалин – белково-витаминный препарат на основе совместного культивирования штаммов двух видов грибов *Fusarium sambucinum* 1MBF – 100011 и *Penicillium sclerotiorum* v. *Beyama* 1MBF – 100015 был также получен из Национальной аграрной академии Украины (г. Киев). Лист бере-

зы бородавчатой обрабатывался 10–40% водным раствором препарата и скармливался гусеницам младших возрастов (I–II). Корм для контрольных гусениц обрабатывали таким же объемом воды. В процессе развития дубового шелкопряда в опыте и контроле определяли жизнеспособность гусениц, среднюю массу кокона и шелковой оболочки. Все варианты опыта закладывались в трех повторностях по 30 гусениц одного дня выхода в каждой.

Препарат органического синтеза общей формулой $Mg_{1-x}Co_x(H_2PO_4)_2 \cdot 2H_2O$ также был получен из Национальной аграрной академии Украины (г. Киев). Препаратом в концентрациях 0,01%, 0,1% и 1% водных растворов обрабатывали лист березы и скармливали гусеницам I–II возрастов. После завивки коконов с каждого варианта обработки корма отбирали и взвешивали куколок самцов и самок отдельно. Показатели средней массы отложенных яиц и их количество в кладках исследовались на бабочках в период яйцекладки. Все варианты опыта закладывались в 3-х повторностях по 30 гусениц одного дня выхода в каждой.

При изучении действия растворов перманганата калия на гусениц дубового шелкопряда в качестве корма использовались срезанные ветви березы бородавчатой. Все эксперименты проводились в трехкратной повторности по 20 гусениц одного дня выхода в каждой. Гусениц содержали в полиэтиленовых мешках, а затем в инсектарии.

Обработка корма растворами перманганата калия проводилась по следующим вариантам: 1 – один раз в каждом возрасте после линьки, 2 – один раз ежедневно на протяжении всех возрастов.

Обработка листьев раствором $KMnO_4$ осуществлялась четырьмя дозами: 0,001%, 0,01%, 0,1% и 1,0% (весовой процент химически чистого вещества).

Контролем служили листья, обработанные дистиллированной водой.

В процессе исследований учитывались масса, выживаемость и продолжительность развития гусениц, потребление и утилизация корма, фактическая плодовитость. Учет этих показателей проводился не менее чем на 25–30 экземплярах в каждом варианте концентрации на протяжении 4-х лет.

Перманганат калия является сильнейшим окислителем. При нагревании он разлагается с выделением кислорода, образованием нерастворимого марганца диоксида и калия оксида [212].

Водные растворы $KMnO_4$ содержат ионы K^+ и MnO_4^- . В нейтральной и щелочной среде окислительное действие марганца (VII) гораздо слабее, чем в кислой среде, и он более устойчив. Мы готовили растворы $KMnO_4$ согласно методике, предложенной Ю.Б. Филипповичем [200], с использованием дистиллированной воды, поэтому растворы на протяжении трех суток сохраняли розовую окраску и, следовательно, ионный состав.

Кишечный сок шелкопрядов имеет щелочную реакцию, поэтому ионы MnO_4^- , попадая с пищей в кишечник, сохраняют свою устойчивость и усваиваются организмом.

Кроме этого, растворы KMnO_4 обладают обеззараживающим эффектом. Имеются сведения о защитном действии внутривенного введения перманганата калия при укусах паука каракурта [213].

Следовательно, перманганат калия не разрушается в крови, имеющей щелочную реакцию, достаточно длительное время и обеспечивает лечебный эффект.

Поэтому мы считаем, что ионы MnO_4^- усваиваются организмом гусениц шелкопрядов при обработке корма раствором KMnO_4 различной концентрации. Биостимулирующий эффект такой обработки мы наблюдаем на протяжении многих лет разведения культуры дубового шелкопряда и считаем, что ионы MnO_4^- , попадая в организм гусениц шелкопрядов, оказывают обеззараживающее и стимулирующее влияние, а ионы K^+ необходимы для нормальной работы мышц и нервной системы животного организма.

Для выделения хитина были применены способы щелочной и ферментативной экстракции белка, а затем полученный хитин подвергнут дезацетилюрованию. Стандартные требуют использования дорогостоящего коррозионно-устойчивого оборудования, значительных энергозатрат, а жесткие режимы щелочного гидролиза в конечном итоге приводят к деструкции целевого продукта. Поэтому был использован способ получения хитозана, при котором процесс дезацетилюрования хитина осуществляется при комнатной температуре не ниже $20\text{--}22^\circ\text{C}$ с использованием емкостей из обычной пищевой нержавеющей стали или полимерных материалов, концентрация раствора гидроксида натрия снижена до 35–40% (ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», патент № 21167733). Мягкие условия обеспечивают высокие уровни вязкостных характеристик полимера и степени дезацетилюрования, при этом максимальные значения вязкости приходятся на 15–20-е сутки, а СДА – на 15–25-е сутки выдержки хитина в растворе гидроксида натрия.

В работе использованы методики определения адсорбционной активности по метиленовому синему (ТУ-6-09-29-76) и альбумину в вариантах, адаптированных к анализу энтеросорбентов. Аналитическая детекция концентраций МС и альбумина проводилась с помощью спектрофотометрии (СФ-2000).

Определение витаминов С, Р и B_1 в образцах проводили по методикам, изложенным Ю.Б. Филлиповичем с соавторами [200]. Определение содержания витамина B_2 осуществляли по методике, изложенной в работе В.М. Коденцовой с соавторами [214]. Определение в листьях витаминов B_5 и B_9 производили по методикам, изложенным в справочнике Э. Миндела [215]. Сбор образцов для определения содержания витаминов проводили в течение 2007–2015 годов в окрестностях д. Щитовка Сенненского района Витебской области на протяжении летних месяцев по декадам: в начале, середине и конце каждого месяца. Листья запаривали, высушивали, размалывали на мельнице ЛЗМ, просеивали через сито размером 0,1 мм. Раститель-

тельное сырье для определения наличия 20-гидроксиэкдизона высушивали при температуре 30–40°C (остаточная влажность составляла 2,5–2,8%). 200 мг сухого растительного сырья экстрагировали 70% этанолом (10–15 мл) при 0°C в течение 30-ти суток. Полученные экстракты фильтровали, отбирали 900 мкл и добавляли 12 мл воды. Твердофазную экстракцию осуществляли на колонках Supelclean C₁₈ (Supelio, США) с использованием системы растворителей этанол–вода (3:2) в качестве элюата. Количественные определения 20-гидроксиэкдизона в листьях и гемолимфе куколок, гусениц дубового шелкопряда проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Процедура подготовки образцов из гемолимфы включала экстракцию EtOH, делипидизацию, концентрирование с использованием концентрирующего патрона Диапак С16. Анализ проб проводили на хроматографе Agilent 1100 с УФ-детектором, на колонке Диасорб – С16Т, в изократическом режиме, элюировали смесью ацетонитрил: вода (20:100 v/v).

Опыты по обработке листа дуба и березы препаратом «Риверм» закладывались в 3-кратной повторности с гусеницами первого возраста одного дня выхода из грены. Контроль – обработка листа дистиллированной водой. Предварительные исследования показали, что лучше использовать неразбавленный препарат. Расход препарата – 2 мл на 20 г корма. Производилось опрыскивание листьев при каждой смене корма, который менялся 1 раз в двое суток на протяжении активного питания гусениц. Срезанные ветви для кормления гусениц в опыте и контроле брались с одних и тех же деревьев и приготавливались по способу, разработанному на кафедре зоологии ВГУ имени П.М. Машерова [216]. Гусениц содержали в стеклянных сосудах емкостью 3000 см³ по 30 штук в каждой повторности при температуре 20–22°C и относительной влажности воздуха 60–80%, а также при одинаковых условиях освещенности.

Выживаемость гусениц определялась по формуле:

$$Ж = \frac{Л \cdot 100}{Г} \%,$$

где Ж – жизнеспособность гусениц, в %;

Л, Г – количество гусениц соответственно в начале и конце возраста или в начале и конце гусеничной фазы.

Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом [12].

Взвешивание проводили на торсионных и аналитических весах. Все величины выражали в абсолютно сухой массе. Сухую массу тела гусениц определяли на контрольной группе особей, воспитывавшихся в режиме опыта. Полученные данные использовали для расчета эколого-физиологических показателей питания и роста [217]:

– коэффициент утилизации корма: $KУ = A \cdot C^{-1} \cdot 100\%$;

– эффективность использования потребленного корма:

$$\text{ЭИП} = P \cdot C^{-1} \cdot 100\%;$$

– эффективность использования усвоенного корма:

$$\text{ЭИУ} = P \cdot A^{-1} \cdot 100\%.$$

Фактическую плодовитость бабочек определяли путем подсчета яиц в кладках, а потенциальную – суммируя количество отложенных яиц и яиц, оставшихся в яйцевых трубочках при вскрытии брюшка самок.

Для исследования эффективности экстракта пыльцы дуба использовали грону, которую на 4-е сутки инкубации обрабатывали 1%, 5% и 10% растворами этого экстракта с экспозицией 20–30 минут. После этого экстракт сливали, а грону просушивали без дополнительного промывания водой. Для приготовления экстракта высушенную пыльцу дуба заливали кипятком из расчета 1 г, 5 г и 10 г на 100 мл. Настаивали в течение 30–40 минут, процеживали, отжимали через марлю и охлаждали при комнатной температуре. Контролем в этом опыте была грена, обработанная дистиллированной водой по такой же методике.

По принятым в шелководстве методам [218] исследовали биологические и технологические параметры насекомых (длительность роста, жизнеспособность гусениц, масса кокона, масса оболочки, шелконосность и плодовитость). В частности, вычисления основных показателей в опытных и контрольных вариантах проводили в соответствии со следующими формулами:

$$\text{Ож} = \frac{(Я - Н) \times 100}{Я},$$

где *Ож* – оживление грены, в %;
Я – количество яиц, которые были заложены на инкубацию;
Н – количество неживших яиц.

$$\text{Ж} = \frac{Л \times 100}{Г},$$

где *Ж* – жизнеспособность гусениц, в %;
Л – количество гусениц после линьки;
Г – количество гусениц, взятых на инкубацию в предыдущем возрасте.

$$\text{Е} = \frac{О \times 100}{К},$$

где *Е* – шелконосность коконов, в %;
О – масса оболочки сырого кокона;
К – масса сырого кокона.

В качестве кормового растения использовались береза бородавчатая и ива корзиночная.

Опыты проводились с гусеницами дубового шелкопряда, выращенными на листьях березы бородавчатой и ивы корзиночной. Насекомых вы-

рацивали на данных кормовых растениях начиная с первого дня выхода гусениц из яйца и на протяжении трех возрастов корм подопытных гусениц ежедневно обрабатывали водными экстрактами листа дуба черешчатого. Корм контрольных гусениц – таким же объемом воды. Для приготовления экстракта 5 г высушенного при 100–120°C и измельченного сухого листа или измельченного свежего листа дуба заливали 100 мл кипящей воды, настаивали на протяжении 20–30 минут и процеживали через марлю. При экстрагировании холодной водой 5 г высушенного при 100–120°C и измельченного или измельченного свежего листа дуба заливали 100 мл холодной воды, настаивали 20–30 минут и процеживали через марлю. Биологические показатели дубового шелкопряда (продолжительность развития, жизнеспособность, масса коконов и шелковой оболочки, плодовитость) высчитывали принятыми в шелководстве методами [218]. Срезанные ветви заготавливали согласно способу В.А. Радкевича и соавторов [216].

Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом [12]. Гусениц одного возраста содержали в садках по 25 экз. в каждом в трех повторностях при температуре 21–23°C. Повышенную влажность поддерживали ежедневным смачиванием ветвей корма.

Полученные данные использовали для расчета эколого-физиологических показателей питания и роста [217].

Для экспериментов по изучению влияния белково-витаминного препарата грибного происхождения использовали дубовый шелкопряд *Antheraea pernyi* G.-M., которого кормили листьями березы и ивы. В начале I возраста были сформированы опытные и контрольные группы гусениц. Гусеницы опытных вариантов с 1-го дня I возраста получали в качестве корма облиственные побеги березы (1 вариант) и ивы (2 вариант), которые спустя сутки обрабатывали водными растворами белково-витаминного препарата в концентрациях 10%, 20%, 30% и 40%. Раствор препарата наносили на листья путем опрыскивания за 5–10 мин до кормления гусениц. Особи контрольного варианта получали корм, обработанный водой.

Полученные данные обрабатывали статистическими методами с использованием программы Microsoft Excel.

Для эксперимента использовали грену и гусениц дубового шелкопряда. В опытном варианте грену перед закладыванием на инкубацию опыляли дифосфатом аквоамин меди (II) цинка состава $\text{CuZnP}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 2,7\text{H}_2\text{O}$ и монофосфатом аквоамин кобальта (II) и цинка состава $\text{Co}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O} + \text{Zn}_2\text{PO}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3$. Кормовое растение – береза бородавчатая.

Указанные вещества использовали для опыливания корма гусениц I–III возрастов из расчета 1 мг, 2 мг, 3 мг, 4 мг на 100 г корма. Грену и корм контрольного варианта не обрабатывали. Для изучения эффекта от обработки грену и корма исследуемыми химическими препаратами определяли оживление грену (процент яиц, из которых вышли гусеницы), вы-

живаемость гусениц за период выращивания, длительность гусеничного периода, количество сортовых коконов, массу шелковой оболочки, среднюю шелконосность коконов. Кормовые растения: дуб черешчатый, береза бородавчатая, ива корзиночная.

Показатели питания и роста шелкопряда определяли гравиметрическим методом по Вальдбауэру с последующим расчетом индексов питания – эффективность использования потребленного корма (ЭИП) и эффективность использования усвоенного корма (ЭИУ) [176]. Ежедневно учитывали количество потребленного корма (С) и выделенных экскрементов (F), а также определяли величину прироста биомассы насекомых. Взвешивание осуществляли на торсионных и аналитических весах. Все показатели выражали в абсолютно сухой массе.

Гомогенат гусениц V возраста получали, используя в качестве экстрагирующего вещества физраствор. Гомогенат центрифугировали 10 мин при 30 тыс. оборотов в минуту, добавляли 2 капли этилового спирта и еще 5 мин центрифугировали. Надосадочную жидкость подвергали анализу с помощью тест-систем фирмы Roche на спектрометре Рефлотрон-4. Количество повторностей – 3, по 10 гусениц в каждой повторности. Определялась активность ферментов аспаратаминотрансферазы и амилазы.

Г Л А В А 3

РЕАКЦИЯ ОРГАНИЗМА ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА НА ИЗМЕНЕНИЯ ХИМИЗМА КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ

3.1 Сезонная динамика вторичных и первичных метаболитов в листьях кормовых растений китайского дубового шелкопряда

К одному из крайне перспективных для практического применения направлений изучения химических взаимоотношений в природе относится исследование аллелохимических взаимодействий фитофагов и их кормовых растений. Известно, что продуцируемые растениями аллелохемики могут служить аттрактантами во взаимодействии с одними организмами и репеллентами при контакте с другими.

Установлено, что гидролизуемые таннины, содержащиеся в дубе красном, снижают плодовитость непарного шелкопряда [45]. Изучены воздействие возраста растений на состав вторичных метаболитов и влияние последних на усвоение пищи *Daphnis nerii*. Предполагается, что биодоступность пищи блокируется вторичными метаболитами, такими, как фенолы и цианогенные глюкозиды, появляющиеся в старых листьях [46]. Ряд авторов считает, что сам факт повреждения растений фитофагами индуцирует химическую защиту у растений. Так, листья картофеля инфицировались *Muzus persicae*, что приводило с течением времени к увеличению продукции гликоалкалоидов в листьях и повышало уровень индивидуальной эндогенной защиты растения против насекомых-вредителей. Химическая защита растений от насекомых вредителей определяется не только веществами качественного действия (алкалоидами), но и веществами количественного действия – таннинами. Высокое содержание таннинов и более эффективная химическая защита были у немирмекофильных видов, лишь факультативно связанных с муравьями по сравнению с облигатными мирмекофилами [219].

Накопление фактического материала в данном направлении необходимо для разработки основных положений трофической теории динамики численности хвое- и листогрызущих насекомых. Но пока исследования такого типа не многочисленны и полученные нами данные о сезонной динамике некоторых вторичных и первичных метаболитов в листьях дуба черешчатого, березы повислой, ивы корзиночной как кормовых растений китайского дубового шелкопряда актуальны и позволяют несколько восполнить имеющуюся нехватку экспериментального материала.

По мнению многих исследователей, трофические свойства растений изменяются во времени и пространстве и являются ведущим фактором, определяющим вспышки массового размножения насекомых вредителей [5; 220; 221]. С этой точки зрения исследования сезонной динамики неко-

торых вторичных и первичных метаболитов в листьях дуба черешчатого, березы повислой и ивы корзиночной как кормовых растений китайского дубового шелкопряда весьма актуальны, потому что концентрации этих соединений во многом определяют пригодность растения в качестве кормового для насекомых фитофагов.

Анализ полученных данных, приведенных в таблице 3.1.1, показал, что в листьях дуба черешчатого суммарное количество фенолов и алкалоидов увеличивается, причем возрастание содержания алкалоидов происходит более быстрыми темпами. Если к концу августа количество фенолов возросло по сравнению с июнем на 16,1%, то количество алкалоидов увеличилось за тот же период почти в 10 раз. Содержание гидролизуемых таннинов также возросло за тот же период почти в 3 раза, а количество конденсированных таннинов в 2,5 раза.

Что касается флавоноидных соединений пирогаллола и пирокатехина, то содержание пирокатехина практически не изменилось на протяжении вегетации, а концентрация пирогаллола возросла очень существенно, почти в 10 раз. Таким образом, важнейшие группы аллелохемиков (фенолы, таннины, алкалоиды), оказывающие, согласно данным многих авторов, значительное влияние на процессы питания насекомых-фитофагов, присутствуют в листьях дуба черешчатого и накапливаются к концу вегетативного периода различными темпами. Быстрее всех идет накопление алкалоидов, медленнее – таннинов, а количество фенолов отличается более высокой концентрацией (их примерно в три раза больше по сравнению с таннинами и алкалоидами, на протяжении всего периода вегетации) и незначительным увеличением содержания к концу вегетационного периода. Сходные данные динамики фенолов, таннинов и алкалоидов у других видов растений получены рядом авторов [222].

Исследование содержания вторичных метаболитов в листьях березы бородавчатой показало, что фенолов в листьях березы меньше, чем в листьях дуба в среднем за исследуемый период в 2 раза, но тенденция к их возрастанию к концу лета также четко выражена, как и у дуба. Но увеличение концентрации фенолов происходит несколько интенсивнее. К концу лета, в августе, количество фенолов в листьях березы увеличивается на 29,2%, а в листьях дуба, как уже указывалось, – лишь на 16,1%. Алкалоидов в листьях березы также меньше, чем в листьях дуба на протяжении всех летних месяцев. Причем июньский лист, как березы, так и дуба, содержит минимальное количество алкалоидов, но в листьях березы их меньше в 3,5 раза. Июльский лист березы содержит алкалоидов в 16 раз меньше, чем у дуба, а августовский – в 10 раз меньше. И скорость накопления их у березы меньше, чем у дуба. В листьях березы концентрация алкалоидов к концу августа увеличивается примерно в 3 раза, а в листьях дуба – в 10 раз. Что касается содержания гидролизуемых и конденсированных таннинов в листьях березы, то их концентрация к концу вегетации медленно, но закономерно возрастает.

Таблица 3.1.1 – Сезонная динамика вторичных метаболитов в листьях кормовых растений китайского дубового шелкопряда (средние данные за 2003–2015 гг.)

Месяц	Влажность, % АБС	Зольность, % АБС	Сумма фенолов, % АБС	НХР силу-фол	Гидролизир-уемые танины, % АБС	Пирогал-лол, % АБС	Пирокате-хин, % АБС	Конденси-рованные танины, % АБС	Сумма алкало-идов, мг %	Циано-генные глюкози-ды, мг %
Дуб черешчатый										
Июнь	11,8±0,25	14,3±0,21	1,24±0,13	28	0,36±0,03	0,16±0,01	0,12±0,01	0,56±0,01	0,14±0,01	–
Июль	12,1±0,28	17,3±0,16	1,32±0,01	32	0,52±0,04	0,24±0,01	0,16±0,01	0,69±0,02	0,81±0,01	–
Август	11,9±0,26	19,2±0,12	1,44±0,14	34	1,14±0,55	1,13±0,61	0,14±0,02	1,20±0,10	1,1±0,01	–
Береза бородавчатая										
Июнь	12,4±0,32	11,3±0,21	0,65±0,01	26	0,12±0,03	0,09±0,001	0,06±0,001	0,24±0,01	0,04±0,01	–
Июль	12,3±0,15	12,1±0,15	0,72±0,02	26	0,16±0,01	0,16±0,01	0,11±0,01	0,26±0,01	0,05±0,01	–
Август	12,4±0,17	14,7±0,19	0,84±0,05	26	0,18±0,01	0,17±0,02	0,16±0,01	0,29±0,01	0,12±0,01	–
Ива корзиночная										
Июнь	11,7±0,11	16,1±0,15	0,96±0,01	23	0,21±0,001	0,12±0,001	1,0±0,03	0,45±0,01	0,09±0,01	1,0±0,10
Июль	12,1±0,12	16,9±0,12	1,25±0,01	23	0,28±0,02	0,16±0,001	1,26±0,01	0,65±0,03	0,15±0,01	1,13±0,10
Август	12,6±0,10	17,8±0,13	1,37±0,04	23	0,38±0,001	0,18±0,001	1,26±0,03	0,93±0,05	0,29±0,02	1,26±0,11

Сравнение данных показателей с аналогичными листа дуба показало, что гидролизуемых таннинов в листьях дуба больше, чем в листьях березы: в июне примерно в 3 раза, в июле – в 3,5 раза, а в августе – в 6 раз. Конденсированных таннинов также больше в листьях дуба, чем в листьях березы: в июне – в 2,5 раза, в июле – почти в 3 раза, в августе – в 4 раза. Пирогаллола в листьях березы намного меньше, чем у дуба: примерно в 1,5–2 раза в июне и июле и в 6 раз меньше – в августе.

Концентрация пирокатехина у листа березы увеличивается в течение вегетации в 2,5 раза, а у листа дуба содержание пирокатехина сохраняется приблизительно на одном уровне весь вегетационный период. Следует указать на такое различие, если в июне пирокатехина у листа дуба было больше, чем у листа березы, в 2 раза, то к августу его содержание стало примерно одинаковым. Что касается цианогенных глюкозидов, то нами они не обнаружены ни в листьях дуба, ни в листьях березы, хотя в литературных источниках имеются указания на то, что стареющие листья растений могут накапливать цианогенные глюкозиды [46]. Таким образом, лист березы по сравнению с листом дуба характеризуется меньшим содержанием фенольных соединений, алкалоидов и таннинов. Изучение содержания аллелохимиков в листьях ивы корзиночной в течение вегетации показало, что лист ивы имеет фенолов больше, чем лист березы, но меньше, чем лист дуба. К концу вегетации концентрация фенольных соединений ивы возрастает так же, как и у других исследуемых пород, и становится почти равной с содержанием фенолов в листьях дуба и превышает количество данных соединений в листьях березы примерно в 1,5 раза. Сумма алкалоидов у листа ивы возрастает в течение вегетации в три раза, но общее содержание алкалоидов в листьях ивы меньше, чем у дуба, примерно в 1,5 раза в июне, в 5 раз – в июле и в 4 раза в августе. Сравнение данного показателя с аналогичным показателем листа березы указывает на промежуточное положение листа ивы, т.е. лист ивы содержит алкалоидов меньше, чем лист дуба, но больше, чем лист березы (таблица 3.1.1). Гидролизуемых таннинов в листьях ивы также меньше, чем в листьях дуба, за тот же период наблюдений. Это различие сохраняется на протяжении всех трех месяцев и в среднем выражается цифрой – в 2–2,5 раза меньше. При сравнении содержания гидролизуемых таннинов листа ивы с листом березы можно констатировать, что лист ивы по этому показателю превышает лист березы по всем месяцам примерно в 2 раза, т.е. и по содержанию гидролизуемых таннинов лист ивы занимает промежуточное положение между листом дуба и листом березы, аналогично содержанию алкалоидов. Конденсированные таннины по содержанию в листьях ивы приближаются к значениям этого же показателя в листьях дуба (имеются незначительные отличия на протяжении всего периода вегетации), т.е. концентрации конденсированных таннинов в листьях дуба и ивы примерно равны. Сравнение этого показателя с аналогичным в листьях березы указывает на то, что конденсирован-

ных таннинов в листьях ивы больше, чем в листьях березы, за весь период вегетации в 2–3 раза (таблица 3.1.1). Содержание пирогаллола и пирокатехина в листьях ивы незначительно, но возрастает с течением вегетации, а общий уровень пирогаллола сопоставим с таковым у листа березы, но резко отличается от уровня этого соединения в листьях дуба, особенно в августе, т.е. скорость накопления пирогаллола к концу вегетации в листьях ивы невелика в отличие от листа дуба. Так, количество пирогаллола в листьях ивы увеличивается в августе лишь в 1,5 раза по сравнению с июнем, в листьях дуба – в 6 раз, в листьях березы – в 2 раза. Пирокатехин в листьях ивы сохраняет стабильность концентрации, так же, как и в листьях дуба, но превышает его содержание в листьях дуба примерно в 8 раз в июне, в 10 раз – в июле и августе. То есть лист ивы отличается от листа дуба и березы очень высоким содержанием пирокатехина, метаболита из группы флавоноидов. В листьях ивы обнаружены цианогенные глюкозиды в незначительных количествах, но их содержание увеличивается к концу вегетационного периода. Таким образом, лист ивы содержит довольно значительное количество фенолов, алкалоидов, конденсированных таннинов, самое большое среди исследуемых растений количество пирокатехина, а также характеризуется присутствием цианогенных глюкозидов в минимальных концентрациях. Обобщая все вышесказанное, отметим, что самые высокие концентрации фенолов, алкалоидов и таннинов характерны для листа дуба на протяжении всего периода вегетации, самые низкие у березы, а лист ивы занимает промежуточное положение по концентрации вышесказанных аллелохемиков. Кроме этих количественных изменений содержания основных аллелохемиков лист каждого растения характеризуется своими видоспецифичными чертами. У дуба черешчатого лист отличается стабильным содержанием флавоноида пирокатехина на протяжении всего вегетационного периода и самым высоким содержанием пирогаллола.

Лист березы бородавчатой содержит минимальное количество пирокатехина и пирогаллола, а лист ивы корзиночной – максимальное количество пирокатехина и цианогенные глюкозиды.

По мнению многих исследователей, эффективность утилизации и использования корма на рост тела насекомых зависит от обводнения растительных тканей [223], соотношения основных групп питательных веществ [224]. Некоторые считают, что высокая питательная ценность листьев компенсирует любые отрицательные эффекты, связанные с присутствием вторичных метаболитов [225]. Нами было проведено определение содержания основных питательных веществ в кормовых растениях шелкопрядов на протяжении вегетации (таблица 3.1.2).

Таблица 3.1.2 – Биохимическая характеристика листа кормовых растений китайского дубового шелкопряда на протяжении вегетации

Месяц	Содержание, % к сухой массе							
	Вода	Сухое вещество	Растворимые углеводы	Общий азот	Белковый азот	Зола	Жиры	Свободные аминокислоты
	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m
Дуб черешчатый								
Июнь	61,77±1,2	38,23±0,37	12,01±0,9	2,97±0,01	2,47±0,03	6,23±0,1	4,84±0,01	9,54±0,11
Июль	60,45±1,2	39,55±0,12	15,75±0,58	2,78±0,01	2,5±0,04	5,87±0,12	3,85±0,02	16,39±0,35
Август	55,44±0,32	44,56±1,2	13,34±0,25	2,83±0,02	2,45±0,01	4,75±0,11	3,85±0,02	17,68±0,41
Сентябрь	50,14±1,3	49,86±1,35	12,57±0,6	3,01±0,01	2,43±0,02	4,53±0,06	3,18±0,01	10,06±0,27
Береза бородавчатая								
Июнь	62,23±1,65	37,77±0,64	12,14±0,22	2,71±0,02	2,42±0,01	3,97±0,09	9,05±0,08	8,43±0,4
Июль	60,03±1,12	39,97±0,81	16,18±0,45	2,72±0,06	2,39±0,04	3,92±0,1	8,47±0,35	14,52±0,25
Август	58,15±0,35	41,85±1,08	13,45±0,36	2,84±0,08	2,53±0,11	3,86±0,03	6,31±0,01	13,45±0,36
Сентябрь	54,35±1,03	45,65±1,32	12,36±0,51	3,02±0,25	2,61±0,15	3,75±0,07	5,12±0,05	9,58±0,2
Ива корзиночная								
Июнь	57,3±0,8	42,70±0,7	11,7±0,12	3,1±0,01	2,9±0,07	7,60±0,19	4,8±0,02	7,21±0,08
Июль	55,88±1,1	44,12±0,65	13,1±0,10	3,6±0,01	3,1±0,02	6,43±0,04	5,2±0,01	11,30±0,03
Август	54,45±0,57	45,55±0,4	11,6±0,09	3,9±0,008	3,4±0,01	6,21±0,03	5,0±0,11	9,25±0,03
Сентябрь	51,64±0,38	48,36±0,3	9,5±0,07	3,8±0,02	3,5±0,03	5,20±0,06	5,6±0,05	7,6±0,01

Исходя из данных таблицы 3.1.2, следует отметить, что в начале и конце вегетационного периода концентрация растворимых углеводов, свободных аминокислот, жиров и воды в листьях всех растений характеризуется минимальными значениями, количество общего и белкового азота в листьях дуба и березы практически не изменяется, а в листьях ивы к концу вегетации несколько возрастает. Зольность листьев всех растений к концу вегетации незначительно понижается.

3.2 Анализ содержания витаминов в листьях кормовых растений и организме дубового шелкопряда

3.2.1 Сезонная динамика содержания витаминов в листьях кормовых растений

Многие витамины входят в состав ферментов или гормонов, поэтому они оказывают сильнейшее влияние на процессы обмена веществ, рост и развитие животных. У насекомых существует специфическая потребность в водорастворимых витаминах групп В, которые могут быть исключены из пищевого рациона только в том случае, когда они синтезируются симбиотическими микроорганизмами, заселяющими кишечник и жировое тело. Насколько известно, сами насекомые не в состоянии синтезировать многие витамины этой группы [9; 60].

Почти все исследованные насекомые нуждаются в таких водорастворимых витаминах, как тиамин (B_1), рибофлавин (B_2), никотиновая кислота (B_3), фолиевая кислота (B_9). Полное исключение любого из этих веществ из пищевого рациона ведет к приостановке развития и гибели насекомых [9].

Витамин B_1 является коэнзимом кокарбоксилазы и таким образом участвует в процессах обмена углеводов, белков и жиров. Обеспечивает нормальный рост и повышает двигательную и секреторную активность пищеварительной системы. Его недостаток приводит к замедлению роста и иногда к гибели личинок [225]. По данным Б. Ефремова [226], экспериментальное понижение содержания витамина B_1 приводило к уменьшению массы тела пчел и появлению уродов с недоразвитыми крыльями. У насекомых, которых кормили белком с добавлением девяти витаминов группы В, за исключением тиамина, не развивалась глоточная железа и уменьшалось содержание азота в организме. В эксперименте через 20 дней после рождения погибло 95% пчел, тогда как в контроле через 26 дней – лишь 20%.

Так, Б. Ефремов [226] проводил опыты по влиянию витамина B_1 на эффективность вывода маток, а также на качество пчел и развитие семей. Семьи-воспитательницы получали ежедневно по 0,5 л сахарного сиропа (1:1) с добавкой 200 мг витамина B_1 . В контроле семья получала только сироп. Исследования проводили в течение двух сезонов на пчелах серой

горной кавказской породы. Масса маток, выведенных в семьях, получавших витамин В₁, была на 20% больше, чем в контроле. Число яйцевых трубочек в среднем на 6,5% больше, чем в контроле. Семьи, подкармливаемые сиропом с добавками В₁, имели на 45% больше расплода, собрали меда с рапса и гречихи больше, чем в контроле на 40% и 30% соответственно, а после зимовки имели на 20% меньше подмора, чем в контроле.

Рибофлавин (В₂) входит в состав флавопротеиновых ферментов, участвующих в процессах клеточного дыхания. Этот витамин не синтезируется животными, поэтому он должен входить в пищевой рацион всех насекомых, развивающихся в отсутствие симбионтов, способных его синтезировать.

Никотиновая кислота (В₃) входит в состав никотинамидных ферментов НАД и НАДФ, играющих важную роль в промежуточном дыхательном обмене. Никотиновая кислота необходима различным насекомым, но у некоторых синтезируется симбиотическими микроорганизмами и поэтому их потребность в витамине не всегда выявляется [101].

Фолиевая кислота (В₉) представляет собой важный коэнзим, участвующий в реакциях синтеза муравьиной кислоты и некоторых заменимых аминокислот. Она не является необходимым компонентом пищи у мухи *Agria offinis* [227]. У всех остальных насекомых фолиевая кислота должна обязательно включаться в пищевой рацион [9].

Аскорбиновая кислота (витамин С) участвует в окислительно-восстановительных процессах клеточного дыхания. По данным Л. Проссера [101], насекомые, за исключением некоторых видов, не нуждаются в аскорбиновой кислоте, т.к. сами синтезируют ее. По данным В.П. Тыщенко [9], насекомым необходим витамин С, они сами стабилизировать его не могут. Поэтому в синтетические и полусинтетические среды для разведения гусениц обязательно включается аскорбиновая кислота как важный антиоксидант, повышающий жизнеспособность и продуктивность насекомых в культуре [9; 228].

Рутин, вещество Р-витаминного свойства. Уменьшает проницаемость и хрупкость капилляров, улучшает усвоение аскорбиновой кислоты. Относится к флавоноидам и в виде гликозидов присутствует во многих растениях. В организм насекомых-фитофагов поступает только с пищей. Данных о содержании водорастворимых витаминов в листьях дуба черешчатого, березы бородавчатой и ивы корзиночной в доступной нам литературе не обнаружено. Так как развитие гусениц дубового шелкопряда в климатических условиях Беларуси начинается в июне и заканчивается в августе, мы проследили за изменением содержания витаминов В₁, В₂, В₅, В₉, С и Р в листьях дуба, березы, ивы на протяжении этих месяцев. Полученные данные суммированы в таблице 3.2.1.1.

Таблица 3.2.1.1 – Количественная характеристика витаминов в листьях кормовых растений дубового шелкопряда (средние данные за июнь–август 2003–2015 гг.)

Кормовое растение	Месяц	Содержание витаминов, мг, %					
		Тиамин (B ₁)	Рибофлавин (B ₂)	Никотиновая кислота (B ₃)	Фолиевая кислота (B ₉)	Аскорбиновая кислота (C)	Рутин (P)
Дуб (контроль)	июнь	1,70±0,04	0,73±0,01	4,84±0,25	0,66±0,02	29,31±0,45	6,40±0,31
	июль	1,93±0,08	1,35±0,04	6,21±0,25	1,05±0,03	34,23±1,15	9,67±0,45
	август	1,12±0,06	0,76±0,01	5,38±0,15	0,73±0,02	19,84±0,75	2,81±0,12
Береза	июнь	2,35*±0,09	1,21*±0,08	4,19±0,12	0,30*±0,01	24,20*±0,66	7,90*±0,28
	июль	2,62*±0,08	1,74*±0,05	5,62±0,13	0,56*±0,01	28,75*±0,25	4,34*±0,16
	август	1,74*±0,05	1,02*±0,03	4,71±0,12	0,44*±0,01	28,64*±0,67	3,25*±0,21
Ива	июнь	2,11*±0,04	1,19*±0,04	3,96*±0,15	0,36*±0,01	27,52±0,50	4,83±0,25
	июль	2,30*±0,07	1,45*±0,08	4,59*±0,25	0,51*±0,01	33,02±0,81	4,06*±0,21
	август	1,38±0,07	0,79*±0,07	3,81*±0,17	0,42*±0,02	24,21±0,45	3,21±0,15

Примечание: достоверные отличия содержания витаминов по сравнению с контролем обозначены значком – * (P < 0,05).

Из данных таблицы 3.2.1.1 следует, что количество тиамин (В₁) в листьях всех кормовых растений закономерно уменьшается от июня к августу примерно в 1,5 раза. Содержание рибофлавина (В₂) и никотиновой кислоты (В₅) возрастает в июльских листьях дуба, березы и ивы, а в августе возвращается к уровню июня. Содержание фолиевой кислоты (В₉) в листьях всех кормовых растений, согласно нашим данным (таблица 3.2.1.1), имеет тенденцию к увеличению от июня к августу: на дубе это увеличение составляет 10,6%; на березе – 46,6%; на иве – 16,9%.

Следует отметить, что в июльских листьях всех кормовых растений наблюдается значительный подъем содержания фолиевой кислоты. Так, в июле, по сравнению с июнем, содержание фолиевой кислоты в листьях дуба возрастает на 60,0%; в листьях березы – на 86,6%; в листьях ивы – на 41,6%. Затем, в августе, наблюдается спад, но, в целом, по сравнению с июнем, в августе листья всех растений содержат фолиевой кислоты больше, чем в июне (10,6% – дуб; 46,6% – береза; 16,9% – ива), что позволяет сделать заключение о том, что содержание фолиевой кислоты (В₉) так же, как рибофлавина (В₂) и никотиновой кислоты (В₅), возрастает в середине вегетационного периода и начинает уменьшаться к концу вегетационного периода, т.е. количество витаминов группы В в листьях дуба, березы и ивы имеет тенденцию к уменьшению в конце вегетационного периода, только у тиамин (В₁) этот процесс идет более плавно, а у других витаминов этой группы скачкообразно с максимумом в июле и последующим спадом в августе.

Анализ сезонной изменчивости содержания аскорбиновой кислоты (С) в листьях дуба показал значительное – на 18,8% – увеличение ее содержания в июле, по сравнению с июнем, и уменьшение – на 32,3% в августе, по сравнению с июнем.

Иначе в листьях дуба по отношению к аскорбиновой кислоте наблюдается та же тенденция увеличения, а затем спада выработки витамина на протяжении вегетации, что и для витаминов группы В.

В листьях березы по отношению к содержанию аскорбиновой кислоты вышеуказанной тенденции не обнаружено. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях березы колеблется в незначительных пределах на протяжении летнего периода.

Для листа ивы так же, как и для листа дуба, характерен подъем содержания аскорбиновой кислоты в июле на 20,0%, по сравнению с июнем, и спад – на 12,0% в августе.

Отклонение сезонной динамики содержания аскорбиновой кислоты в листьях березы от обнаруженной нами тенденции сезонных количественных изменений для других витаминов, возможно, объясняется наступлением более позднего спада содержания витамина в сентябре, доказательство этого предположения требует дальнейших исследований.

Количество рутина (Р) в листьях всех кормовых растений закономерно уменьшается от июня к августу: дуб – на 56,1%; береза – на 58,86%;

ива – на 33,54%. Следует отметить, что в июле в листьях дуба наблюдается подъем содержания рутина, по сравнению с июнем, на 51,1%, в листьях березы и ивы такого подъема не наблюдалось.

На основании полученных результатов можно сделать вывод, что сезонная динамика содержания витаминов тиамин (В₁), рибофлавина (В₂), никотиновой кислоты (В₃), фолиевой кислоты (В₉), аскорбиновой кислоты (С) и рутина (Р) в листьях дуба, березы и ивы в основном характеризуется тенденцией увеличения, а затем спада выработки витаминов на протяжении вегетации в течение летнего сезона. Сравнительный анализ содержания витаминов в листьях в зависимости от вида кормового растения показал, что лист дуба отличается от листа березы и ивы большим содержанием фолиевой, никотиновой, аскорбиновой кислот, рутина и меньшим содержанием тиамина, т.е. лист дуба по содержанию большинства витаминов является более полноценным кормом, чем лист березы и ивы.

3.2.2 Оценка влияния содержания витаминов в листьях кормовых растений на их накопление в куколках дубового шелкопряда

В результате проведенных исследований установлено, что очень важным в поддержании высокой жизнеспособности и продуктивности зоокультур является обеспечение сбалансированности питания. Несбалансированность веществ в пище может вызвать у насекомых сильный стресс. Стрессовое воздействие уменьшается введением в диету специальных агентов, в первую очередь антиоксидантов. Витамины обладают сильнейшим антиоксидантным воздействием на организм. Но для правильного применения витаминов в зоокультурах необходимы знания об их содержании и соотношениях в природном корме, об их влиянии в разных концентрациях на рост и развитие насекомых. Поэтому предпринятая нами попытка выяснить содержание некоторых водорастворимых витаминов в листьях кормовых растений дубового шелкопряда и проверить наличие влияния витаминов пищи на накопление витаминов в куколках шелкопряда весьма актуальна.

Анализ полученных данных (таблицы 3.2.1.1, 3.2.2.1) показал, что тиамин в листьях березы накапливается в 1,5 раза больше, чем в листьях дуба, а в куколках наоборот. Рибофлавин больше в листьях березы, а в куколках – в 2 раза больше при питании листом дуба по сравнению с березой. Содержание никотиновой кислоты в листьях дуба и березы примерно одинаково. И в куколках, полученных на данных кормовых растениях, содержание никотиновой кислоты примерно одинаково.

Таблица 3.2.2.1 – Содержание витаминов в куколках дубового шелкопряда в зависимости от кормового растения (средние данные за 2003–2015 гг.)

Кормовое растение	Содержание витаминов, мг, %				
	Тиамин (В ₁)	Рибофлавин (В ₂)	Никотиновая кислота (В ₅)	Фолиевая кислота (В ₉)	Аскорбиновая кислота (С)
Дуб (контроль)	2,12±0,05	2,57±0,05	1,56±0,18	0,05±0,01	6,42±0,05
Береза	0,97*±0,03	1,16*±0,03	1,70±0,12	0,08*±0,01	8,04*±0,04
Ива	1,21*±0,03	0,79*±0,01	1,47±0,22	0,06±0,01	5,61*±0,05

Примечание: достоверные отличия содержания витаминов по сравнению с контролем обозначены значком – * (P < 0,05).

Фолиевой кислоты в листьях дуба в 2 раза больше, чем в листьях березы, а куколки накапливают этого витамина в 1,5 раза больше на березе, чем на дубе. В листьях дуба аскорбиновой кислоты больше, чем в листьях березы примерно на 5%, но в гемолимфе куколок на березе аскорбиновой кислоты содержится на 25% больше, чем у куколок с дуба. Наблюдается интересный факт: при питании гусениц нетрадиционным кормом, листом березы, они накапливают и передают куколкам значительно больше аскорбиновой и фолиевой кислот, чем при питании оптимальным кормом – листом дуба. Возможно, это объясняется необходимостью преодоления стресса, возникающего у гусениц под воздействием нового корма – листа березы, так как нами отмечены замедление развития и снижение жизнеспособности гусениц на березе. Установлено, что для преодоления стрессового воздействия искусственных питательных сред при разведении насекомых в культуре в состав сред включают витамины, в том числе обязательно витамин С [229].

Итак, лист дуба отличается от листа березы большим содержанием фолиевой, аскорбиновой кислот и меньшим содержанием витаминов В₁, В₂, В₅, но куколки, полученные при питании гусениц листом дуба содержат больше витаминов В₁, В₂, В₅ и меньше аскорбиновой и фолиевой кислот, а куколки на березе накапливают больше аскорбиновой, фолиевой кислот и меньше витаминов В₁, В₂, В₅. Избирательность гусениц дубового шелкопряда в отношении фолиевой и аскорбиновой кислот при переводе их на новое кормовое растение – березу бородавчатую возможно объясняется необходимостью преодоления стресса, вызванного непривычными кормовыми условиями. Сравнительный анализ содержания витаминов в листьях в зависимости от вида кормового растения показал, что тиамин (В₁) в листьях березы накапливается примерно в 1,5 раза больше, чем в листьях дуба. В листьях ивы тиамин также больше, чем в листьях дуба, примерно в 1,3 раза. Рибофлавин (В₂) в листьях березы больше, чем в листьях дуба в 1,4 раза, а в листьях ивы больше, чем у дуба, в 1,2 раза. Никотиновой кислоты (В₅) в листьях дуба больше по сравнению с березой

в 1,2 раза, по сравнению с ивой в 1,3 раза. Лист дуба также содержит максимальное количество фолиевой кислоты. Этого витамина в листьях дуба больше, чем в листьях березы и ивы, почти в 2 раза. Аскорбиновой кислоты в листьях дуба и ивы содержится примерно на 5% больше, чем в листьях березы. Рутин больше всего содержится в листьях дуба: в 1,2 раза больше, чем в листьях березы, и в 1,5 раза больше, чем в листьях ивы.

Таким образом, лист дуба содержит больше, чем лист березы и ивы, никотиновой кислоты (В₅), фолиевой кислоты, аскорбиновой кислоты и рутина. Из шести изученных нами витаминов только 2 витамина В₁ и В₂ присутствуют в листьях дуба в меньшем количестве, чем в листьях березы и ивы.

Резюмируя все вышесказанное, сделаем вывод: по уровню накопления большинства витаминов (В₅, В₉, С, Р) лист дуба богаче листа березы и ивы практически на протяжении всего летнего сезона, в течение которого уровень витаминов вначале повышается, а затем снижается в листьях всех кормовых растений. Результаты исследований позволяют утверждать, что более высокий уровень накопления куколками дубового шелкопряда аскорбиновой и фолиевой кислот на березе по сравнению с дубом – это защитная реакция от стресса, вызванного переводом гусениц на новый, непривычный корм – лист березы.

3.3 Особенности накопления белков, липидов и углеводов в организме дубового шелкопряда в зависимости от кормового растения

3.3.1 Динамика суммарных белков гемолимфы гусениц и куколок дубового шелкопряда в зависимости от кормового растения

Ценность дубового шелкопряда обусловлена способностью его к синтезу белковых веществ на определенной стадии развития личинки. Поэтому ведущее значение в физиологии этого насекомого принадлежит белковому обмену [230; 231].

В связи с адаптацией дубового шелкопряда к новому виду корма, в частности к иве, встает вопрос об изучении его биологической продуктивности на этом кормовом растении.

По мнению ряда исследователей [232–235], количественное содержание, качественный состав, биологическая активность белков гемолимфы являются показателями физиологического состояния организма, по которым можно судить о плодовитости и продуктивности насекомого.

Поэтому одной из задач настоящих исследований и послужило выяснение динамики суммарных белков гемолимфы гусениц и куколок китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.), полученных при

выкармливания гусениц листом ивы корзиночной (*Salix viminalis* L.) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.).

В результате проведенных опытов (таблица 3.3.1.1) установлено, что наибольшим содержанием белка в середине IV возраста отличаются гусеницы, выкармливаемые листом ивы корзиночной (1,071%), а наименьшее количество отмечено у гусениц с дуба черешчатого – 0,89%.

Анализ экспериментальных данных показывает, что ход изменения содержания суммарных белков гемолимфы гусениц, начиная с V возраста, одинаков, независимо от кормового растения. Концентрация его постоянно возрастает и достигает максимума в конце возраста. Так, с начала V возраста и до конца его содержание белка в гемолимфе у гусениц с ивы корзиночной и дуба черешчатого увеличилось соответственно на 80,06% и 84,83%.

Таблица 3.3.1.1 – Динамика суммарных белков гемолимфы гусениц дубового шелкопряда в зависимости от кормового растения

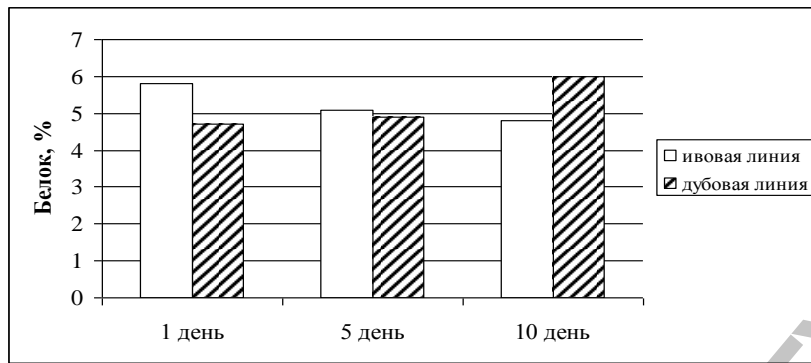
Кормовое растение	Концентрация белка, %						
	середина IV возраста	в % к контролю	начало V возраста	в % к контролю	середина V возраста	в % к контролю	конец V возраста
Ива корзиночная	1,071± 0,123	120,3	1,245± 0,142	120,2	3,301± 0,223	122,7	6,243± 0,266
Дуб черешчатый	0,890± 0,097	100	1,035± 0,169	100	2,689± 0,240	100	5,864± 0,334

Следовательно, проведенные исследования по изучению динамики суммарных белков гемолимфы гусениц дубового шелкопряда «Полесский тассар» в V возрасте показывают, что независимо от режима кормления изменение белка носит одинаковый характер.

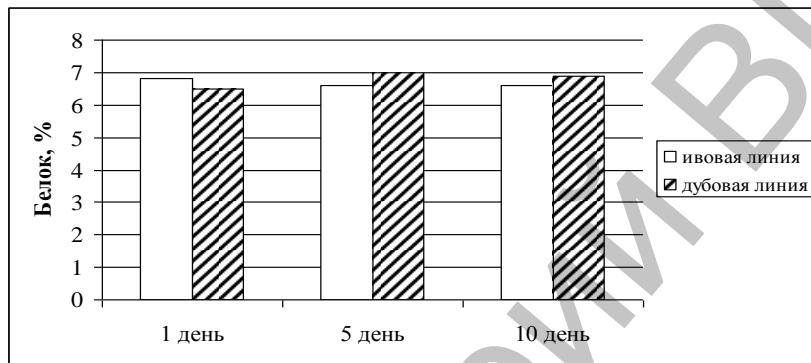
Исследования по содержанию белков гемолимфы во время завивки коконов ивовой и дубовой кормовых линий позволяют отметить общую тенденцию в отношении их динамики (рисунок 3.3.1.1).

Независимо от кормового растения содержание белков в гемолимфе гусениц во время завивки коконов падает. Так, на третий день завивки их содержание в гемолимфе гусениц ивовой и дубовой кормовых линий снизилось по сравнению с первым днем соответственно на 58,2% и 54,1%.

В дальнейшем, на пятый день завивки, содержание белка в гемолимфе вновь возрастает, достигая уровня его содержания в первый день завивки.



а)



б)

Рисунок 3.3.1.1 – Динамика суммарных белков в куколке дубового шелкопряда: а) самцов; б) самок

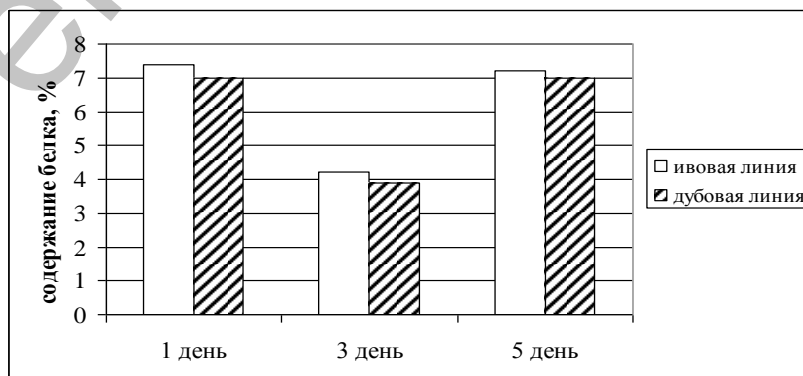
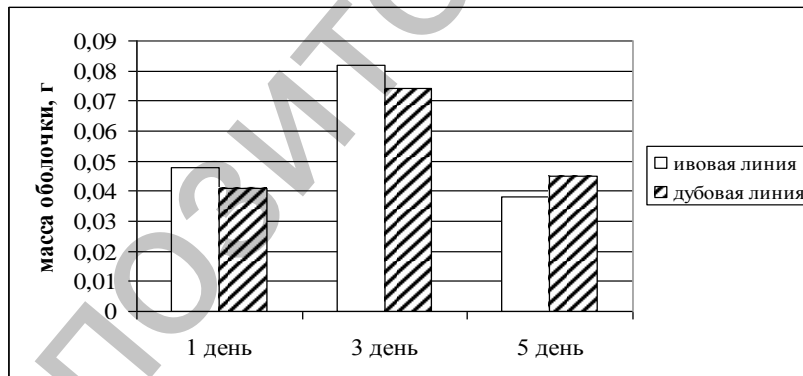


Рисунок 3.3.1.2 – Динамика суммарных белков и массы оболочки во время завивки коконов

Обратный характер носит изменение массы оболочки кокона (рисунок 3.3.1.2). На третий день завивки масса оболочки кокона ивовой кормовой линии увеличилась на 44,6%, дубовой – на 43,1% по сравнению с первым днем. В день завивки наблюдается наименьший выход массы оболочки.

Таким образом, снижению содержания белка на третий день завивки соответствует увеличение массы оболочки, и, наоборот, с увеличением содержания белка в гемолимфе на пятый день завивки происходит уменьшение массы оболочки.

Наиболее стабилизируется содержание белка в куколке, причем самки отличаются большим его содержанием (рисунок 3.3.1.1). Так, в куколках самок ивовой кормовой линии в первый день белка содержалось на 1,15% больше, чем у самцов, а у самок с дуба черешчатого его концентрация была на 1,86% выше, чем у самцов. Такая же тенденция в отношении содержания белка сохраняется в куколках на пятый и десятый дни. Как в куколках самцов, так и в куколках самок обеих кормовых линий концентрация белка в гемолимфе к десятому дню остается практически такой, какой она была в куколке в первый день. Следовательно, ход изменений количества белка в гемолимфе гусениц и куколок дубового шелкопряда, а также в момент завивки коконов, независимо от кормового растения, является одинаковым.

3.3.2 Динамика липидов и гликогена в онтогенезе дубового шелкопряда на разных кормовых растениях

На богатых растворимыми углеводами растениях происходит повышение массы тела гусениц, которое сопровождается возрастанием содержания липидов, гликогена и белка, а также сокращается время развития гусеничной фазы [100; 114; 121].

Накопление резервных веществ в организме гусениц чешуекрылых имеет еще один важный физиологический аспект: в случае как физического, так и физиологического покоя у насекомых происходит накопление резервных веществ [9; 236; 237]. Но чем больше резервных веществ накапливается перед диапаузой – тем глубже состояние покоя, следовательно, насекомое лучше приспособлено к перенесению неблагоприятных для активной жизнедеятельности условий среды [238–241]. Переход насекомого на новое кормовое растение тотчас отражается на ходе накопления резервных веществ в организме и на состоянии его диапаузы [69; 109; 245].

Дубовый шелкопряд относится к группе насекомых-фитофагов, у которых преобладает углеводное пищеварение, т.е. углеводы листа расщепляются и усваиваются значительно полнее, чем белки [75; 246; 247]. Поэтому количество углеводов в пище дубового шелкопряда служит лимитирующим его рост и развитие фактором и определяет питательную ценность

кормового растения. На этот факт впервые указали Г. Сереньков и соавт. [156]. Ряд исследователей [85; 91; 92; 156] изучали содержание углеводов в листьях дуба черешчатого на протяжении вегетации и отмечали либо повышение содержания углеводов [85], либо их понижение [92]. Аналогичные с В.К. Кондратьевой данные получены Ф.С. Поонией и С.Д. Мизрой [248].

Многочисленными исследованиями [249–251 и др.] установлено постепенное накопление растворимых углеводов и крахмала в почках и коре деревьев к наступлению периода покоя, что обуславливает их зимостойкость. Кроме этого, к осени постепенно затухает фотосинтетический процесс. Поэтому правомерно предположить, что данные В.К. Кондратьевой полнее отражают ход динамики растворимых углеводов в листьях дуба.

Содержание растворимых углеводов в листьях березы бородавчатой изучалось С.Я. Демяновским и соавт. [97], Г.Я. Седашевой [27], А.С. Кониковым [94], В.А. Радкевичем [5], С.И. Денисовой [31]. При сравнении уровня содержания растворимых углеводов у дуба и березы нельзя с достаточной долей достоверности утверждать, у какого растения он выше или ниже, что связано, очевидно, с различием местообитания. Данных об изменении содержания растворимых сахаров у березы по мере старения листа нет.

Углеводы пищи являются не только ценным энергетическим материалом, но и непосредственным образом влияют на синтез белков, резервных углеводов и липидов, опосредованно – на течение диапаузы, а также ускоряют накопление биомассы и развитие гусениц чешуекрылых.

Многие липиды могут синтезироваться насекомыми из белков и углеводов и поэтому их присутствие в пище необязательно. Только некоторые ненасыщенные жирные кислоты и стерины являются обязательными компонентами полноценной пищи [9; 236; 252]. Наиболее эффективны линолевая и линоленовая кислоты [242; 244]. Присутствие определенных количеств линолевой и линоленовой кислот в пищевом рационе обязательно для нормального развития листовертки *Argyrotaenia velutinana* [253]. При отсутствии этих кислот в пище гусениц совки *Trichoplusia ni* наблюдается значительная смертность гусениц и куколок, а бабочки имеют деформированные крылья [254].

Выращивание гусениц на различных средах показало, что наиболее оптимальными являются среды, включающие в качестве добавки линолевую кислоту [242]. Изменение содержания липидов вызывает изменение плодовитости насекомых [69; 90; 255]. Наличие в пище ненасыщенных жирных кислот является одним из факторов, обуславливающих нормальное наступление и течение диапаузы у насекомых [237; 244].

Установлена также непосредственная количественная взаимосвязь между липидами тела насекомого и его пищи. Так, содержание липидов в теле нимф паразита *Phanerotoma flavitestacea* было близко к их содержанию в личинках хозяина [256]. Повышение содержания отдельных непре-

дельных кислот в корме непосредственно влияет на количество этих кислот в жире колорадского жука и вызывает повышенную аккумуляцию других непредельных жирных кислот [239]. Эта взаимосвязь, очевидно, характерна для всех уровней живого, так как даже у микробных клеток на полноценной питательной среде содержится в 1,4 раза больше общих липидов, чем на минимальной среде, а соотношение насыщенных жирных кислот к ненасыщенным составляет 1,0:2,6 на полноценной и 1,2 на минимальной питательных средах [257].

Следовательно, изменение липидного обмена растения оказывает существенное влияние на ход обмена липидов у насекомого.

Таким образом, смена кормового растения насекомым-фитофагом не может не отразиться на течении его липидного обмена. Изменение уровня накопления жировых запасов насекомых при воспитании на разных кормовых растениях отмечено многими исследователями [258–262 и др.].

Содержание жира в кормовых растениях (дуб, береза) дубового шелкопряда установлено В.А. Радкевичем [95], который показал, что в листьях березы жира почти в 2 раза больше, чем у дуба. Влияние липидов кормовых растений на уровень накопления и качественный состав липидов в организме китайского дубового шелкопряда изучалось С.И. Денисовой [87].

В результате наших исследований установлено, что выкармливание гусениц листом березы повислой приводит к более высокому уровню накопления резервных веществ – липидов и гликогена в организме дубового шелкопряда по сравнению с кормлением гусениц листом дуба черешчатого (таблицы 3.3.2.1, 3.3.2.2).

Таблица 3.3.2.1 – Влияние кормового растения на уровень накопления общих липидов в организме дубового шелкопряда

Содержание липидов, %	Гусеница					Куколка		Яйцо
	Л ₁	Л ₂	Л ₃	Л ₄	Л ₅	♂	♀	
	М±m	М±m	М±m	М±m	М±m	М±m	М±m	
Дуб – контроль								
к живой массе	1,05± 0,01	0,74± 0,05	1,10± 0,20	1,29± 0,09	1,86± 0,03	8,36± 0,02	5,25± 0,1	10,74± 0,52
к сухой массе	7,13± 0,07	5,75± 0,44	9,36± 0,06	11,34± 0,25	12,41± 0,43	32,63± 0,28	21,45± 1,05	30,71± 0,24
Береза								
к живой массе	1,47± 0,07	0,53± 0,03	1,21± 0,10	1,88± 0,25	2,86± 0,06	10,40± 0,11	7,38± 0,07	12,42± 0,02
к сухой массе	9,18± 0,11	4,31± 0,02	10,06± 0,13	13,22± 0,04	16,38± 0,45	40,21± 1,35	29,39± 0,25	35,18± 1,07

Из данных таблицы 3.3.2.1 следует, что концентрация липидов в онтогенезе дубового шелкопряда возрастает к стадии куколки, в которой откладывается наибольшее количество жира в запас. Причем у куколок самцов накопление жиров идет более интенсивно, чем у самок. У тутового шелкопряда зависимость содержания жира у самок и самцов обратная [263]. Синтез липидов у гусениц младших возрастов при питании листом березы происходит на более низком уровне, чем на дубе, затем скорости синтеза выравниваются, а гусеницы IV–V возрастов на березе синтезируют липиды гораздо интенсивнее, чем на дубе. Динамика синтеза липидов в организме гусениц не совпадает с ходом сезонного изменения концентрации растительных липидов, так как на протяжении всей вегетации количество жира в листьях березы превышает содержание его в листьях дуба.

Таблица 3.3.2.2 – Содержание гликогена в куколках и грене дубового шелкопряда на разных кормовых растениях

Куколка				Грена	
Содержание, мг/г сырой массы		Содержание, % сухой массы		Содержание, мг/г сырой массы	Содержание, % сухой массы
M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m
Дуб – контроль					
9,21±0,38	15,18±0,81	3,68±0,1	5,98±0,3	20,97±1,63	7,27±0,15
Береза					
12,60±0,25	25,71±1,12	5,15±0,07	9,89±0,19	28,44±1,01	12,69±0,61

Очевидно, какие-то факторы непривычной пищи оказывают отрицательное влияние на скорость процессов не только белкового, но и липидного обмена у гусениц младших возрастов на березе. В целом содержание липидов в организме дубового шелкопряда обнаруживает прямую связь с содержанием углеводов и липидов в растениях.

Таким образом, ход липидного обмена у дубового шелкопряда зависит от процессов синтеза растительных липидов и углеводов, и организм насекомого чутко реагирует на увеличение концентрации последних в листьях березы изменением скорости процессов липидного обмена в сторону интенсификации.

Ход накопления гликогена в куколках и грене дубового шелкопряда на дубе и березе обнаруживает аналогичную тенденцию (таблица 3.3.2.2). На березе куколки аккумулируют значительно большее количество гликогена, чем на дубе. Наблюдается также половой диморфизм по уровню содержания этого вещества: самки содержат гликогена в два раза больше, чем самцы. Переход дубового шелкопряда к питанию листом березы не нарушил этого соотношения. Очевидно, на биохимическом уровне эволюция дубового шелкопряда шла в направлении замены части резервных липидов гликогеном для покрытия энергетических нужд, а также для снабжения питательными веще-

ствами эмбриона, которое осуществляется через самку. Это объясняет причину отклонения в накоплении жировых запасов самками дубового шелкопряда от нормы, что показано выше (таблица 3.3.2.1). Жиры они аккумулируют меньше, чем самцы, но недостаток энергетического материала покрывают более высоким содержанием гликогена (таблица 3.3.2.2).

Таким образом, переход дубового шелкопряда с дуба на березу сопровождается возрастанием скорости биосинтеза белков, жиров и углеводов, что приводит к более высокому уровню накопления этих метаболитов на всех стадиях его развития. Одной из причин вышеуказанной реакции организма шелкопряда следует считать характерный для березы количественный состав растительных жиров и растворимых углеводов, специфичность которого заключается в устойчивом и значительно превосходящем лист дуба содержанием вышеперечисленных химических компонентов.

В процессе онтогенеза дубового шелкопряда резервные вещества накапливаются в наибольшей концентрации к стадии покоя, каковой является куколка (таблицы 3.3.2.1, 3.3.2.2). В стадии куколки дубовый шелкопряд диапаузирует, причем устойчивость диапаузы изменяется при переходе этого насекомого с дуба на березу (таблица 3.3.2.3).

Таблица 3.3.2.3 – Вольтинность дубового шелкопряда на разных кормовых растениях

Общее количество коконов			Количество больших куколок			Количество вылетевших осенью бабочек			% вылета бабочек		
2003	2004	2005	2003	2004	2005	2003	2004	2005	2003	2004	2005
Дуб – контроль											
484	1612	1256	11	14	47	46	312	93	9,50	19,5	7,69
Береза											
448	1461	1117	10	20	28	29	53	10	6,47	3,79	0,87

Из таблицы 3.3.2.3 видно, что процент вылетевших бабочек на березе меньше, чем на дубе. Следовательно, питание гусениц листом березы повышает устойчивость диапаузы у куколок. Известно, что одним из факторов, влияющих на стойкость диапаузы, является количественное содержание депонированных веществ. Чем выше их концентрация в организме, тем глубже состояние диапаузы [237; 264].

Как установлено в результате наших исследований, резервных веществ – жира и гликогена – у куколок накапливается больше при развитии дубового шелкопряда на березе (таблица 3.3.2.2), следовательно, одной из причин повышения его вольтинности на этом кормовом растении является большой запас депонированных веществ.

Повышенное содержание жиров и углеводов в листьях березы бородавчатой через интенсификацию обменных процессов приводит к возрастанию зоомассы гусениц дубового шелкопряда при его переводе с дуба на березу (таблица 3.3.2.4).

Таблица 3.3.2.4 – Динамика массы гусениц дубового шелкопряда при смене кормового растения

Масса гусениц по возрастам, г										Масса гусениц перед окукливанием
I возраст	прирост	II возраст	прирост	III возраст	прирост	IV возраст	прирост	V возраст	прирост	
дуб – контроль										
0,07± 0,001	0,047± 0,001	0,054± 0,002	0,195± 0,004	0,249± 0,022	0,851± 0,031	1,01± 0,07	2,64± 0,09	3,74± 0,14	8,110± 0,223	11,913± 0,971
береза										
0,008± 0,001	0,041± 0,001	0,049± 0,002	0,203± 0,008	0,253± 0,011	1,01± 0,04	1,253± 0,045	3,32± 0,02	4,32± 0,09	10,29± 1,01	14,897± 0,534

Такую адаптивную реакцию организма на изменение концентрации химических компонентов корма можно, с одной стороны, трактовать как положительную для организма, а с другой – как защитную реакцию на ухудшение условий существования на непривычном корме.

Г Л А В А 4

РАЗВИТИЕ ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА УКРАИНСКИХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП, ВЫРАЩИВАЕМЫХ В БЕЛАРУСИ

4.1 Биологические особенности развития дубового шелкопряда грабовой и буковой кормовых линий в Беларуси

Важным показателем, свидетельствующим о благоприятных условиях развития, служит продолжительность развития гусениц. На разных кормовых растениях сроки развития гусениц дубового шелкопряда неодинаковы. Данные таблиц 4.1.1, 4.1.2 показывают, что во всех кормовых линиях по сравнению с контролем увеличивается продолжительность развития в основном гусениц I–II возрастов. На березе бородавчатой I возраст составляет 6–8 суток, на иве корзиночной – 7–10 суток, в то время как на дубе 5–6 суток. Это объясняется привыканием гусениц опытных партий к непривычному для них виду корма. В течение первых суток гусеницы активно двигаются, скапливаются на освещенной стороне полиэтиленовых мешков и только на вторые-третьи сутки приступают к питанию. Весь гусеничный период развития на березе бородавчатой и буковой кормовой линии в среднем составляет 57,0, иве корзиночной – 69,0, на дубе – 52,2 суток, а в грабовой кормовой линии соответственно 57,2 и 67,9 суток.

В различные годы скорость развития гусениц даже на одних и тех же кормовых растениях оказывается неодинаковой в связи с различиями погодных условий и всей совокупностью других факторов по годам, действующих как непосредственно на насекомых, так и косвенно, через состояние кормовых растений. Общеизвестным является то, что метеорологические условия оказывают весьма существенное влияние на скорость развития, выживаемость различных групп насекомых. Продолжительность развития гусениц дубового шелкопряда при питании березой бородавчатой в 2003 году достигла 57,0 суток, в 2005 – 55,7 (буковая кормовая линия). В 2005 году среднесуточная температура удерживалась на более высоком уровне, чем в 2003 году. Максимальная температура воздуха в третьей декаде июня достигала 30°C (рисунок 4.1.1). В то время как в 2003 году в конце июня понижение температуры доходило до 1,8°C (таблица 4.1.3). Июнь характеризуется резким колебанием температуры в течение суток.

Температурные условия, а также относительную влажность воздуха в естественных условиях и в инсектарии в 2003 году характеризует рисунок 4.1.1, на котором показано изменение среднесуточной температуры и относительной влажности воздуха по декадам. Среднесуточная температура в инсектарии с III декады июня по 30 августа на 1,9–5,1°C была выше,

чем в естественных условиях. При понижении температуры в окружающей среде до 12,6–13,3°С в утренние и ночные часы в инсектарии она не опускалась ниже 16–20°С. Относительная влажность воздуха в выкормочном помещении была высокой – 84–96%. Незначительные колебания температуры и достаточная влажность воздуха в инсектарии способствуют более интенсивному росту и развитию гусениц.

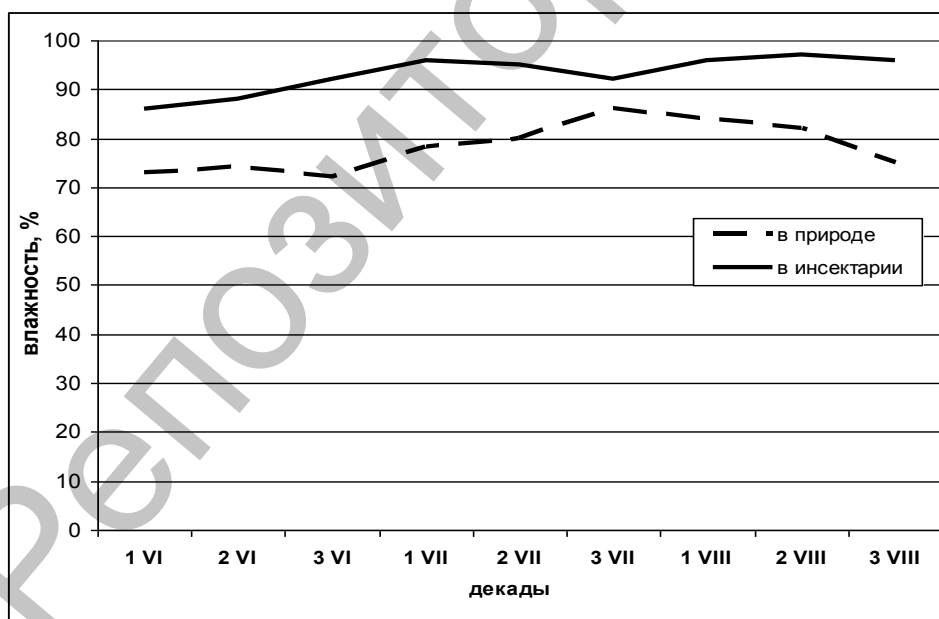
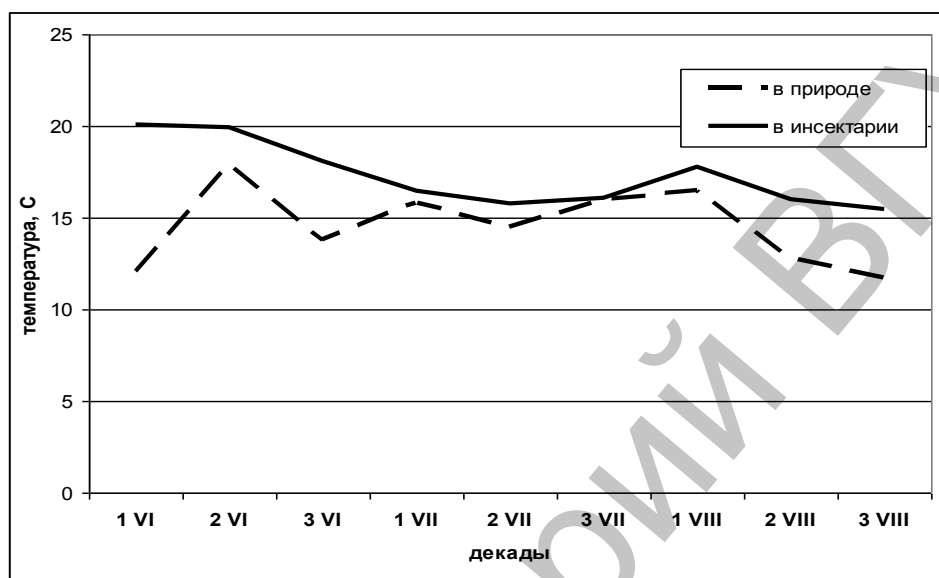


Рисунок 4.1.1 – Изменение температуры и влажности воздуха в природе и инсектарии в период выкормки 2003 г.

Таблица 4.1.1 – Продолжительность развития гусениц китайского дубового шелкопряда буковой линии на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.)

Кормовое растение	Продолжительность развития гусениц по возрастам, сутки								
	I		II		III		IV		V
	активное состояние	сон и линька	активное состояние	сон и линька	активное состояние	сон и линька	активное состояние	сон и линька	активное состояние
2003 год									
Береза бородавчатая	7,6±0,33	1,2±0,10	6,0±0,57	1,8±0,18	7,3±0,19	2,1±0,12	11,1±0,16	1,8±0,18	18,1±0,44
Ива корзиночная	9,6±0,33	2,3±0,13	7,3±0,66	1,3±0,11	9,5±0,28	1,8±0,18	14,3±0,16	2,1±0,12	21,6±0,33
Дуб (контроль)	5,3±0,23	1,5±0,09	5,6±0,33	1,5±0,09	7,1±0,64	1,3±0,18	9,8±0,44	2,0±0,12	18,4±0,33
2004 год									
Береза бородавчатая	7,5±0,28	2,0±0,10	8,3±0,19	1,5±1,06	8,1±0,16	1,5±0,10	9,5±0,64	2,0±0,10	18,0±0,28
Ива корзиночная	8,6±0,16	2,3±0,13	10,5±0,28	2,0±0,10	9,6±0,40	1,8±0,18	11,3±0,44	2,0±0,10	21,5±0,29
Дуб (контроль)	6,1±0,16	1,8±0,18	6,5±,28	1,5±0,10	7,3±0,16	2,0±0,10	8,0±0,57	1,5±0,10	18,0±0,57
2005 год									
Береза бородавчатая	7,1±0,44	1,5±0,11	6,8±0,41	1,7±0,12	6,6±0,33	2,3±0,14	8,5±0,29	1,9±0,09	19,3±0,78
Ива корзиночная	8,6±0,33	2,5±0,13	9,6±0,33	2,8±0,14	7,6±0,33	2,6±0,17	9,5±0,29	2,1±0,12	22,3±0,33
Дуб (контроль)	5,5±0,28	1,2±0,10	6,1±0,16	1,8±0,11	7,5±0,29	2,0±0,16	8,1±0,16	2,0±0,14	17,0±0,57

Таблица 4.1.2 – Продолжительность развития гусениц дубового шелкопряда грабовой линии на разных кормовых растениях (2004–2005 гг.)

Кормовое растение	Продолжительность развития гусениц по возрастам, сутки								
	I		II		III		IV		V
	активное состояние	сон и линька	активное состояние	сон и линька	активное состояние	сон и линька	активное состояние	сон и линька	активное состояние
2004 год									
Береза бородавчатая	6,3±0,17	2,0±0,11	8,5±0,28	1,5±0,11	7,7±0,33	2,0±0,12	8,3±0,23	2,0±0,12	18,2±0,44
Ива корзиночная	6,1±0,44	2,5±0,21	10,0±0,57	2,5±0,12	7,5±0,28	2,1±0,13	10,6±0,33	2,0±0,12	24,0±0,23
Дуб (контроль)	6,1±0,16	2,1±0,13	6,5±0,28	1,5±0,11	7,3±0,16	2,0±0,12	8,0±0,57	1,5±0,11	18,0±0,57
2005 год									
Береза бородавчатая	7,8±0,44	2,3±0,14	6,5±0,29	2,5±0,12	6,8±0,60	1,5±0,11	7,5±0,45	2,1±0,08	21,0±0,57
Ива корзиночная	9,8±0,43	2,5±0,12	8,5±0,28	3,5±0,12	8,0±0,58	2,5±0,12	7,8±0,44	3,0±0,12	23,0±0,58
Дуб (контроль)	5,5±0,28	1,5±0,11	6,1±0,16	2,0±0,12	7,5±0,29	1,5±0,11	8,1±0,16	2,1±0,12	17,0±0,57

Таблица 4.1.3 – Метеорологические условия по декадам на выкормочном участке (Сенненский лесхоз Витебской области, 2003–2005 гг.)

Метеорологические условия	Июнь		Июль			Август		
	2	3	1	2	3	1	2	3
2003 год								
Средняя температура воздуха, С°	20,1	14,9	16,8	15,6	16,8	18,5	13,5	12,6
Максимальная температура воздуха, С°	27,5	23,8	25,7	25,0	28,3	26,5	19,9	21,8
Минимальная температура воздуха, С°	10,0	1,8	9,6	8,2	7,4	11,4	5,2	3,1
Средняя относительная влажность воздуха, %	73	61	77	79	85	85	82	77
2004 год								
Средняя температура воздуха, С°	15,5	10,4	16,4	13,0	16,3	17,6	14,0	12,7
Максимальная температура воздуха, С°	25,9	16,8	27,1	20,4	25,3	27,1	24,0	24,0
Минимальная температура воздуха, С°	4,2	2,8	8,5	3,8	6,0	9,2	4,9	4,7
Средняя относительная влажность воздуха, %	68	78	78	81	79	81	83	83
2005 год								
Средняя температура воздуха, С°	16,9	19,3	14,3	15,1	13,6	15,9	18,0	15,4
Максимальная температура воздуха, С°	26,4	30,0	21,4	22,8	21,4	25,0	24,5	25,0
Минимальная температура воздуха, С°	5,4	8,0	6,9	5,6	6,9	7,4	11,0	5,7
Средняя относительная влажность воздуха, %	70	66	75	89	86	82	74	85
Минимальная относительная влажность воздуха, %	38	32	41	55	52	49	43	51

Сравнение общей продолжительности развития гусеничной фазы при стеллажном способе выкормки за 3 года исследований показывает, что питание гусениц дубового шелкопряда только листом ивы корзиночной увеличивает время развития их от 4 до 14 суток (рисунок 4.1.2). Наибольшие расхождения наблюдались в I возрасте, где развитие гусениц на иве затянулось на 4,3 суток по сравнению с теми, которые выкармливались на дубе (выкормка 2003 года, буковая кормовая линия). V возраст гусениц, питавшихся листвой ивы корзиночной, задержался на 6 суток по сравнению с контролем (таблица 4.1.2). Перевод гусениц дубового шелкопряда с бука и граба на новые кормовые растения (береза бородавчатая, береза пушистая) не приводит к столь существенным различиям во времени их развития. Питание листом березы и особенно ивы увеличивает продолжительность гусеничной фазы развития по сравнению с питанием листом дуба.

В процессе развития увеличиваются размеры и масса тела гусениц. Результаты взвешивания гусениц подтверждают, что вид кормового растения оказывает значительное влияние на их рост (таблицы 4.1.4, 4.1.6).

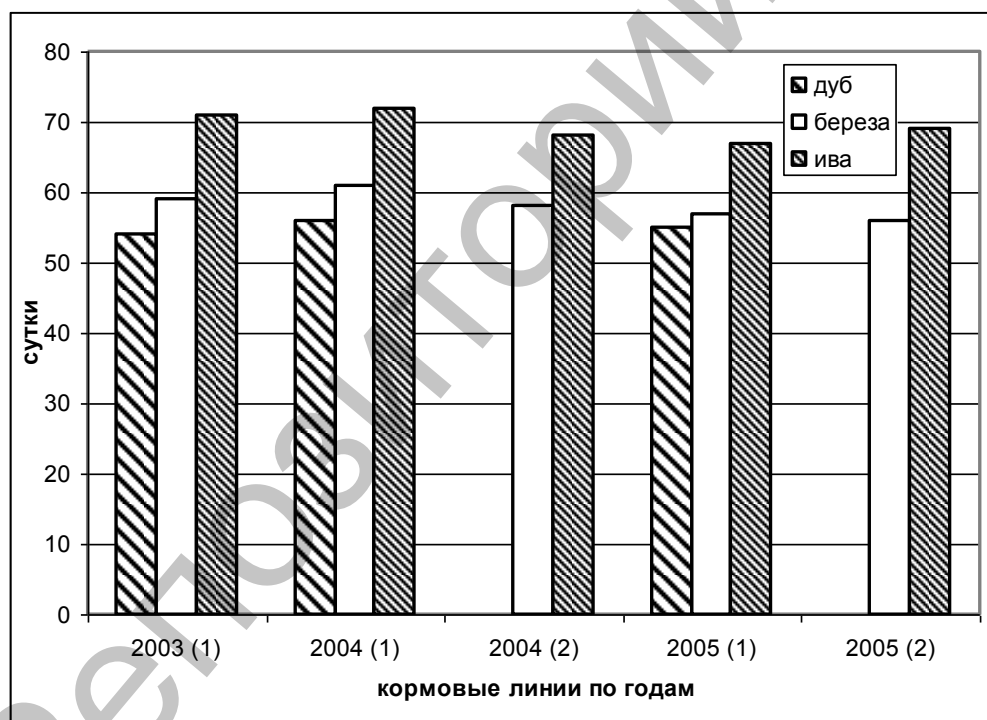


Рисунок 4.1.2 – Продолжительность развития гусениц дубового шелкопряда на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.):

1 – буковая кормовая линия, 2 – грабовая кормовая линия

Таблица 4.1.4 – Масса гусениц дубового шелкопряда буковой линии на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.)

Кормовое растение	Средняя масса гусениц по возрастам, г					Масса гусениц перед завивкой коконов, г
	I	II	III	IV	V	
2003 год						
Береза бородавчатая	0,0062	0,051±0,001	0,239±0,009	0,868±0,030	3,702±0,145	15,894±0,241
Ива корзиночная	0,0062	0,049±0,001	0,229±0,006	0,84±0,023	3,693±0,009	14,861±0,224
Дуб (контроль)	0,0062	0,046±0,0007	0,170±0,005	0,736±0,020	2,840±0,285	13,230±0,185
2004 год						
Береза бородавчатая	0,0064	0,046±0,003	0,260±0,012	1,353±0,086	4,114±0,270	17,160±0,276
Ива корзиночная	0,0064	0,044±0,001	0,253±0,004	1,145±0,011	4,070±0,037	15,930±0,104
Дуб (контроль)	0,0065	0,057±0,005	0,223±0,001	0,996±0,031	3,375±0,031	16,185±0,032
2005 год						
Береза бородавчатая	0,0067	0,052±0,001	0,262±0,015	1,196±0,050	4,213±0,120	17,760±0,206
Ива корзиночная	0,0066	0,050±0,001	0,228±0,001	1,191±0,053	4,028±0,006	15,285±0,044
Дуб (контроль)	0,0065	0,048±0,001	0,221±0,003	0,976±0,019	3,945±0,027	13,645±0,132

Таблица 4.1.5 – Масса гусениц дубового шелкопряда грабовой линии на разных кормовых растениях (2003–2004 гг.)

Кормовое растение	Средняя масса гусениц по возрастам, г					Масса гусениц перед завивкой коконов, г
	I	II	III	IV	V	
2003 год						
Береза бородавчатая	0,0063	0,052±0,001	0,268±0,013	0,142±0,953	3,894±0,129	16,563±0,075
Ива корзиночная	0,0063	0,045±0,001	0,314±0,012	1,205±0,037	3,833±0,057	15,580±0,067
Дуб (контроль)	0,0065	0,057±0,005	0,223±0,001	0,966±0,031	3,375±0,031	16,185±0,032
2004 год						
Береза бородавчатая	0,0067	0,051±0,002	0,260±0,012	1,136±0,047	4,201±0,170	17,345±0,190
Ива корзиночная	0,0066	0,049±0,001	0,241±0,005	1,102±0,044	4,005±0,201	15,341±0,135
Дуб (контроль)	0,0065	0,048±0,001	0,221±0,003	0,976±0,019	3,945±0,027	13,645±0,132

Таблица 4.1.6 – Выживаемость дубового шелкопряда буковой линии на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.)

Кормовое растение	Потери гусениц по возрастам, %					Отход куколок	Общие потери
	I	II	III	IV	V		
2003 год							
Береза бородавчатая	9,4	4,0	2,7	3,5	4,5	4,5	28,6
Ива корзиночная	23,1	7,8	8,9	5,6	3,8	8,3	54,5
Дуб (контроль)	4,1	2,6	2,0	2,4	2,3	3,1	17,5
2004 год							
Береза бородавчатая	8,3	3,4	2,4	2,0	3,4	3,9	25,4
Ива корзиночная	20,6	9,7	6,6	2,5	2,3	8,0	50,2
Дуб (контроль)	4,6	1,8	2,7	2,5	1,7	2,7	16,0
2005 год							
Береза бородавчатая	6,6	2,7	2,0	3,2	2,4	2,8	19,7
Ива корзиночная	18,8	5,0	3,4	2,8	3,9	7,1	41,0
Дуб (контроль)	2,9	2,0	1,9	1,8	1,9	2,4	12,9

Уже во II–III возрастах гусеницы, питавшиеся листьями березы бородавчатой и березы пушистой, превышают по абсолютной массе гусениц, развивающихся на дубе как буковой, так и грабовой линии. В III возрасте гусеницы на березе бородавчатой превышали по массе гусениц на дубе на 16,6% (2004), 18,5% (2005); на иве корзиночной на 13,4% (2004), 3,16% (2005) в буковой кормовой линии. В IV возрасте при развитии на дубе гусеницы на 0,51 г легче, чем на березе бородавчатой в грабовой кормовой линии. Еще более возрастает разница в массе к концу гусеничной фазы. Перед завивкой кокона самыми тяжелыми оказываются гусеницы на березе бородавчатой в обеих кормовых линиях, где масса их достигает $17,760 \pm 0,206$ г, что согласуется с данными ряда исследователей. В.А. Нефедова [265] отмечает, что перед завивкой массы гусениц на березовых листьях на 25% выше, чем на дубовых. На березе корзиночной масса гусениц перед окукливанием не уступает таковой при выкормке на дубе.

Питание гусениц листьями березы бородавчатой и ивы корзиночной в течение ряда лет показывает, что их масса всегда выше, чем у гусениц, питающихся листьями дуба (рисунок 4.1.3). Таким образом, перевод буковой и грабовой линий на березу приводит к увеличению массы гусениц, что в последующем отражается и на массе коконов.

Выкормки гусениц в течение трех лет листьями березы указывают на высокую динамичность пищевых адаптаций. Масса гусениц в конце личиночного периода на третий год выкормки (2005) увеличилась по отношению к первому году на 11,2% в буковой и на 4,72% в грабовой кормовой линии.

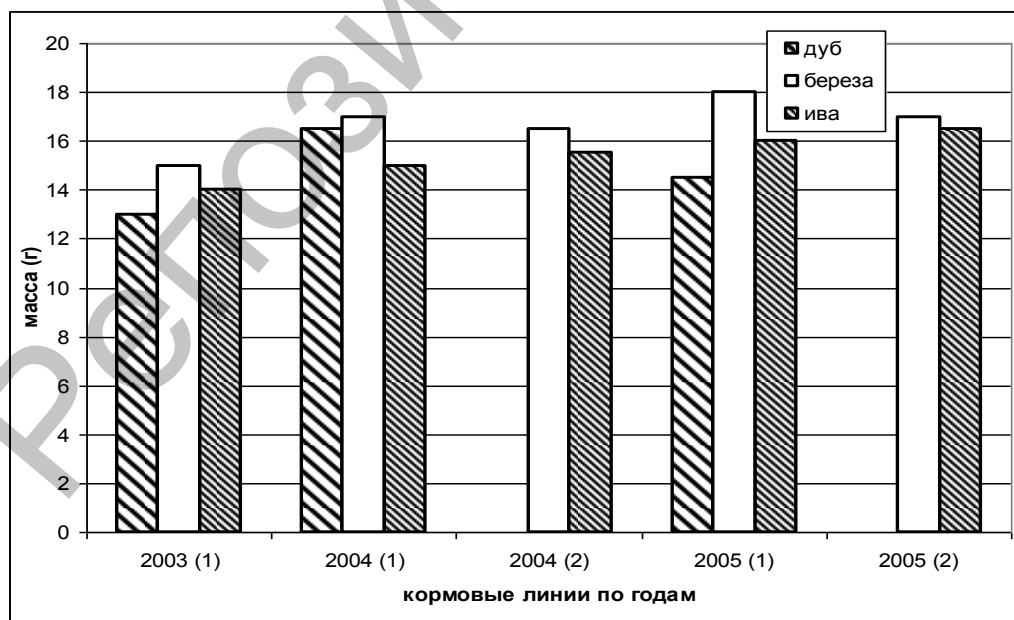
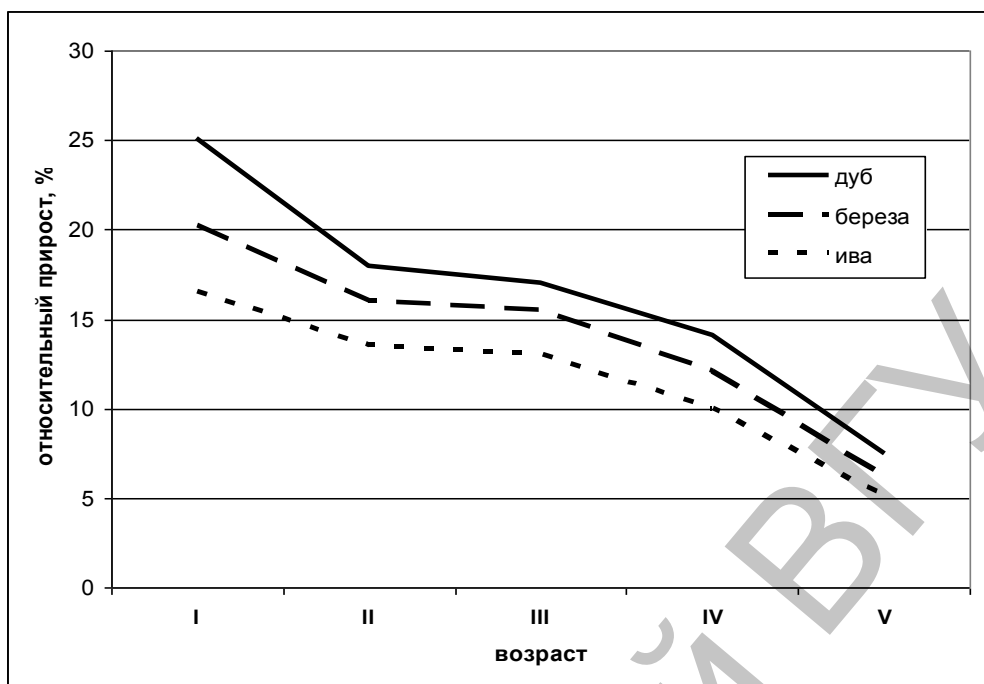
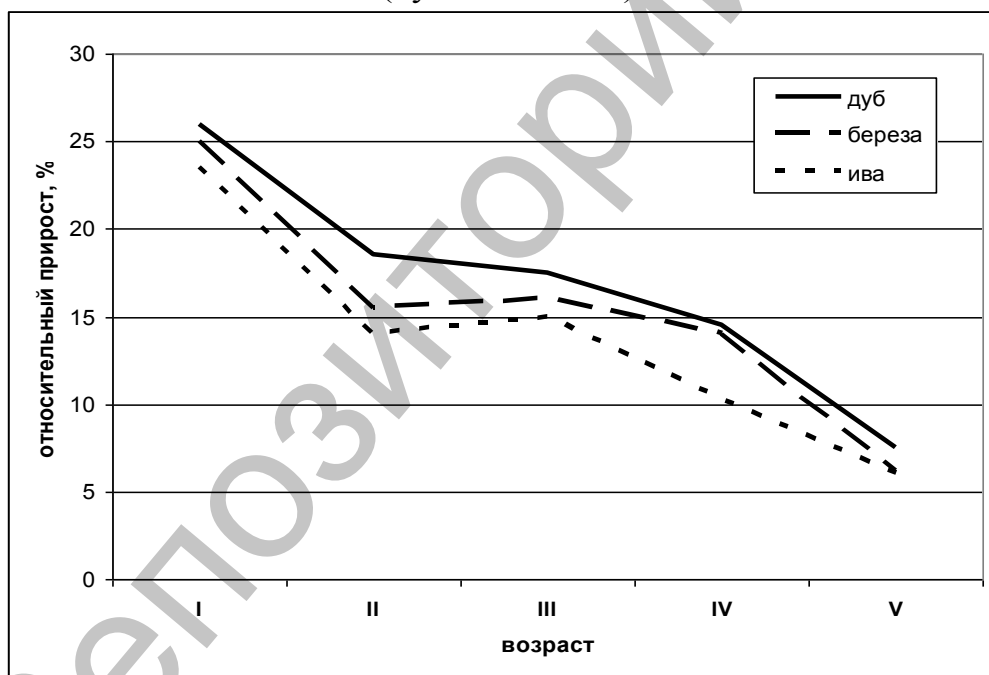


Рисунок 4.1.3 – Масса гусениц дубового шелкопряда «Полесский тассар» перед завивкой кокона на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.):
1 – буковая кормовая линия, 2 – грабовая кормовая линия



(буковая линия)



(грабовая линия)

Рисунок 4.1.4 – Относительный прирост гусениц «Полесского тассара» на разных кормовых растениях

Наиболее четко проанализировать характер изменений интенсивности развития гусениц по возрастам возможно при анализе данных относительного прироста массы их тела. Во всех вариантах опыта наиболее высокий процентный прирост массы наблюдался у гусениц I, II, III возрастов, тогда как в IV и особенно в V возрасте темпы его резко снизились. Следует

отметить наличие существенной разницы в интенсивности роста гусениц дубового шелкопряда при питании различными кормовыми растениями. На рисунке 4.1.4 видно, что кривая, отражающая скорость роста гусениц на дубе, располагается на более высоком уровне, только в последних возрастах кривые подходят близко друг к другу (буковая кормовая линия). В грабовой линии относительный прирост массы тела гусениц в I возрасте на разных кормовых растениях одинаков, затем резко уменьшается во II возрасте. Хотя по абсолютной массе гусеницы, питавшиеся листьями березы бородавчатой, ивы корзиночной, превосходят гусениц, выкармливаемых на дубе, относительный прирост массы при развитии гусениц на дубе выше. Сравнение процентного прироста массы гусениц, полученного при выкормке разными кормовыми растениями за весь период личиночного развития, показывает, что по своим пищевым достоинствам на первом месте стоит дуб, затем береза бородавчатая и, наконец, ива корзиночная. Относительная скорость роста – величина непостоянная, а зависит от режима питания гусениц.

Одним из основных показателей, определяющих успех выкормки, является выживаемость гусениц. И.В. Кожанчиков [266], А.М. Соколов [267], В.А. Радкевич [5] указывают, что питание полноценными кормовыми растениями приводит к повышению жизнеспособности гусениц, а неблагоприятные кормовые растения повышают заболеваемость и смертность насекомого.

Результаты выживаемости гусениц дубового шелкопряда показаны в таблицах 4.1.7, 4.1.8. Наименьшая гибель гусениц наблюдается при воспитании их на березе бородавчатой в обеих кормовых линиях. Большой отход гусениц на иве корзиночной в первых возрастах связан, по-видимому, с волосковым опушением молодых побегов. По мнению Н.С. Адриановой [155], опушение листа дуба пушистого засоряет кишечник гусениц, вызывает сильное расползание их в первых возрастах.

Ни в одном из наших опытов не наблюдалось сколько-нибудь значительного отхода гусениц от болезней. Основная гибель гусениц в младших возрастах произошла от механических повреждений. Сюда следует отнести повреждения в период смены корма в полиэтиленовых мешках, в момент чистки и завязывания мешков. В силу своих биологических особенностей гусеницы дубового шелкопряда склонны к расползанию, и особенно это заметно на ветвях ивы корзиночной.

Гусеницы значительное время ползают, не приступают к питанию, ищут выход из мешка и всегда избегают однолетних опушенных побегов в букете. Листья березы бородавчатой нежнее и тоньше, чем у ивы корзиночной, и охотнее поедаются гусеницами. Будучи высажены на ветки бородавчатой березы, гусеницы меньше беспокоятся и меньше ползают, выживаемость их значительно выше.

Анализ выживаемости гусениц дубового шелкопряда по возрастам в зависимости от кормового растения показывает, что наиболее чувствительными к корму являются гусеницы в младших возрастах.

При питании на березе бородавчатой и иве корзиночной гибель гусениц в I возрасте (выкормка 2003 года, буковая линия) составила соответственно 9,4% и 23,1% (в контроле 4,1%). Начиная со II возраста процент смертности гусениц значительно уменьшается, и в IV возрасте на березе бородавчатой он оказался равным 3,5%, на иве корзиночной 5,6%, а в контроле 2,4%, что на 5,9%, 17,5% и 2,7% меньше, чем в I возрасте на тех же кормовых растениях. Наименьший отход гусениц (2%) наблюдался в IV возрасте при воспитании их на березе бородавчатой (таблица 4.1.7). В среднем при выкармливании гусениц листьями дуба отход за весь период развития гусениц в 1,8 раза меньше, чем при воспитании на березе бородавчатой и 3 раза ниже, чем на иве корзиночной. В грабовой кормовой линии отход гусениц на всех кормовых растениях несколько выше (рисунок 4.1.5).

Гусеницы, развивающиеся на грабе в условиях Украины, характеризуются замедленным развитием, низкой жизнеспособностью, а масса гусениц на 22,4% меньше, чем в контроле [268]. Грабовая кормовая линия является более чувствительной к заболеваниям [269]. Все это, естественно, сказалось при выкармливании гусениц этой линии на березе.

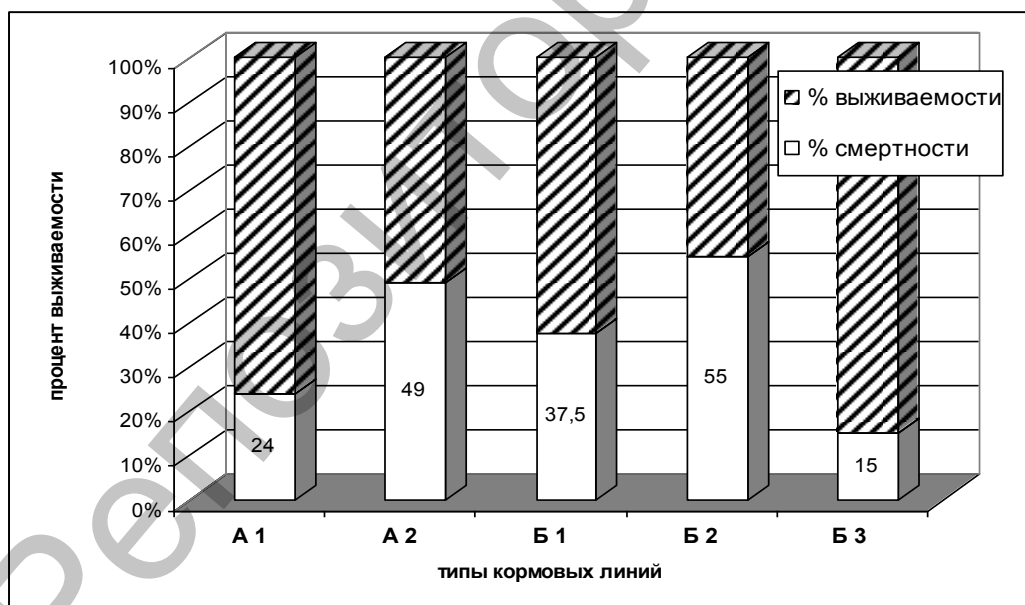


Рисунок 4.1.5 – Выживаемость гусениц дубового шелкопряда на разных кормовых растениях (А – буковая кормовая линия, Б – грабовая кормовая линия):
1 – береза бородавчатая, 2 – ива корзиночная, 3 – дуб

Таблица 4.1.7 – Выживаемость дубового шелкопряда грабовой линии на разных кормовых растениях (2004–2005 гг.)

Кормовое растение	Потери гусениц по возрастам, %					Отход куколок	Общие потери
	I	II	III	IV	V		
2004 год							
Береза бородавчатая	12,6	4,8	4,2	3,8	4,9	6,5	36,8
Ива корзиночная	24,7	7,0	4,7	5,1	3,3	10,5	55,3
Дуб (контроль)	4,6	1,8	2,7	2,5	1,7	2,7	16,0
2005 год							
Береза бородавчатая	5,9	3,0	3,3	2,9	3,6	4,7	23,4
Ива корзиночная	23,6	3,9	4,4	2,5	2,7	7,0	44,1
Дуб (контроль)	2,9	2,0	1,9	1,8	1,9	2,4	12,9

Таблица 4.1.8 – Биологические показатели коконов дубового шелкопряда грабовой линии на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.)

Кормовое растение	Средняя масса кокона, г		Средняя масса оболочки, г		Процент оболочки	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
2003 год						
Береза бородавчатая	7,718±0,175	5,152±0,035	0,636±0,102	0,477±0,020	8,44	9,26
Ива корзиночная	7,315±0,235	5,008±0,170	0,716±0,035	0,559±0,025	9,78	11,16
Дуб (контроль)	6,949±0,128	5,425±0,026	0,665±0,009	0,604±0,001	9,56	11,11
2004 год						
Береза бородавчатая	8,074±0,270	5,164±0,250	0,776±0,030	0,684±0,040	9,61	11,09
Ива корзиночная	7,910±0,260	5,382±0,040	0,660±0,020	0,510±0,007	8,34	9,48
Дуб (контроль)	6,694±0,132	4,938±0,216	0,604±0,322	0,467±0,020	9,02	9,46
2005 год						
Береза бородавчатая	7,757±0,254	5,495±0,184	0,815±0,030	0,700±0,055	10,50	12,73
Ива корзиночная	7,058±0,270	5,307±0,095	0,705±0,028	0,645±0,026	9,98	12,15
Дуб (контроль)	6,625±0,312	4,745±0,272	0,670±0,039	0,600±0,032	10,11	12,64

Однако показателем жизнеспособности насекомых является не только смертность гусениц, но и выживаемость куколок. Самый высокий процент смертности куколок наблюдается при развитии гусениц на иве корзиночной: 10,5% в грабовой кормовой линии и 8,3% в буковой кормовой линии (таблицы 4.1.7, 4.1.8).

При выкармливании гусениц на березе бородавчатой смертность куколок значительно ниже в обеих кормовых линиях. В грабовой кормовой линии в среднем отход куколок составляет 5,67%, что на 1,3% ниже, чем при выкармливании гусениц на иве корзиночной.

Результаты, приведенные в таблицах 4.1.7 и 4.1.8, позволяют сделать вывод, что выкормка дубового шелкопряда буковой и грабовой кормовых линий на березе бородавчатой и иве корзиночной в течение всего цикла развития гусениц реальна. Имевшая место гибель гусениц на березе пушистой объясняется трудностью адаптации организма к новым условиям. Литературные данные и результаты наших опытов показывают, что кормовая специализация дубового шелкопряда не является абсолютной. Основным видом корма может быть заменен другим.

О положительном влиянии перевода кормовых линий дубового шелкопряда на новые кормовые растения можно судить и по его биологической продуктивности – массе коконов и оболочек, проценту шелконосности. Наиболее крупными (выкормка 2003 года, буковая кормовая линия) являются коконы как самок, так и самцов, полученные при выкармливании гусениц на березе бородавчатой (таблица 4.1.10). Так, средняя масса кокона самки в эту выкормку составила $7,659 \pm 0,298$ г, а кокона самца $5,362 \pm 0,101$ г, т.е. на 15,52% и 8,23% больше массы контрольных.

Сопоставление данных выкормки 2003–2005 гг. (таблица 4.1.9) показывает, что наиболее тяжелыми являются коконы самок, завитых на березе бородавчатой. Их масса всегда больше массы контрольных на 13,61–28,8%.

Средняя масса коконов самцов с березы бородавчатой на 9,19% больше, чем в контроле (выкормка 2005 г.). Кокон самки, полученные при выкормке гусениц на иве корзиночной, превышают по массе контрольные на 4,7% (выкормка 2003 г.) и на 6,02% (выкормка 2005 г.). Средняя масса коконов самцов с ивы корзиночной оказалась на 6,32% меньше, чем в контроле (выкормка 2003 г.). В грабовой кормовой линии коконы, полученные на березе бородавчатой и иве корзиночной, крупнее контрольных (таблица 4.1.9).

Средняя масса коконов самок с березы бородавчатой составила $8,374 \pm 0,270$ г, с ивы корзиночной – $7,910 \pm 0,260$ г, что соответственно на 1,680 г и 1,216 г больше, чем в контроле. Только в первый год выкормки масса коконов самцов с ивы корзиночной оказалась на 0,417 г меньше, чем масса коконов с дуба. В последующие годы средняя масса коконов самцов, полученных при выкормке гусениц на иве корзиночной, превышает массу контрольных на 8,99–11,84%.

Таблица 4.1.9 – Биологические показатели коконов дубового шелкопряда буковой линии на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.)

Кормовое растение	Средняя масса кокона, г		Средняя масса оболочки, г		Процент оболочки	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
2003 год						
Береза бородавчатая	7,659±0,298	5,362±0,101	0,717±0,025	0,601±0,019	9,36	11,21
Ива корзиночная	6,942±0,006	4,641±0,009	0,589±0,004	0,488±0,008	8,48	10,51
Дуб (контроль)	6,630±0,015	4,954±0,090	0,568±0,006	0,519±0,012	8,56	10,47
2004 год						
Береза бородавчатая	7,895±0,225	5,205±0,095	0,720±0,035	0,525±0,025	9,12	10,08
Ива корзиночная	7,040±0,200	4,826±0,120	0,648±0,025	0,506±0,020	9,20	10,48
Дуб (контроль)	6,949±0,128	5,425±0,026	0,665±0,009	0,604±0,001	9,56	11,10
2005 год						
Береза бородавчатая	8,022±0,310	5,392±0,065	0,746±0,040	0,606±0,006	9,29	11,23
Ива корзиночная	7,097±0,108	5,398±0,050	0,635±0,010	0,533±0,030	8,95	9,87
Дуб (контроль)	6,694±0,132	4,938±0,216	0,604±0,032	0,467±0,020	9,02	9,46

Таблица 4.1.10 – Плодовитость бабочек дубового шелкопряда буковой линии на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.)

Кормовое растение	Фактическая плодовитость, шт.	В % к контролю	Потенциальная плодовитость, шт.	Средняя масса кладки, г	Процент оживления грены
2003 год					
Береза бородавчатая	203,0±10,211	122,58	212,0±8,476	1,721±0,114	86,3
Ива корзиночная	169,3±6,510	102,23	189,3±2,100	1,492±0,034	70,5
Дуб (контроль)	165,6±7,310	100,0	177,0±6,132	1,430±0,021	91,8
2004 год					
Береза бородавчатая	207,0±8,500	114,62	224,4±2,130	1,698±0,020	89,8
Ива корзиночная	186,8±6,356	103,43	206,8±1,060	1,580±0,011	85,4
Дуб (контроль)	180,6±3,070	100,0	214,1±4,370	1,561±0,006	94,7
2005 год					
Береза бородавчатая	220,10±8,70	121,54	234,0±10,761	1,962±0,116	93,6
Ива корзиночная	201,00±19,52	111,04	215,4±2,437	1,66±0,124	92,0
Дуб (контроль)	181,0±6,654	100,0	199,6±3,415	1,446±0,124	95,6

Среди коконов, полученных на выкормке 2003 года, большей шелконосностью отличаются самцы и самки с березы бородавчатой по сравнению с дубовыми (таблица 4.1.10). Шелконосность коконов самок с ивы корзиночной несколько уступает контрольным. Процент шелковой оболочки коконов самок с березы бородавчатой составляет 9,36, а самцов – 11,21, соответственно на 0,8% и 1,26% больше, чем в контроле. В 2005 году наибольший процент шелковой оболочки – 11,09 – имели коконы самцов с березы бородавчатой (таблица 4.1.9), что на 1,63 больше по сравнению с дубовыми. Самый низкий процент шелконосности отмечен у коконов самок, полученных при выкармливании гусениц на иве корзиночной (выкормка 2005 г., грабовая линия).

Полученные результаты показывают, что средняя масса коконов самок с березы бородавчатой на третий год выкормки увеличилась на 4,73%, а средняя масса оболочки на 4,5% по сравнению с годом первой выкормки. Процент шелковой оболочки на третий год выкормки на березе бородавчатой у самок составляет 9,3%, у самцов 11,23%. Приспособленность дубового шелкопряда к березовому листу из поколения в поколение усиливается, в результате чего жизнеспособность гусениц и качество коконов повышаются.

Кокон «Полесского тассара» при выкармливании на березе бородавчатой и иве корзиночной отличаются более светлой (по сравнению с полученной на дубе) окраской. Дубовые коконы имеют бежевую окраску, а коконы, выращенные на березе, – белую.

Одним из важнейших показателей организма на изменение условий питания является плодовитость бабочек. Мнения различных исследователей о причинах изменчивости плодовитости насекомых противоречивы. Так, например, Б.Г. Иоганзен [270] повышение плодовитости объясняет реакцией организма на изменение условий существования в неблагоприятную сторону. По А.И. Ильинскому [271], плодовитость повышается при улучшении условий существования. Н.Н. Синицкий [196], изучая плодовитость дубового шелкопряда бивольтинной породы, выкармливающегося на дубе, грабе, иве и березе, отметил, что плодовитость бабочек зависит от вида кормового растения и качества листа. В литературе имеются указания, что наибольшее влияние на плодовитость насекомых оказывает питание в личиночной фазе [5; 272–274].

Учитывая данные некоторых авторов о том, что яйца более поздних дней откладки являются менее жизнеспособными и мелкими, дающими неполноценное потомство, нами определялись масса и жизнеспособность яиц, отложенных в течение первых трех дней после распаривания бабочек.

Данные таблиц 4.1.11, 4.1.12 свидетельствуют о том, что воспитание гусениц «Полесского тассара» обеих кормовых линий на березе бородавчатой и иве корзиночной привело к увеличению яйцепродукции бабочек по сравнению с воспитанием гусениц на дубе.

Таблица 4.1.11 – Плодовитость бабочек дубового шелкопряда буковой линии на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.)

Кормовое растение	Фактическая плодовитость, шт.	В % к контролю	Потенциальная плодовитость, шт.	Средняя масса кладки, г	Процент оживления грены
2003 год					
Береза бородавчатая	203,0±10,211	122,58	212,0±8,476	1,721±0,114	86,3
Ива корзиночная	169,3±6,510	102,23	189,3±2,100	1,492±0,034	70,5
Дуб (контроль)	165,6±7,310	100,0	177,0±6,132	1,430±0,021	91,8
2004 год					
Береза бородавчатая	207,0±8,500	114,62	224,4±2,130	1,698±0,020	89,8
Ива корзиночная	186,80±6,356	103,43	206,8±1,060	1,580±0,011	85,4
Дуб (контроль)	180,6±3,070	100,0	214,1±4,370	1,561±0,06	94,70
2005 год					
Береза бородавчатая	220,10±8,70	121,54	234,0±10,761	1,962±0,116	93,6
Ива корзиночная	201,00±19,52	111,04	215,4±2,437	1,66±0,124	92,0
Дуб (контроль)	181,0±6,654	100,0	199,6±3,415	1,446±0,124	95,6

Таблица 4.1.12 – Плодовитость бабочек дубового шелкопряда грабовой линии на разных кормовых растениях (2003–2005 гг.)

Кормовое растение	Фактическая плодовитость, шт.	В % к контролю	Потенциальная плодовитость, шт.	Средняя масса кладки, г	Процент оживления грены
2003 год					
Береза бородавчатая	203,9±8,465	112,9	236,3±6,235	1,807±0,005	87,5
Ива корзиночная	191,4±3,225	105,98	215,3±3,295	1,600±0,001	83,3
Дуб (контроль)	180,6±3,070	100,0	214,1±4,370	1,562±0,006	94,70
2004 год					
Береза бородавчатая	218,8±11,114	119,11	231,8±7,390	1,856±0,098	93,0
Ива корзиночная	212,8±8,885	115,84	220,1±3,176	1,746±0,061	83,4
Дуб (контроль)	183,7±2,731	100,0	198,3±3,120	1,579±0,003	94,8
2005 год					
Береза бородавчатая	194,6±13,76	107,51	213,4±4,951	1,469±0,212	93,8
Ива корзиночная	192,0±10,117	106,07	210,3±6,112	1,453±0,677	90,7
Дуб (контроль)	181,0±6,654	100,0	199,6±3,415	1,446±0,124	95,6

Плодовитость бабочек, полученных от гусениц, питающихся березой бородавчатой и ивой корзиночной, на 22,58% и 2,23% была выше, чем в контроле (2003 год, таблица 4.1.11). Самки, полученные от гусениц, питающихся листьями березы бородавчатой, на третий год выкормки откладывали в среднем по $220,1 \pm 8,70$ яиц, что на 21,54% больше, чем в первый год выкормки (таблица 4.1.11). Плодовитость самок, гусеницы которых выкармливались на иве корзиночной, на 5,98–15,84% больше, чем самок, гусеницы которых питались на дубе (грабовая линия, таблица 4.1.12).

Сравнение процента отрождения гусениц показывает, что наиболее жизнеспособной является грена, полученная от бабочек, гусеницы которых питались листьями дуба и березы бородавчатой. Оживление яиц соответственно равно 92,4% и 90,1% (среднее за 2003–2005 гг.) в буковой кормовой линии и 94,2% (среднее за 2003–2005 гг.) в грабовой кормовой линии.

Таким образом, полученные данные показывают, что существует различие между кормовыми линиями дубового шелкопряда в способности адаптироваться к новому кормовому растению в новых условиях. По-видимому, всякая смена корма расшатывает наследственность и расширяет диапазон реакции по приспособлению к новым кормовым растениям. Чем физиологически пригоднее новый корм, тем быстрее возникает привыкание, гусеницы быстрее адаптируются к новому корму. Характер пищевых адаптаций оказывает существенное влияние на скорость роста, жизнеспособность и плодовитость дубового шелкопряда.

Проведенные исследования указывают на реальную возможность использования различных кормовых линий для успешного разведения дубового шелкопряда в условиях Беларуси на одном из самых перспективных кормовых растений – березе бородавчатой.

4.2 Питание и рост гусениц дубового шелкопряда грабовой и буковой кормовых линий в Беларуси

На примере культуры китайского дубового шелкопряда, разводимой в разных природно-климатических зонах, можно выяснить общие экологические закономерности формирования трофических адаптаций, которые лежат в основе механизма всплеск массовых размножений насекомых-вредителей и понимание формирования которых необходимо для создания новой экологически безопасной стратегии управления популяциями насекомых-фитофагов в естественных и трансформированных антропогенным воздействием экосистемах. В настоящее время большое значение придается проблеме становления трофических адаптаций растительноядных насекомых. Энергетическая ценность и биохимические характеристики листа кормовых растений, такие, как содержание и сезонная динамика первичных и вторичных метаболитов, витаминов, фитогормонов, рН клеточного сока, имеют определяющее значение при формировании трофических

адаптаций насекомых-фитофагов. Сравнение калорийности и биохимического состава одного и того же вида кормового растения, произрастающего в разных природных зонах, позволит дать ответ на вопрос о роли каждого химического фактора в процессах энергетике питания, роста, развития и продуктивности китайского дубового шелкопряда.

Таблица 4.2.1 – Показатели питания и роста гусениц дубового шелкопряда на разных кормовых растениях в Беларуси и на Украине

Украинская географическая группа – грабовая кормовая линия				
Коэффициент утилизации корма, %		Береза	Ива	Дуб
		повислая	корзиночная	черешчатый
		41,19±2,30	35,48±1,83	37,44±2,95
Эффективность использования корма, %	потребленного	27,26±0,78	29,00±1,28	28,77±1,20
	усвоенного	75,35±4,87	84,37±2,63	69,39±4,32
Относительная скорость, мг·мг ⁻¹ ·сутки ⁻¹	потребления	0,31±0,02	0,32±0,01	0,33±0,02
	роста	0,08±0,01	0,09±0,02	0,11±0,01
Украинская географическая группа – буковая кормовая линия				
Коэффициент утилизации корма, %		Береза повислая	Дуб черешчатый	
		34,82±2,15	33,75±2,52	
Эффективность использования корма, %	потребленного	22,99±1,39	26,21±1,72	
	усвоенного	63,87±2,29	52,63±2,04	
Относительная скорость, мг·мг ⁻¹ ·сутки ⁻¹	потребления	0,52±0,01	0,68±0,02	
	роста	0,12±0,01	0,17±0,01	

Как видно из таблицы 4.2.1, коэффициент утилизации корма гусеницами V возраста на березе повислой и грабе выше, чем при питании листом дуба черешчатого.

Эффективность использования потребленного корма на прирост массы тела гусениц уменьшается при питании листом березы повислой и ивы корзиночной. Относительная скорость потребления корма и роста гусениц на дубе выше, чем при питании листом березы повислой и ивы корзиночной. Эффективность утилизации и использования потребленного и усвоенного корма на прирост массы гусениц при питании листом березы повислой и ивы корзиночной достаточно велика и свидетельствует о нормальном развитии гусениц дубового шелкопряда. Переход дубового шелкопряда грабовой и буковой кормовых линий к питанию листом березы повислой и листом ивы корзиночной практически не отражается на всем комплексе процессов переработки и усвоения нового вида пищи.

Таким образом, выращивание гусениц грабовой и буковой кормовых линий с Украины на березе бородавчатой, иве корзиночной и дубе в Беларуси показало, что дубовый шелкопряд обладает достаточно высокой экологической пластичностью, о чем свидетельствует успешность выработки трофико-экологических адаптаций его гусениц к новым кормовым растениям.

4.3 Межпопуляционное скрещивание дубовых, березовых, ивовых и грабовых кормовых линий дубового шелкопряда украинских и белорусских географических групп в Беларуси

Данные о числе, характере и соотношении белковых фракций в гемолимфе насекомых весьма противоречивы. На это обстоятельство указывает I.R. Wyatt [275] в обзоре литературы по биохимии гемолимфы насекомых, располагая данные в зависимости от методов исследования (высаливание, электрофорез на бумаге, агаре, крахмале) и стадий развития насекомого.

Так, Ю.Б. Филиппович, М.И. Алиева [276] указали, что существует взаимосвязь между фракционным составом белков гемолимфы и продуктивностью различных пород тутового шелкопряда.

На рисунке 4.3.1 представлены схемы электрофореграмм растворимых белков гемолимфы гусениц моновольтинной породы дубового шелкопряда грабовой линии при выкормке на березе бородавчатой и березе пушистой. Из визуального сопоставления электрофореграмм следует, что белковый спектр гемолимфы гусениц разных кормовых линий неодинаков. Как количество обнаруженных белковых компонентов гемолимфы, так и их содержание (судя по интенсивности окрашивания) варьирует у разных кормовых линий дубового шелкопряда. В гемолимфе гусениц в начале V возраста обнаружено 8–9 белковых фракций.

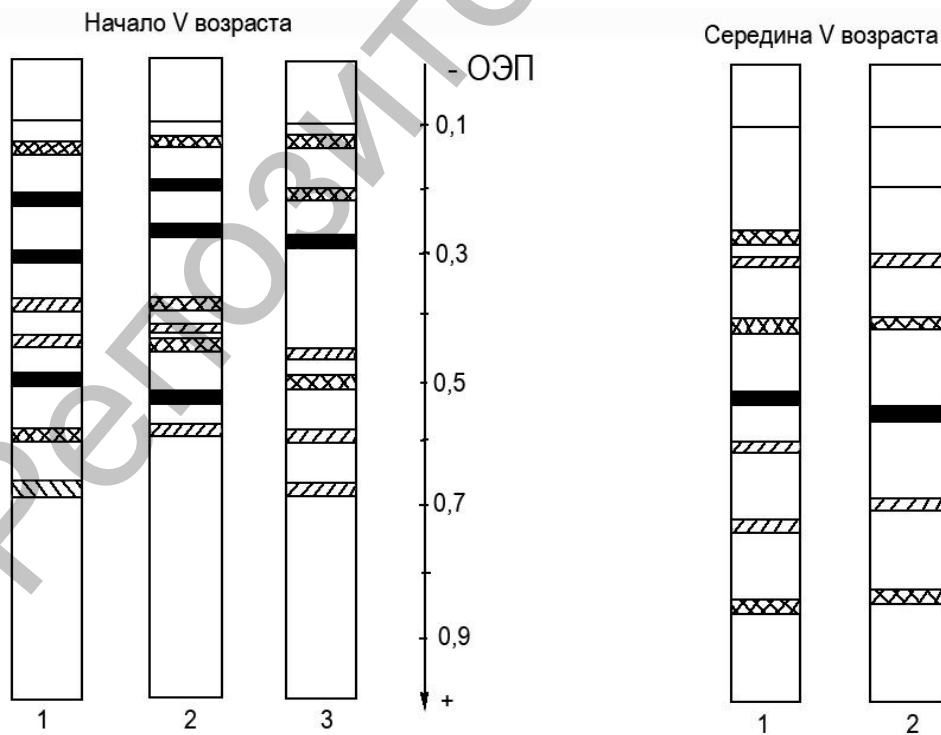


Рисунок 4.3.1 – Схема электрофореграмм растворимых белков гемолимфы гусениц дубового шелкопряда на разных кормовых растениях:
1 – дуб, 2 – береза бородавчатая, 3 – береза пушистая

В гемолимфе гусениц при выкормке на дубе интенсивно выражена фракция с ОЭП – 0,50; она совсем не представлена при выкармливании гусениц на березе бородавчатой и едва различима при питании гусениц березой пушистой.

Специфичной фракцией гемолимфы гусениц, выкормленных на дубе, является фракция с относительной электрофоретической подвижностью (ОЭП) – 0,31, на березе бородавчатой – 0,27; 0,43; 0,54; на березе пушистой – 0,29. Несмотря на значительное разнообразие белковых фракций, пять фракций являются общими для всего исследованного материала с ОЭП – 0,11; 0,13–0,14; 0,22–0,23; 0,44–0,46; 0,58–0,59.

Число белковых фракций в гемолимфе дубового шелкопряда постоянно и изменяется на протяжении V возраста. В гемолимфе гусениц в начале V возраста в дубовой линии обнаружено 9 фракций, а в середине V возраста – 8. В середине V возраста в гемолимфе гусениц появляются фракции с высокой (0,74; 0,83) электрофоретической подвижностью в дубовой линии и фракция с ОЭП – 0,80 в березовой линии (таблица 4.3.1). Наиболее интенсивно окрашенные белковые зоны располагаются в средней части электрофореграмм. Н.И. Ковалевская, Ю.Б. Филиппович [277] отмечают, что, начиная с 1-го дня III возраста по 1-й день V возраста, у личинок тутового шелкопряда количество белковых фракций в гемолимфе возрастает, а к середине V возраста резко падает до 10 и остается на этом уровне с небольшими вариациями (от 9 до 15) до момента вылета бабочек.

Таблица 4.3.1 – Значения относительной электрофоретической подвижности белковых фракций гемолимфы гусениц дубового шелкопряда

Сроки развития гусениц на разных кормовых растениях					
начало V возраста			середина V возраста		
Относительная электрофоретическая подвижность	дуб черешчатый	береза бородавчатая	береза пушистая	дуб черешчатый	береза бородавчатая
	0,11	0,11	0,11	0,10	0,09
	0,13	0,14	0,14	–	0,19
	0,23	0,22	0,23	0,25	–
	–	0,27	–	0,30	0,28
	–	–	0,29	0,40	0,39
	0,31	–	–	0,51	–
	0,39	0,39	–	–	0,54
	–	0,43	–	0,60	0,64
	0,44	0,45	0,46	–	0,67
	0,50	–	0,50	0,74	–
	–	0,54	–	0,83	0,80
	0,59	0,58	0,59	–	–
0,67	–	0,67	–	–	

В нашем исследовании число белковых фракций гемолимфы гусениц дубового шелкопряда при питании дубом и березой бородавчатой в начале V возраста равно девяти, а в середине V возраста уменьшается до 8 при выкормке на березе бородавчатой и дубе.

Ряд фракций строго специфичен для той или иной линии. Специфичной фракцией гемолимфы гусениц в конце V возраста при выкормке на дубе является фракция с ОЭП – 0,25; 0,51; 0,74; на березе – 0,19; 0,54; 0,67. Разнокачественность белков гемолимфы гусениц разных кормовых линий рассчитана нами по формуле, предложенной А.П. Коничевой [278] для пород тутового шелкопряда, и выражена в виде коэффициента идентичности. С этой целью были сопоставлены белковые фракции по величине относительной электрофоретической подвижности, причем тождественными считали те из фракций, различие в величинах ОЭП которых не превышало 0,01 в пределах значений до 0,3; 0,02 – в пределах до 0,5 и 0,03 – в интервале значений ОЭП от 0,5 и выше, что вытекало из результатов статистической обработки [279]. Чем меньше значение коэффициента идентичности, тем выше разнокачественность белковых компонентов сопоставляемых кормовых линий (таблица 4.3.2).

Таблица 4.3.2 – Коэффициент идентичности растворимых белков гемолимфы гусениц дубового шелкопряда на разных кормовых растениях

Сопоставляемые кормовые растения	Коэффициент идентичности
Дуб и береза бородавчатая	0,33
Береза пушистая и дуб	0,41
Береза бородавчатая и береза пушистая	0,29

Результаты свидетельствуют о том, что для различных пар характерна различная степень разнокачественности. При сравнении дубовой и березовой линий контрастность фракционного состава растворимых белков гемолимфы оценивается величиной 0,33, что означает наличие 67% нетождественных по электрофоретической подвижности в полиакриламидном геле белков. Коэффициент идентичности для пары дуб и береза пушистая равен 0,41, то есть контрастность фракционного состава растворимых белков гемолимфы в этом случае уже меньше. Следует отметить, что коэффициент идентичности белковых спектров гемолимфы коррелирует с биологическими показателями.

Так, Ю.Б. Филиппович, Т.А. Егорова, А.П. Коничева [280] отмечают, что электрофоретический анализ растворимых белков пород тутового шелкопряда позволит в сравнительно короткий срок оценить их разнокачественность и послужит одним из биохимических тестов для составления оптимальных вариантов скрещивания и прогнозирования эффекта гетерозиса. При наличии разных кормовых линий дубового шелкопряда немало-

важное значение будет иметь подбор исходных родительских форм по принципу их разнокачественности и особенно гетерогенности белков.

Одной из актуальных задач шелководства является разработка методов оценки пригодности форм для получения высокопродуктивных гибридов. По мнению ряда ученых [281–283], одним из наиболее перспективных путей прогнозирования эффекта гетерозиса в потомстве является всестороннее изучение физиолого-биохимической разнокачественности родительских форм.

Согласно исследованиям А.П. Коничевой [278] потомство от скрещивания разнокачественных пород должно оказаться более жизнеспособным и более высокопродуктивным в силу возникновения у него обогащенного белкового фонда и усиления или качественного видоизменения за счет тех или иных метаболических процессов. Нами было проведено исследование по проверке данного положения на гибридах кормовых линий дубового шелкопряда.

Из данных, представленных в таблицах 4.3.3, 4.3.4, видно, что сочетание разнокачественной наследственности от бабочек, полученных при выкормке гусениц на разных кормовых растениях, отчетливо сказывается на всем онтогенезе первого поколения. Скорость роста и развития гусениц – гибридов дубового шелкопряда – варьирует в зависимости не только от вида корма, но также и подбора родительских пар (таблица 4.3.3).

Таблица 4.3.3 – Продолжительность развития гусеничной фазы кормовых гибридов «Полесского тассара»

Кормовой гибрид	Продолжительность развития гусениц кормовых гибридов, сутки		
	кормовое растение		
	дуб	береза	ива
♀ дуб х ♂ дуб	51,5 ± 0,88	57,3 ± 0,66	–
♀ дуб х ♂ береза	51,6 ± 0,37	55,6 ± 0,44	–
♀ береза х ♂ дуб	52,6 ± 0,29	54,9 ± 0,24	–
♀ береза х ♂ береза	53,1 ± 0,48	56,7 ± 0,53	–
♀ береза х ♂ ива	–	52,7 ± 0,62	–
♀ ива х ♂ береза	–	53,8 ± 0,38	–
♀ ива х ♂ дуб	52,0 ± 0,31	–	–
♀ ива х ♂ ива	–	–	54,0 ± 0,46

Разница в продолжительности всей гусеничной фазы колебалась в зависимости от варианта скрещивания – при выкормке на дубе до двух, а на березе – до пяти суток. У гусениц исходных кормовых линий различие в продолжительности развития составляло 5,2 суток. Физиологический эффект от скрещивания кормовых линий дубового шелкопряда, а также

от кормового растения начал проявляться уже в начале II возраста. Если в I возрасте развитие гусениц во всех вариантах проходило равномерно, то уже во II возрасте гусеницы находились в активном состоянии от 6 до 8 суток, а в V возрасте от 16 до 21 суток.

Таблица 4.3.4 – Жизнеспособность гусениц кормовых гибридов дубового шелкопряда «Полесский тассар»

Кормовой гибрид	Кормовое растение	Количество гусениц в опыте, начиная с III возраста, шт.	Получено коконов	
			шт.	%
♀ дуб x ♂ дуб	дуб (контроль I) береза	300	260	86,9
		300	250	83,4
♀ дуб x ♂ береза	дуб береза	300	275	91,7
		300	256	86,6
♀ береза x ♂ береза	дуб береза (контроль II)	300	258	86,0
		300	253	84,3
♀ береза x ♂ дуб	дуб береза	300	267	89,1
		300	263	93,7
♀ береза x ♂ ива	береза	300	270	90,2
♀ ива x ♂ ива	ива (контроль III)	300	252	83,9
♀ ива x ♂ береза	береза	300	266	88,8
♀ ива x ♂ дуб	дуб	300	254	84,7

Как видно из данных таблицы 4.3.4, гибридизация кормовых линий дубового шелкопряда способствует повышению жизнеспособности потомства и приспособляемости к новым условиям жизни.

Выживаемость гибридных гусениц при выкормке на дубе была на 2,2–4,8% больше контрольных (I), а при использовании в качестве корма листьев березы превышение составляло от 2,3 до 9,4% по отношению к березовой линии (контроль II).

Скрещивание кормовых линий «Полесского тассара» с использованием при этом кормового разнообразия (дуб, береза, ива) влияет на такие биологические показатели, как масса кокона, масса и процент оболочки (таблица 4.3.5).

Наибольшая масса коконов отмечена при выкормке на березе в варианте самка «береза» x самец «дуб», имеющих 105,1% от массы контрольных (II). Коконы первого поколения почти во всех вариантах содержат также и больше шелка.

Скрещивание бабочек дубовой, березовой и ивовой линий дубового шелкопряда из Беларуси и грабовой линии с Украины показало, что кормовая гибридизация, оказывающая стимулирующий эффект на рост, развитие и жизнеспособность гусениц, может привести к значительному повышению общей продуктивности дубового шелкопряда при промышленном и племенном его разведении.

Таблица 4.3.5 – Характеристика коконов кормовых гибридов дубового шелкопряда «Полесский тассар»

Кормовой гибрид	Кормовое растение	Средняя масса коконов, г	Средняя масса оболочки, г	Процент оболочки
♀ дуб х ♂ дуб	дуб (контроль I) береза	5,57±0,13	0,53±0,02	9,75±0,22
		6,20±0,17	0,64±0,03	10,35±0,31
♀ дуб х ♂ береза	дуб береза	5,79±0,15	0,61±0,02	10,75±0,34
		5,95±0,14	0,62±0,02	10,60±0,30
♀ береза х ♂ береза	береза (контроль II) дуб	6,41±0,17	0,65±0,02	10,20±0,28
		6,18±0,12	0,63±0,01	10,30±0,20
♀ береза х ♂ дуб	береза дуб	6,74±0,19	0,68±0,02	10,25±0,23
		6,59±0,14	0,68±0,02	10,50±0,27
♀ ива х ♂ ива	ива (контроль III)	5,44±0,11	0,75±0,01	9,00±0,25
♀ береза х ♂ ива	береза	6,43±0,20	0,63±0,02	9,90±0,27
♀ ива х ♂ береза	береза	6,18±0,16	0,61±0,01	9,95±0,30
♀ ива х ♂ дуб	дуб	5,82±0,20	0,56±0,01	9,70±0,32

Ранее нами показано, что смена кормового растения «Полесского тассара» приводит не только к изменению биологических показателей развития, но и отражается на характере белкового спектра гемолимфы гусениц, воспитанных на разных кормовых растениях. В гемолимфе гусениц разных кормовых линий дубового шелкопряда и полученных при их скрещивании гибридов в конце V возраста методом электрофореза в полиакриламидном геле выявлено до 18 белковых компонентов. Белковые спектры гемолимфы изученных кормовых гибридов складываются из компонентов, общих для обоих родителей и гибрида, общих для гибрида и одного из них, и компонентов, присущих только гибриду (таблица 4.3.6). Для краткости условимся называть «гибридными» белки, присущие только гибриду. В гемолимфе гибридов № 1 и 3 в V возрасте наблюдается два «гибридных» белковых компонента (ОЭП – 0,07; 0,54), гибридов № 2 и 5 – один (ОЭП – 0,32), гибрида № 6 – два (ОЭП – 0,11; 0,70). В гемолимфе гибридов наблюдается, кроме того, отсутствие некоторых белковых компонентов, присущих обоим исходным родительским формам. В гемолимфе гусениц гибрида № 1 выпадает один белковый компонент (ОЭП – 0,26), гибридов № 2 и 5 – два (ОЭП – 0,34; 0,68), гибрида № 3 – два (ОЭП – 0,26; 0,40), гибрида № 6 – один (ОЭП – 0,37).

Таблица 4.3.6 – Значение относительной электрофоретической подвижности (ОЭП) белковых фракций гемолимфы гусениц кормовых гибридов «Полесский тассар»

Относительная электрофоретическая подвижность							
Самка «дуб» х самец «дуб» (дубовая линия)	Самка «дуб» х самец «береза» (гибрид № 3)	Самка «береза» х самец «дуб» (гибрид № 1)	Самка «береза» х самец «береза» (березовая линия)	Самка «береза» х самец «ива» (гибрид № 2)	Самка «ива» х самец «береза» (гибрид № 5)	Самка «ива» х самец «дуб» (гибрид № 6)	Самка «ива» х самец «ива» (ивовая линия)
–	0,03	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03	0,04
0,06	0,05	0,05	0,06	0,05	0,05	0,05	0,05
–	0,07	0,07	–	0,08	–	–	–
0,09	–	–	0,09	–	0,09	0,09	0,10
–	0,12	0,11	0,11	0,11	0,11	0,11	–
0,13	–	0,13	0,13	0,13	0,14	0,14	0,14
0,17	0,16	0,18	0,17	0,17	–	0,18	0,19
0,20	0,21	0,22	0,20	–	0,22	0,21	0,21
0,23	0,24	–	0,24	–	0,24	0,25	0,24
0,32	0,32	0,30	0,30	0,32	0,32	0,32	0,34
0,37	0,38	0,36	0,38	0,39	0,37	–	0,40
0,40	–	0,42	–	0,43	0,44	0,43	–
0,46	0,44	0,46	0,44	–	–	0,46	0,46
0,49	0,47	–	0,48	0,47	0,48	0,49	–
0,52	0,52	0,50	0,51	0,52	0,51	–	–
–	0,54	0,54	–	–	–	0,55	0,54
0,57	0,58	–	0,57	0,58	0,57	0,59	0,60
0,61	–	0,60	0,62	0,63	0,61	0,64	0,65
0,66	0,68	0,67	0,68	–	–	0,70	–
0,75	0,76	0,73	0,75	0,76	0,75	0,74	0,73
0,81	0,80	0,81	0,82	0,81	0,80	–	0,83

Для количественной оценки степени тождества гибридного организма с родительскими формами по наборам растворимых белков гемолимфы, а в связи с этим и обогащенности белкового комплекса гибрида новыми специфическими фракциями мы использовали коэффициент идентичности по электрофоретической подвижности фракций белков у потомства и родительских линий к общему числу белковых фракций. В большинстве вариантов скрещивания линий можно отметить равную степень наследования материнских и отцовских белков, что справедливо для самок и самцов гибрида «береза» х «ива» ($K_u = 0,47$). Гибриды разнокачественных кормовых линий повторяют своих родителей лишь на 37–47%, в то время как 63–53% белков гемолимфы являются у них специфическими (таблица 4.3.7).

Таблица 4.3.7 – Коэффициент идентичности растворимых белков гемолимфы родительских линий дубового шелкопряда и их гибридов

Кормовые линии	Ku у сопоставляемых родительских линий	Сопоставляемые гибриды	Ku гибрида по отношению к обоим родительским линиям
Дубовая и березовая	0,33	♀ «дуб» x ♂ «береза»/дуб.	0,40
		♀ «дуб» x ♂ «береза»/бер.	0,43
		♀ «береза» x ♂ «дуб»/дуб.	0,37
		♀ «береза» x ♂ «дуб»/бер.	0,40
Березовая и ивовая	0,40	♀ «береза» x ♂ «ива»/бер.	0,47
		♀ «береза» x ♂ «ива»/ивов.	0,37
		♀ «ива» x ♂ «береза»/бер.	0,47
		♀ «ива» x ♂ «береза»/ивов.	0,38
Дубовая и ивовая	0,48	♀ «ива» x ♂ «дуб»/ивов.	0,47
Грабовая и березовая	0,40	♀ «граб» x ♂ «береза»/граб.	0,49

Принципиальное значение имеет выявление взаимосвязи между показателями гетерогенности родительских линий по растворимым белкам и важнейшими хозяйственно-ценными показателями гибридного организма. С этой целью у гибридов, полученных скрещиванием разнокачественных родительских линий, были сопоставлены показатели белкового полиморфизма с некоторыми биологическими показателями (вес кокона, вес шелковой оболочки, % шелковой оболочки) у родителей. В ряде вариантов скрещивания выявлена прямая зависимость между показателями разнокачественности родительских пород по белкам и возникновением гетерозиса у их гибридов. У гибрида самка «граб» x самец «дуб» наблюдается превосходство по массе коконов на 12,52%, а по массе шелковой оболочки на 14,35% (таблица 4.3.8). У гибрида самка «дуб» x самец «береза» проявилось превышение по массе шелковой оболочки на 4,34%, а по проценту шелконосности на 7,07%.

Полученные данные свидетельствуют о том, что когда родительские кормовые линии контрастируют по наборам растворимых белков, имеет место проявление гетерозиса у потомства по массе кокона, по массе шелковой оболочки, а в ряде вариантов и по проценту шелковой оболочки. В итоге выкормки получены данные, подтверждающие ожидаемый эффект гибридизации.

Таблица 4.3.8 – Взаимосвязь коэффициентов идентичности белковых фракций гемолимфы с биологическими показателями родительских линий и гибридов дубового шелкопряда

Кормовые линии и их гибриды	Ки родит. линий	Кормовое растение	Биологические показатели								
			Средняя масса кокона, г			Масса шелковой оболочки, г			Процент шелконосности		
			1	2	3	1	2	3	1	2	3
Дубовая линия	0,33	дуб береза	5,575	5,995		0,525	0,599	4,34 5,0	9,8	10,18	
Березовая линия ♀ дуб х ♂ береза			6,415 5,795 5,950			0,674 0,625 0,629			10,56 10,9 10,6		
Грабовая линия ♀ граб х ♂ дуб			0,40	дуб береза		6,595 6,746	10,0 12,52		0,684 0,685	14,19 14,35	
Березовая линия	0,40	береза береза	6,415	5,927		0,674	0,577	10,22 6,41	10,56	9,72	
Ивовая линия ♀ береза х ♂ ива			5,440 6,435			0,480 0,636			8,88 9,93		
♀ ива х ♂ береза			6,187	4,38		0,614	9,98		2,67		

Примечание: 2 – средний показатель между кормовыми линиями; 3 – превышение показателя у гибрида (%).

Г Л А В А 5

ВЛИЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА

5.1 Испытание в условиях Беларуси антерина

5.1.1 Влияние антерина на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда

Антерин, или лечебный экстракт, полученный из куколок дубового шелкопряда украинскими учеными В.А. Трокоз, Т.Б. Аретинской [284], был испытан в Беларуси при выкармливании гусениц шелкопряда на березе бородавчатой, иве корзиночной и дубе черешчатом. Эти кормовые растения являются наиболее перспективными для разведения шелкопряда в условиях Беларуси. На Украине дубового шелкопряда разводят на дубе черешчатом и там применение антерина дало хороший результат. Разведение полезных насекомых в культуре требует применения высокоэффективных способов их выращивания, для преодоления стрессовых воздействий искусственных питательных сред, непривычных кормовых, температурных и других условий.

В Беларуси воспитание дубового шелкопряда на оптимальном кормовом растении – дубе черешчатом – дает наилучшие результаты, но дуб – ценная древесная порода и запасы ее в Беларуси ограничены, тогда как запасы березы и ивы очень велики. Это быстрорастущие породы деревьев, иву также можно разводить на бросовых землях в виде плантаций, поэтому применение биостимуляторов для лучшего усвоения листа этих перспективных растений весьма актуально в целях получения ценного биохимического и шелкового сырья – куколок дубового шелкопряда и шелковой оболочки коконов.

Скармливали гусеницам лист березы и ивы, обработанный водным экстрактом из куколок шелкопряда в концентрациях 5%, 10%, 15% и 20%. На Украине корм обрабатывали и скармливали гусеницам I–II возрастов, а мы решили проверить, как воздействует экстракт на гусениц старших возрастов. Результаты исследований приведены в таблице 5.1.1.1.

Таблица 5.1.1.1 – Показатели продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда на березе под влиянием водного экстракта из куколок шелкопряда

Вариант опыта	Выживаемость гусениц, %	Средняя масса кокона, г/%	Средняя масса куколки, г/%	Количество яиц в кладке, шт/%
1. Контроль (вода)	100	5,55±0,12/100	4,93±0,19/100	273,1±12,0/100
2. 5% р-р экстракта	128	5,79±0,09/104,3	5,23±0,11/106,0	305,6±14,2/111,9

Окончание таблицы 5.1.1.1

3. 10% р-р экстракта	142	6,41±0,11/115,5	5,61±0,10/113,8	325,7±9,8/119,3
4. 15% р-р экстракта	144	6,29±0,08/113,3	5,63±0,08/114,2	323,1±10,7/118,3
5. 20% р-р экстракта	138	5,92±0,10/107,0	5,26±0,06/106,8	291,4±7,3/106,7
Прототип*	148	6,19±0,85	5,38±0,79	288±14,0

Примечание: * данные опыта на Украине при 20% концентрации экстракта.

Из данных таблицы 5.1.1.1 следует, что положительный эффект воздействия экстракта на выживаемость гусениц, массу кокона, куколки и фактическую плодовитость имаго начинает проявляться уже при 5% концентрации, максимальная эффективность воздействия экстракта достигается при концентрации 10–15%, так как выживаемость гусениц возрастает на 49%, масса кокона и куколки в среднем на 13%, а плодовитость на 16% по сравнению с контролем. Если учесть, что на Украине сходное повышение жизнеспособности и продуктивности шелкопряда было достигнуто при концентрации 20%, то важно отметить особую чувствительность гусениц IV–V возрастов к воздействию экстракта при питании листом березы бородавчатой. Стимулирующий эффект экстракта из куколок шелкопряда проявляется в условиях Беларуси при концентрации экстракта в два раза меньшей, чем на Украине. Чтобы проверить, что влияет на сдвиг чувствительности гусениц к экстракту, изменения сроков воздействия экстракта (не в начале развития гусениц, как на Украине, а в конце, или другое кормовое растение), мы параллельно с первым опытом заложили опыт выращивания гусениц на дубе черешчатом, т.к. на этом кормовом растении был испытан антерин в условиях Украины. Данные опыта представлены в таблице 5.1.1.2. Величины показателей биологической продуктивности дубового шелкопряда при питании листом дуба (таблица 5.1.1.2) свидетельствуют о том, что достижение максимальной продуктивности и жизнеспособности происходит так же, как и при питании листом березы под воздействием 10–15% концентраций экстракта, а не 20%, как на Украине. Следовательно, увеличение чувствительности гусениц шелкопряда к воздействию экстракта определяется сдвигом срока воздействия с начала на конец гусеничной фазы развития, а не сменой кормового растения.

Таблица 5.1.1.2 – Показатели продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда на дубе под влиянием водного экстракта из куколок шелкопряда

Вариант опыта	Выживаемость гусениц, %	Средняя масса кокона, г/%	Средняя масса куколки, г/%	Количество яиц в кладке, шт./%
1. Контроль (вода)	100	5,30±0,14/100	4,83±0,06/100	270,0±12,0/100
2. 5% р-р экстракта	130	5,49±0,09/103,6	5,01±0,11/106,0	279,1±13,5/103,4
3. 10% р-р экстракта	143	5,71±0,06/107,7	5,18±0,10/113,8	303,2±9,6/112,3

Окончание таблицы 5.1.1.2

4. 15% р-р экстракта	145	5,91±0,09/11,5	5,38±0,07/114,2	307,4±11,8/113,9
5. 20% р-р экстракта	135	5,56±0,12/104,9	5,12±0,05/106,8	295,5±7,6/109,4
Прототип*	148	6,19±0,85	5,38±0,79	288±14,0

Примечание: * данные опыта на Украине при 20% концентрации экстракта.

Смена кормового растения или перевод дубового шелкопряда с дуба на березу дает более высокие показатели по массе кокона, куколки и плодовитости при воспитании на березе по сравнению с дубом. Так, если сравнить данные этих показателей по 15% концентрации на дубе и березе (таблицы 5.1.1.1, 5.1.1.2), то средняя масса кокона возрастает при питании гусениц листом березы на 7%, масса куколки – на 4%, плодовитость – на 4% по сравнению с питанием гусениц листом дуба. А выживаемость гусениц как на дубе, так и на березе под воздействием экстракта увеличивается приблизительно одинаково, здесь отличий не обнаружено. Следует отметить, что значений увеличения выживаемости гусениц под воздействием экстракта, достигнутых на Украине, мы в наших опытах не получили (смотрите данные колонки «прототип» в таблицах 5.1.1.1, 5.1.1.2) иначе, выживаемость гусениц дубового шелкопряда как на дубе, так и на березе даже под воздействием экстракта ниже, чем в условиях Украины, примерно на 5%.

Использование в качестве кормового растения для дубового шелкопряда ивы корзиночной (таблица 5.1.1.3) также показало наличие положительного эффекта в подъеме жизнеспособности и продуктивности шелкопряда под воздействием экстракта. Показатели биологической продуктивности на этом кормовом растении не отличаются от аналогичных показателей при использовании дуба, т.е. стимулирующий эффект водного экстракта из куколок шелкопряда позволяет на непривычном, новом корме добиться такого же эффекта как на оптимальном кормовом растении – дубе черешчатом. А использование листа березы бородавчатой позволяет даже превзойти биологическую продуктивность шелкопряда на его оптимальном кормовом растении.

Таблица 5.1.1.3 – Показатели продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда на иве под влиянием водного экстракта из куколок шелкопряда

Вариант опыта	Выживаемость гусениц, %	Средняя масса кокона, г/%	Средняя масса куколки, г/%	Количество яиц в кладке, шт./%
1. Контроль (вода)	100	5,25±0,14/100	4,73±0,69/100	262,0±12,1/100
2. 5% р-р экстракта	131	5,46±0,10/104,0	5,01±0,13/105,9	269,1±18,3/102,7
3. 10% р-р экстракта	140	5,62±0,11/107,0	5,16±0,11/109,1	285,9±12,9/109,1
4. 15% р-р экстракта	142	5,82±0,15/110,9	5,18±0,17/109,5	295,6±14,5/112,8
5. 20% р-р экстракта	136	5,75±0,10/109,5	4,85±0,12/102,5	280,0±15,0/106,9
Прототип*	148	6,19±0,15	5,38±0,79	288±14,0

Примечание: * данные опыта на Украине при 20% концентрации экстракта.

Итак, использование водного экстракта из куколок дубового шелкопряда для выкормки его гусениц на новых кормовых растениях в условиях Беларуси показало высокую стимулирующую активность комплекса биологически активных веществ из куколок в новых кормовых условиях и возможность его использования для стимуляции жизнеспособности не только дубового шелкопряда, но и других полезных насекомых. Сдвиг сроков обработки корма экстрактом с начала на конец развития гусениц приводит к достижению максимального подъема жизнеспособности и продуктивности при уменьшенной дозе воздействия с 20 до 10%, т.е. гусеницы старших возрастов перед завивкой коконов более чувствительны к воздействию биологически активных веществ из куколок, а именно, аминокислот, витаминов, ферментов.

5.1.2 Данные о свободных аминокислотах куколок китайского дубового шелкопряда

Исследованиями украинских ученых доказано, что куколки китайского дубового шелкопряда являются эффективным источником многих биологически активных веществ [284]. В связи с этим был проанализирован спектр свободных аминокислот куколок китайского дубового шелкопряда с учетом кормовой базы гусениц (таблица 5.1.2.1).

Таблица 5.1.2.1 – Спектр свободных аминокислот куколок китайского дубового шелкопряда (ммоль/л)

Аминокислота	Питание листьями дуба	Питание листьями березы	Без учета питания
Таурин	0,70±0,08	1,12±0,08 ¹	0,98±0,11
Асп	3,81±0,57	5,59±0,68 ¹	4,70±0,56
Тре	10,3±0,36	10,2±0,49	10,3±0,27
Сер	16,2±2,04	10,1±1,07 ¹	13,1±1,71
Глу	1,03±0,10	0,76±0,06 ¹	0,90±0,08
Глн	15,2±0,99	22,9±1,36 ¹	19,1±1,89
Про	4,86±0,24	6,31±0,51 ¹	5,59±0,41
Гли	16,1±0,75	18,2±1,55	17,1±0,91
Ала	22,7±3,27	14,0±2,06 ¹	18,3±2,60
α-АБА	0,034	0,016	0
Вал	8,49±0,21	7,83±0,19 ¹	8,16±0,19
Мет	0,80±0,08	0,54±0,10 ¹	0,67±0,08
Цитр	2,26±0,26	2,04±0,14	2,15±0,14
Иле	4,54±0,19	4,14±0,12	4,34±0,14
Лей	4,70±0,16	4,82±0,24	4,76±0,13
Тир	2,86±0,38	2,20±0,12	2,53±0,23
Фен	0,90±0,03	1,15±0,04 ¹	1,04±0,07
β-АБА	0,56±0,04	0,46±0,01 ¹	0,51±0,03

Этаноламин	0,21±0,01	0,24±0,03	0,23±0,02
Орнитин	0,05±0,01	0,04±0,01	0,04±0,01
Лиз	8,30±0,73	9,02±1,03	8,70±0,59
Гис	10,4±0,76	10,1±0,27	10,3±0,37

Примечание: ¹ P<0,05.

Итак, в природе имеется объект – куколка, содержащая биологическую жидкость, между стадиями двух эукариотических организмов – гусеницы и бабочки. Очевидно, что в этой жидкости должен содержаться оптимальный для синтеза белков эукариотического организма спектр аминокислот. По данным нашей лаборатории, общее количество свободных аминокислот в жидком содержимом куколок китайского дубового шелкопряда составляет 14,6 г/л, в том числе обнаружены ($M \pm m$, ммоль/л) глутамин (19,07±1,886), аланин (18,33±2,601), глицин (17,15±0,907), серин (13,13±1,711), треонин (10,28±0,272), гистидин (10,26±0,367), лизин (8,659±0,586), валин (8,162±0,193), пролин (5,586±0,409), лейцин (4,763±0,133), аспарагиновая кислота (4,700±0,561), изолейцин (4,337±0,145), тирозин (2,530±0,230), цитрулин (2,152±0,141), фенилаланин (1,043±0,070), таурин (0,976±0,112), глутаминовая кислота (0,899±0,081), метионин (0,672±0,083), β-аланин (0,511±0,029), этаноламин (0,227±0,016), орнитин (0,044±0,004). Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии не выявлены аминокислоты аспарагин, цистеин и триптофан. По сравнению со спектром свободных аминокислот растений в жидком содержимом куколок больше глицина, лизина, гистидина, пролина и глутамин, а также снижено содержание глутаминовой кислоты и фенилаланина. Аминокислотный состав куколок близок к биологически полноценным белкам молока.

Интересно, что характер кормовой базы может модифицировать аминокислотный состав куколки. Оказалось (таблица 5.1.2.1), что при питании гусениц березовыми листьями в куколках содержится больше таурина, аспарагиновой кислоты, глутамин, пролина и фенилаланина и меньше серина, глутаминовой кислоты, аланина, валина, метионина и β-аланина по сравнению с куколками, сформированными из гусениц, питавшихся дубовыми листьями.

5.1.3 Белковый спектр и биологическая активность содержимого куколок китайского дубового шелкопряда

При фракционировании содержимого куколок на сефадексе G-25 получают три пика веществ, поглощающих ультрафиолет при длинах волн 260 и 280 нм (таблица 5.1.3.1).

Характер разделения биополимеров содержимого куколок китайского дубового шелкопряда в виде трех пиков представлен на рисунке 5.1.3.1.

При диск-электрофорезе содержимого куколок китайского дубового шелкопряда также выделяется 8 фракций белков, четко делящихся на три группы по электрофоретической подвижности белков. Хотя предстоит работа по изучению химического состава выделенных групп биополимеров, была предпринята попытка изучения биологической активности жидкого содержимого куколок (ЖСК) китайского дубового шелкопряда.

Таблица 5.1.3.1 – Хроматографическое разделение экстракта куколок китайского дубового шелкопряда на сефадексе G-25

Номер фракции	Поглощение при 260 нм	Поглощение при 280 нм	Содержание белка, мг/мл
5	0,006	0,002	
6	0,484	0,677	0,681
7	2,747	2,762	2,193
8	2,449	2,689	2,308
9	1,008	1,508	1,571
10	0,4	0,554	0,555
11	0,18	0,219	0,203
12	0,114	0,116	0,093
13	0,097	0,075	0,042
14	0,125	0,076	0,023
15	0,154	0,083	0,011
16	0,166	0,086	0,007
17	0,177	0,09	0
18	0,234	0,116	0
19	0,337	0,16	0
20	0,386	0,194	0
21	0,45	0,217	0
22	0,415	0,206	0
23	0,406	0,208	0,014
24	0,387	0,208	0,029
25	0,295	0,188	0,068
26	0,237	0,174	0,09
27	0,192	0,152	0,09
28	0,174	0,141	0,087
29	0,165	0,137	0,086
30	0,149	0,128	0,086
31	0,123	0,114	0,084
32	0,111	0,122	0,105
33	0,117	0,147	0,139
34	0,134	0,184	0,183
35	0,144	0,223	0,183
36	0,144	0,25	0,277
37	0,134	0,256	0,295
38	0,13	0,265	0,311
39	0,159	0,356	0,431

Окончание таблицы 5.1.3.1

40	0,296	0,788	0,981
41	0,551	1,586	2,04
42	0,733	2,075	2,659
43	0,745	2,095	2,681
44	0,641	1,822	2,337
45	0,506	1,418	1,813
46	0,387	1,049	1,332
47	0,277	0,743	0,94
48	0,192	0,514	0,651
49	0,128	0,347	0,441
50	0,08	0,222	0,284
51	0,046	0,133	0,172
52	0,026	0,075	0,096
53	0,006	0,032	0,045

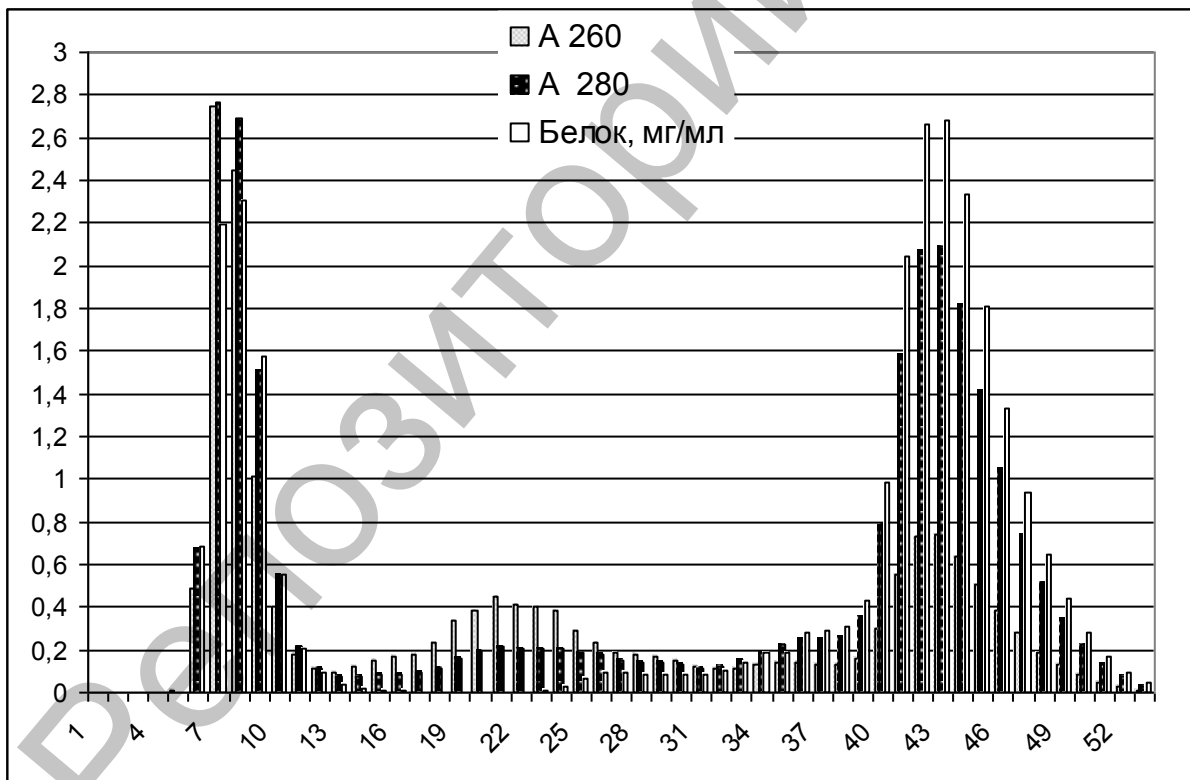


Рисунок 5.1.3.1 – Спектр биополимеров содержимого куколок китайского дубового шелкопряда в результате разделения на сефадексе G-25

В таблице 5.1.3.2 приведены результаты исследований защитного действия ЖСК на модели абстинентного синдрома у крыс. В качестве критерия эффективности защитного эффекта препаратов избрана концентрация гомоцистеина в сыворотке крови. Известно, что эта аминокислота накапливается при дефиците фолиевой кислоты и витамина В₁₂ и проявляется в виде нарушений процессов метилирования биомолекул и повреждения эндотелия кровеносных сосудов.

Таблица 5.1.3.2 – Содержание гомоцистеина в сыворотке крови крыс при моделировании абстинентного синдрома

Группа животных	Концентрация гомоцистеина, мкмоль/л
Контроль	12,2±3,9
Абстинентный синдром	22,3±10,9
Абстинентный синдром + витамин В ₁₂	22,3±6,8
Абстинентный синдром + триптофан	40,1±9,7
Абстинентный синдром + ЖСК	7,6±1,6

Из анализа данных таблицы 5.1.3.2 следует, что только жидкое содержимое куколок китайского дубового шелкопряда оказалось способным полностью предотвратить развитие экспериментального абстинентного синдрома.

Итак, в результате проведенных исследований показано, что спектр свободных аминокислот содержимого куколок китайского дубового шелкопряда близок к биологически полноценным белкам. Спектр свободных аминокислот содержимого куколок китайского дубового шелкопряда зависит от вида скармливаемых гусеницам листьев. Биополимеры содержимого куколок дубового шелкопряда распределяются в виде трех групп макромолекул. Суммарное содержимое куколок китайского дубового шелкопряда предотвращает развитие экспериментального абстинентного синдрома у крыс.

5.2 Испытание в условиях Беларуси фузалина и препарата органического синтеза

Фузалин – белково-витаминный препарат, полученный на Украине на основе совместного культивирования штаммов двух видов грибов *Fusarium sambucinum* 1 MBF – 100011 и *Penicillium sclerotiorum* v. *Beuata* 1 MBF – 100015. Лист березы обрабатывали 10–40% водными растворами препарата и скармливали гусеницам I–II возрастов. Контроль – обработка листа березы таким же объемом воды.

Таблица 5.2.1 – Жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда под влиянием фузалина на березе бородавчатой в Беларуси

Вариант опыта	Выживаемость гусениц за весь период развития, %	Средняя масса кокона, г/%	Средняя масса шелковой оболочки, г/%
10% р-р препарата	76,9±4,18	4,68±0,12/118,5	0,25±0,02/138,9
20% р-р препарата	82,0±4,12	4,98±0,10/126,0	0,28±0,01/155,5
30% р-р препарата	84,8±4,21	4,82±0,11/122,0	0,28±0,01/155,5
40% р-р препарата	80,3±4,19	4,73±0,10/113,7	0,27±0,01/150,0
Контроль (вода)	51,0±6,00	3,95±0,10/100	0,18±0,01/100
Прототип*	70,0±4,08	3,56±0,10	0,25±0,01

Примечание: * данные по применению 20% раствора препарата для обработки листа граба обыкновенного на Украине.

Данные, приведенные в таблице 5.2.1, свидетельствуют, что 10–40% водный раствор препарата обуславливает значительное увеличение массы кокона и жизнеспособности гусениц по варианту 20% раствора препарата по сравнению с контролем и по сравнению с данными по его использованию на Украине при кормлении гусениц грибом обыкновенным [285].

Таким образом, применение запатентованного на Украине белково-витаминного препарата, полученного в результате совместного культивирования двух видов грибов, продуцентов, каратиноидов, витаминов и хитина, обеспечивает повышение резистентности насекомых к стрессовому воздействию неоптимального кормового растения, дает высокий уровень жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда на березе бородавчатой в Беларуси.

Препарат органического синтеза [286] содержит Mg, Co, P, поэтому мы проследили по литературным источникам [104] значение этих элементов в жизни насекомых. Магний необходим для роста личинок насекомых [104]. Этот элемент является важнейшим активатором окислительного фосфорилирования, необходимым при мышечном сокращении и для осуществления ряда ферментативных реакций в кишечнике. По данным Е.В. Кларка [287], в секретах клеток кишечного эпителия насекомых всегда содержится Ca и Mg.

Содержание магния в растительных тканях составляет около 0,2% сухой массы. Особенно много магния в молодых растущих листьях, в генеративных органах и запасующих тканях. Около 10,0–12,0% магния входит в состав хлорофилла. Магний является активатором ряда ферментных систем растений: РДФ-карбоксилазы, фосфокиназы, АТФ-аз, ферментов цикла Кребса, ДНК- и РНК-полимеразы.

Магний усиливает синтез эфирных масел, предотвращает окисление аскорбиновой кислоты.

Недостаток магния приводит к нарушению фосфорного, белкового и углеродного обменов [288]. Содержание магния в теле животных приблизительно 0,04% от сухой массы [289].

В организме животных магний тесно связан с кальцием и фосфором, он является активатором фосфатов и участвует в углеводном обмене [175].

При участии фосфора совершаются такие важнейшие биоорганические процессы, как фосфорилирование, образование фосфопротеидов, нуклеотидов, некоторых ферментов [174; 175]. О содержании фосфора в растениях известно, что оно колеблется в пределах от 0,2 до 1,2% сухой массы [288]. В телах животных количество фосфора достигает 1,0% сухой массы [289]. При недостатке фосфора у растений нарушаются процессы фотосинтеза и дыхания, усиливается распад сложных органических соединений [290].

При недостатке фосфора у животных снижаются плодовитость и темпы роста [289]. О роли фосфора в процессах питания насекомых сведений почти нет. Содержание макроэлементов Са, Mg, К и Р в листьях древесных пород и их роль в процессах питания и усвоения корма также практически не изучались.

Вопрос о содержании, локализации и значении микроэлементов в организме насекомых находится на начальной стадии изучения. Известно, что они входят в состав коферментов, ферментов, гормонов и витаминов. Но специфика их участия в обмене веществ у насекомых еще не выяснена. Так, имеются данные о накоплении тяжелых металлов у коллембол [179], о влиянии выбросов металлургических предприятий на процессы роста и развития фитофагов [180].

Кобальт необходим для синтеза витамина В₁₂. Он участвует в синтезе белков, аминокислот, повышает активность ферментов у растений. У животных участвует в процессах кроветворения [291; 292]. В отличие от меди кобальт плохо удерживается тканями животных, но избыток кобальта токсичен для растений и животных [289].

Поэтому применение минеральных добавок к пище полезных насекомых жизненно необходимо для предотвращения нарушений углеводно-жирового обмена. Предлагаемая минеральная добавка в виде препарата органического синтеза с общей формулой – $Mg_{1-x}Co_x(H_2PO_4)_2 \cdot 2H_2O$, полученная на Украине [104] и испытанная там же, на гусеницах I–II возрастов дубового шелкопряда при использовании в качестве кормового растения дуба черешчатого показала положительное влияние на репродуктивную способность этого насекомого.

Проделанная нами обработка данным препаратом листа березы и скармливание гусеницам I–II возрастов в концентрациях 0,01%, 0,1% и 1% водных растворов также показала хорошие результаты (таблица 5.2.2).

Таблица 5.2.2 – Показатели продуктивности дубового шелкопряда под влиянием минеральной добавки к листу березы бородавчатой

Вариант опыта	Масса куколки, г/%		Средняя масса одного яйца, мг	Фактическая плодовитость, шт./%
	самка	самец		
1% р-р препарата	6,70±0,01/115,5	5,06±0,01/120,2	8,8±0,15	322/128,9
0,1% р-р препарата	6,95±0,03/119,8	5,21±0,03/123,7	9,0±0,06	342,0/136,8
0,01% р-р препарата	6,61±0,02/114,0	4,78±0,05/113,5	8,7±0,05	312,1/124,8
Контроль (вода)	5,80±0,01/100	4,21±0,02/100	7,0±0,02	250,0/100
Прототип*	6,90±0,09	5,01±0,01	8,5±0,01	310,0

Примечание: * данные по применению 0,1% раствора в условиях Украины.

После завивки коконов с каждого варианта обработки корма отбирали и взвешивали куколок. Проведенный эксперимент свидетельствует, что обработка гусениц I–II возрастов 0,1% водным раствором препарата увеличивает массу куколок самок и самцов соответственно на 19,8% и 23,7% по сравнению с контролем (вода). Увеличение концентрации препарата до 1% не приводило к дальнейшему росту массы куколок. Таким образом, испытание в условиях Беларуси препарата органического синтеза показало такую же высокую эффективность в подъеме продуктивности дубового шелкопряда, как и в условиях Украины.

5.3 Оценка воздействия $KMnO_4$ на питание и развитие дубового шелкопряда

Марганец – важнейший биогенный элемент, он входит в состав ферментов, регулирующих процессы фотосинтеза, синтеза хлорофилла, витаминов. Марганец оказывает влияние на ход окислительно-восстановительных процессов, минеральный и углеводный обмена у растений и животных. Участвует в процессе кроветворения. Ионы марганца принимают непосредственное участие в биосинтезе нуклеиновых кислот и белков.

Марганец необходим для функционирования яичников и семенников, он способствует оттоку сахаров из листьев, регулирует поступление минеральных веществ в растение [18; 20; 21].

Для оценки воздействия раствора $KMnO_4$ различной концентрации были проведены кормоиспытательные выкормки гусениц дубового и непарного шелкопряда на протяжении не менее 4-х поколений, как того требует методика подобного рода исследований. Для оценки вариантов обработки корма биологически активным веществом наилучшим показателем считается жизнеспособность насекомого на личиночной стадии развития [229]. В соответствии с этим нами определялась жизнеспособность гусениц первого года кормоиспытательной выкормки в зависимости от вари-

антов обработки корма с целью выбора лучшего варианта. Результаты исследований приведены в таблице 5.3.1.

Таблица 5.3.1 – Жизнеспособность гусениц дубового шелкопряда в зависимости от варианта обработки корма раствором KMnO_4 , %

Концентрация, %	Варианты обработки корма раствором KMnO_4	
	ежедневно на протяжении всех возрастов	1 раз в каждом возрасте после линьки
0,001	66,4±1,10	64,5±1,72
0,01	71,3±1,65	63,7±1,64
0,1	78,6±1,31	67,8±1,51
1,0	73,1±1,15	64,0±1,33
контроль	61,5±1,6	62,9±1,05

Результаты опыта показали, что обработка корма листа березы один раз в каждом возрасте после линьки практически не оказывает влияния на организм дубового шелкопряда. Результаты второго варианта обработки корма – ежедневно на протяжении всех возрастов – дали лучшие показатели выживаемости. Такой вариант воздействия раствора KMnO_4 действительно оказывает стимулирующее влияние на организм гусениц, что выражается в росте их выживаемости по всем грациям концентрации раствора KMnO_4 . Анализ воздействия биостимулятора в данном варианте опыта в зависимости от концентрации раствора показал, что концентрация раствора KMnO_4 , равная 0,1%, наиболее оптимальна для обработки корма этим веществом, так как жизнеспособность гусениц дубового шелкопряда на 15,1% выше контрольного показателя.

Неплохие результаты дает и вариант обработки корма 1,0% раствором KMnO_4 . В дальнейшей работе мы использовали только вариант обработки корма ежедневно на протяжении всех возрастов. Многолетние испытания воздействия раствора KMnO_4 на организм дубового шелкопряда показали, что пища, обработанная водным раствором биостимулятора различной концентрации, усваивается лучше, чем без такой обработки. Об этом свидетельствуют данные по утилизации корма, суммированные в таблице 5.3.2.

Таблица 5.3.2 – Потребление и утилизация корма гусеницами шелкопрядов при его обработке раствором KMnO_4

Концентрация, %	Съедено корма, г сухой массы/экз.	Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, %
0,001	55,4±0,75	23,5±0,39	43,5±1,01
0,01	57,5±1,25	26,6±0,51	46,3±1,40
0,1	63,1±1,10	32,6±0,83	50,7±0,95
1,0	59,7±0,66	29,0±0,53	48,6±1,10
контроль	54,1±0,78	23,2±0,48	42,9±1,71

Из данных таблицы 5.3.2 следует, что количество потребленного корма достоверно увеличивается при вариантах обработки корма растворами KMnO_4 – 0,01%, 0,1%, 1,0% концентрации у гусениц дубового шелкопряда. Утилизация пищи достоверно повышается по отношению к контролю в вариантах обработки корма растворами KMnO_4 следующих концентраций – 0,01%, 0,1% и 1,0%.

Наблюдается зависимость утилизации пищи от концентрации раствора KMnO_4 . Так, наиболее эффективно усваивается лист березы, обработанный раствором KMnO_4 0,01% концентрации. Превышение этого варианта воздействия биостимулятора над контролем достигает 8,0%.

Сравнительный анализ продолжительности развития гусениц дубового шелкопряда под влиянием обработки корма растворами KMnO_4 различной концентрации показал, что при применении биостимулятора происходит сокращение периода выкармливания на 4 дня, в варианте опыта обработки корма 0,1% раствором KMnO_4 (таблица 5.3.3).

Таблица 5.3.3 – Физиологические показатели развития дубового и непарного шелкопрядов при обработке корма раствором KMnO_4

Концентрация, %	Продолжительность развития гусениц, сут.	Масса гусениц перед окукливанием, г	Фактическая плодовитость, шт.
0,001	58,3±0,46	13,20±0,25	179,2±2,38
0,01	57,7±1,05	14,33±0,53	196,8±4,33
0,1	55,1±0,81	16,35±0,42	216,6±3,41
1,0	56,5±0,54	14,50±0,35	205,5±2,01
контроль	60,2±0,85	12,81±0,51	169,3±2,17

Наблюдается также достоверное увеличение массы тела гусениц шелкопряда под воздействием раствора KMnO_4 – 0,01%, 0,1% и 1,0% концентраций, причём максимальный прирост массы характерен для гусениц, питавшихся кормом, обработанным раствором KMnO_4 0,1% концентрации (таблица 5.3.3). В процентном отношении, по сравнению с контролем, масса гусениц дубового шелкопряда возросла на 27,7%, что хорошо согласуется с данными о более успешном использовании корма на прирост массы (таблица 5.3.2).

Общий подъем жизнеспособности шелкопряда под воздействием биостимулятора – раствора KMnO_4 различной концентрации благотворно отразился на яйцепродукции. Согласно данным таблицы 5.3.2 плодовитость бабочек достоверно возрастает во всех вариантах опыта и достигает максимальных значений при варианте обработки корма – 0,1% раствором KMnO_4 .

Так, яйцепродукция дубового шелкопряда по отношению к контролю возрастает на 27,8% (в варианте опыта – 0,1% раствор KMnO_4). Это согла-

суется с общебиологической закономерностью корреляции увеличения плодовитости с увеличением массы тела гусениц [9].

Таким образом, марганец при увеличении дозы его поступления в организм шелкопряда вместе с кормом оказывает достоверное стимулирующее влияние, что выражается в подъеме жизнеспособности, потребления и усвоения пищи, увеличении массы тела и ускорении развития гусениц, возрастании плодовитости имаго. Полученные данные хорошо согласуются с данными о биогенной роли ионов марганца в организме. Марганец ускоряет ход окислительно-восстановительных процессов, участвует в минеральном и углеводном обмене, в биосинтезе нуклеиновых кислот и белков. Он необходим для функционирования яичников и семенников [175], поэтому он оказывает такое сильное стимулирующее воздействие на процессы роста, развития и размножения подопытных насекомых при введении в организм вместе с пищей тем путем, которым он попадает в организм и в природе.

Следовательно, испытания в условиях Беларуси антерина, фузалина, препарата органического синтеза и водного раствора $KMnO_4$ показали, что обработка листа березы бородавчатой этими веществами приводит к увеличению жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда в новых кормовых и климатических условиях на 20–30% по сравнению с контролем (вода).

5.4 Возможности использования хитина и хитозана дубового шелкопряда в качестве энтеросорбентов

Традиционно производство хитина и хитозана имеет своей сырьевой базой панцирь промысловых ракообразных. В основном хитин и хитозан производят из панциря дальневосточных крабов, и объемы этого производства ограничены объемами вылова. В связи с этим встает проблема поиска новых источников получения хитина и хитозана, одним из которых могут стать мелкие ракообразные (гаммариды и талетриды) и насекомые. Одомашненные и поддающиеся разведению насекомые в силу своего быстро воспроизводства могут обеспечить большую биомассу, содержащую хитин. К таким насекомым относятся тутовый шелкопряд, медоносная пчела и комнатная муха.

Мы предлагаем использовать китайского дубового шелкопряда в качестве нового источника хитина и хитозана. Куколки дубового шелкопряда в 5 раз крупнее куколок тутового шелкопряда, их хитиновый покров более плотный и прочный, так как куколка зимует в состоянии диапаузы. Бабочки дубового шелкопряда достигают в размахе крыльев 15–16 см по сравнению с тутовым – 5–6 см. Крылья и тело бабочек на 80–90% состоят из хи-

тина и могут служить, наряду с куколками, перспективным источником хитозана.

Культуру дубового шелкопряда более 30 лет разводят на кафедре зоологии Витебского государственного университета имени П.М. Машерова. Разработана технология продолжительного разведения моновольтиной породы дубового шелкопряда на березе повислой, березе пушистой, иве корзиночной, иве серой [293–295].

С использованием данной технологии проведена промышленная выкормка дубового шелкопряда и получено 320 кг коконов с каждого килограмма грены, т.е. возможно получение большого количества материала для производства хитозана.

Поэтому цель данной работы – предварительное исследование адсорбционной способности хитозана и его количественного содержания в куколках и экзuviaх дубового шелкопряда.

Данные о содержании (степень деацетилирования, %) хитозана в куколках дубового шелкопряда приведены в таблице 5.4.1.

Таблица 5.4.1 – Характеристика хитозана из куколок дубового шелкопряда

Цвет	Влага, %	Зола, %	Степень деацетилирования, %
Светло-коричневый	8–10	1–2	80–85

Из данных таблицы 5.4.1 следует, что хитозана в хитиновом покрове куколки от 80 до 85% от общей массы покрова. Это очень высокий показатель.

Таблица 5.4.2 – Адсорбционная активность хитина и хитозана из куколок и экзувиев дубового шелкопряда

Объект	Адсорбционная способность, мг/г		
	по метиленовому синему	по альбумину	
		относительно раствора сравнения	относительно водного извлечения
Хитин из экзувия	37,8±2,1	7,3±0,5	10,1±0,3
Хитин из куколок	16,3±3,8	16,7±1,5	14,6±1,6
Хитозан	19,6±2,2	20,6±1,6	18,8±1,2
Хитозан, после обесцвечивания	22,8±5,3	30,8±3,0	27,4±3,3

Согласно данным таблицы 5.4.2 адсорбционная способность хитозана после обесцвечивания как по метиленовому синему, так и по альбумину самая высокая по сравнению с хитином и необесцвеченным хитозаном, что свидетельствует о его перспективности в качестве адсорбента.

Известна низкая токсичность хитина и хитозана [296]. Изучение биологических свойств хитина и его производных показало эффективность его применения при лечении гастрита и язвенной болезни желудка. Также зафиксировано антикоагулянтное, противоопухолевое и ранозаживляющее действие препарата.

Уровень исследований токсико-гигиенических и функционально-технологических свойств хитозана на данном этапе достаточен для обоснования рекомендаций его использования как лечебно-профилактической (энтеросорбент, иммуномодулятор, радиопротектор, антисклеротический и антиартрозный фактор, регулятор кислотности желудочного сока) добавки к пище человека и полезных животных.

Учитывая ценность хитозана и его производных, предлагаемый нами источник получения хитозана из культуры китайского дубового шелкопряда для использования в качестве энтеросорбента весьма перспективен.

5.5 Особенности развития дубового шелкопряда под воздействием обработки корма белково-витаминным препаратом грибного происхождения

Нами были изучены закономерности влияния белково-витаминного препарата грибного происхождения на развитие, питание и продуктивность дубового шелкопряда в Беларуси.

В таблице 5.5.1 представлены биологические показатели березовой и ивовой кормовых линий после кормления их листьями, обработанными растворами разных концентраций белково-витаминного препарата, по сравнению с контролем. Установлено, что использование 20–30% водного раствора препарата увеличивало выживаемость гусениц по сравнению с контролем на 18,5% у березовой и на 14,2% у ивовой кормовых линий. Средние показатели массы гусениц березовой линии выросли соответственно в I и II возрастах на 8,7% и 20,4%, а ивовой – на 9,0% и 16,7% относительно контроля. Использование 40% водного раствора препарата привело к росту биологических показателей насекомых приблизительно на таком же уровне, как и при применении 20–30% растворов, однако это нецелесообразно в связи с увеличением затраты препарата. Длина гусеничного периода у представителей ивовой кормовой линии оказалась больше, чем березовой. Это связано с использованием в корм гусеницами дубового шелкопряда нетрадиционного кормового растения – ивы.

Однако обогащение ивовых листьев препаратом уменьшало длительность выкормки в среднем на 3–4 суток по сравнению с контролем. Благодаря дополнительному поступлению с кормом комплекса доступных и легкоусвояемых биологически активных веществ грибного препарата наблюдалось позитивное его влияние на продуктивность насекомых (таблица 5.5.2).

Здесь наиболее эффективной также оказалась 20–30% концентрация препарата. При этом оптимизировались рост и развитие гусениц, повышалась урожайность выкормок. Обработка корма гусениц исследованным препаратом способствовала существенному повышению массы кокона ивовой и березовой кормовых линий соответственно на 12,0% и 9,3%, массы куколок – на 10,9% и 9,3%, массы шелковой оболочки – на 21,6% и 44,9%. Особенно заметно увеличилась шелконосность коконов ивовой линии (на 2,6%).

Согласно данным таблицы 5.5.3 питание гусениц листом березы и ивы, обработанным белково-витаминным препаратом грибного происхождения, существенно влияло на кормовой рацион насекомых. Так, количество съеденного гусеницами березовой кормовой линии корма, начиная с III возраста, было в опыте меньше, чем в контроле, а усвоение использованного корма существенно возрастало.

Коэффициент утилизации корма во II, III, IV и V возрастах превышал аналогичный показатель в контроле соответственно на 13%, 22,5%, 30,1% и 9,5%. В то же время наблюдение за питанием гусениц ивовой кормовой линии засвидетельствовало, что кормовой рацион гусениц под воздействием препарата относительно контроля увеличился. Это объясняется высшей аттрактивной привлекательностью листьев ивы. В опытном варианте значительно улучшилась утилизация ивового корма относительно контроля.

Эффективность использования потребленного корма на прирост массы тела (ЭИП) в случае обработки корма исследованным препаратом увеличилась во II, III, IV и V возрастах соответственно на 19,5%, 19,0%, 25,9% и 9,7% у березовой кормовой линии и на 11,3%, 7,1%, 14,5% и 2,8% – у ивовой кормовой линии (таблица 5.5.4). Индекс усвоения корма (ЭИУ) у березовой и ивовой кормовых линий был почти одинаковым и превышал контрольный показатель. Это свидетельствует о стимулирующем влиянии белково-витаминного препарата на процессы питания гусениц как березой, так и ивой.

Таблица 5.5.1 – Влияние белково-витаминного препарата на биологические показатели дубового шелкопряда разных кормовых линий

Концентрация водного раствора препарата, %	Березовая кормовая линия				Ивовая кормовая линия			
	Выживаемость гусениц, %	Средняя масса гусениц в конце возраста, мг/% к контролю		Средняя длительность выкормки, суток	Выживаемость гусениц, %	Средняя масса гусениц в конце возраста, мг/% к контролю		Средняя длительность выкормки, суток
		I	II			I	II	
10	75,0±3,47	$\frac{32,40 \pm 1,20}{102,2}$	$\frac{118,54 \pm 5,26}{101,9}$	57,0±1,30	69,1±2,64	$\frac{24,00 \pm 1,50}{101,6}$	$\frac{109,00 \pm 4,50}{107,8}$	62,4±2,13
20	86,6±0,70	$\frac{32,40 \pm 1,20}{108,7}$	$\frac{141,12 \pm 4,61}{120,4}$	54,3±0,91	74,4±1,59	$\frac{25,50 \pm 0,92}{107,8}$	$\frac{118,00 \pm 4,90}{116,7}$	59,3±0,71
30	85,0±1,20	$\frac{32,17 \pm 1,27}{107,9}$	$\frac{139,61 \pm 5,54}{119,2}$	53,0±0,85	71,0±1,97	$\frac{26,00 \pm 1,90}{109,9}$	$\frac{117,00 \pm 4,80}{115,7}$	60,4±1,90
40	83,2±1,59	$\frac{30,78 \pm 1,03}{103,2}$	$\frac{122,77 \pm 3,01}{104,7}$	55,1±1,0	73,5±2,74	$\frac{26,90 \pm 2,0}{109,5}$	$\frac{117,50 \pm 5,0}{116,2}$	61,8±2,00
Контроль (вода)	68,1±4,68	$\frac{29,80 \pm 1,66}{100}$	$\frac{117,13 \pm 5,02}{100}$	58,5±1,90	60,29±2,97	$\frac{23,65 \pm 1,09}{100}$	$\frac{101,10 \pm 4,02}{100}$	63,6±2,36

Таблица 5.5.2 – Влияние белково-витаминного препарата на продуктивность дубового шелкопряда разных кормовых линий

Концентрация водного раствора препарата, %	Березовая кормовая линия				Ивовая кормовая линия			
	Средняя масса, мг/% к контролю			Шелконос- ность, %	Средняя масса, мг/% к контролю			Шелконос- ность, %
	кокона	куколки	оболочки		кокона	куколки	оболочки	
10	<u>5070</u> 107,0	<u>4519</u> 106,3	<u>551</u> 112,4	10,87	<u>4004</u> 101,1	<u>3640</u> 101,0	<u>364</u> 102,3	9,09
20	<u>5310</u> 112,0	<u>4714</u> 110,9	<u>596</u> 121,6	11,22	<u>4452</u> 112,4	<u>3936</u> 109,2	<u>516</u> 144,9	11,59
30	<u>5276</u> 111,3	<u>4688</u> 110,3	<u>588</u> 120,0	11,15	<u>4436</u> 112,0	<u>3940</u> 109,3	<u>496</u> 139,3	11,18
40	<u>5248</u> 110,7	<u>4666</u> 109,8	<u>582</u> 118,8	11,09	<u>4344</u> 109,7	<u>3862</u> 107,2	<u>482</u> 135,4	11,10
Контроль (вода)	<u>4740</u> 100	<u>4250</u> 100	<u>490</u> 100	10,34	<u>3960</u> 100	<u>3604</u> 100	<u>356</u> 100	8,98

Таблица 5.5.3 – Динамика индексов питания дубового шелкопряда разных кормовых линий под воздействием белково-витаминного препарата

Возраст гусениц	Березовая кормовая линия				Ивовая кормовая линия			
	кормовой рацион, г/экз.		усвоено корма, г сухой массы/экз.	коэффициент утилизации корма, %	кормовой рацион, г/экз.		усвоено корма, г сухой массы/экз.	коэффициент утилизации корма, %
	сырая масса	сухая масса			сырая масса	сухая масса		
20% раствор препарата на основе <i>Fusarium sambucinum</i> IMBF-100011 и <i>Mycelia sterilia (white)</i> IMBF-100614								
II	0,70±0,07	0,26±0,04	0,20±0,06	69,00±0,30	0,66±0,06	0,24±0,002	0,17±0,08	52,70±0,31
III	3,06±0,12	1,25±0,05	0,80±0,09	64,60±0,20	2,60±0,80	1,20±0,02	0,70±0,06	48,60±0,24
IV	10,00±0,16	4,00±0,10	2,60±0,08	65,20±0,21	9,00±0,15	3,50±0,19	2,16±0,10	40,50±0,20
V	38,10±0,22	15,20±0,12	6,00±0,12	39,00±0,12	34,70±0,20	16,0±0,13	5,90±0,12	32,20±0,16
Контроль (вода)								
II	0,60±0,80	0,22±0,04	0,14±0,08	56,00±0,30	0,52±0,01	0,23±0,02	0,10±0,01	54,00±0,80
III	3,25±0,10	1,39±0,06	0,70±0,06	42,10±0,20	2,00±0,70	1,00±0,05	0,65±0,07	40,00±0,20
IV	12,40±0,26	5,01±0,10	1,66±0,10	35,05±0,18	8,60±0,12	4,00±0,10	1,50±0,10	35,00±0,15
V	42,00±0,24	17,25±0,12	5,00±0,15	29,50±0,24	32,60±0,18	15,00±0,11	4,80±0,15	25,90±0,25

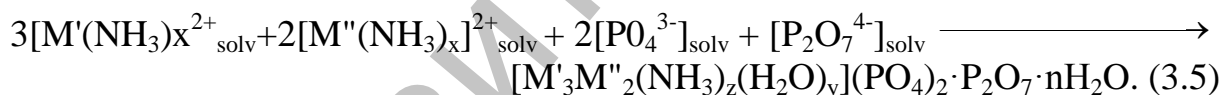
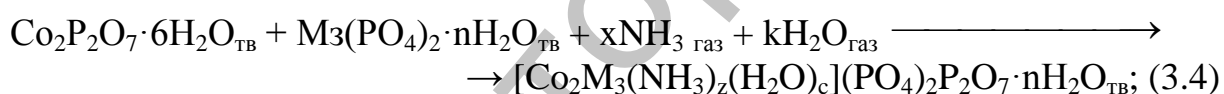
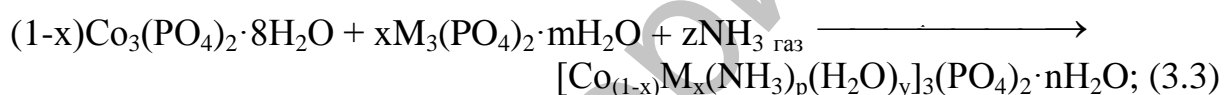
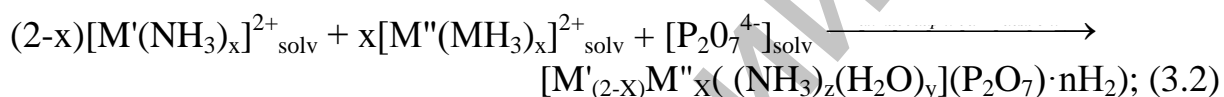
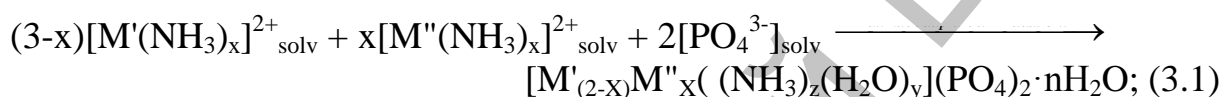
Таблица 5.5.4 – Эффективность использования корма на прирост массы гусениц разных кормовых линий, %

Возраст гусениц	Березовая кормовая линия		Ивовая кормовая линия	
	ЭИП	ЭИУ	ЭИП	ЭИУ
20% раствор препарата на основе <i>Fusarium sambucinum</i> IMBF-100011 и <i>Mycelia sterilia (wnite)</i> IMBF-100614				
II	46,58±0,14	66,80±0,20	38,20±0,20	63,90±0,30
III	43,00±0,26	67,00±0,30	30,10±0,12	60,91±0,40
IV	50,96±0,29	74,02±0,41	38,60±0,30	70,80±0,45
V	31,20±0,15	82,00±0,45	23,95±0,19	77,50±0,51
Контроль (вода)				
II	27,06±0,13	49,00±0,30	26,90±0,11	48,50±0,25
III	24,00±0,17	58,60±0,39	23,00±0,16	51,10±0,29
IV	25,06±0,11	69,66±0,32	24,15±0,10	65,10±0,32
V	21,90±0,10	74,05±0,60	21,10±0,90	70,10±0,52

**5.6 Влияние синтетических препаратов
дигидрофосфатаквоаминов меди и цинка, меди и никеля,
кобальта и цинка на рост, развитие, питание,
жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда**

5.6.1 Эффективность действия акваминофосфатов на биологические показатели дубового шелкопряда при воспитании на дубе черешчатом

Разработанные за последние годы способы получения аммиачных фосфатов переходных металлов в твердом состоянии базируются на реакциях синтеза двойных солей по составу катионов и солей, которые относятся к моно- и дифосфатам [4–7]:



По таким схемам выделено из водно-аммиачных растворов в твердом состоянии больше 30 двойных моно- и дифосфатов, которые идентифицированы как индивидуальные кристаллические соединения или как твердые растворы и аморфные вещества (таблица 5.6.1.1).

Таблица 5.6.1.1 – Состав синтезированных фосфатов

Реагенты для синтеза	Выделенные продукты индивидуального состава	Характеристики продуктов
$Zn_3(PO_4)_2 \cdot 4H_2O + Co_3(PO_4)_2 \cdot 8H_2O + NH_3$	$Zn_{3-x}Co_x(PO_4)_2 \cdot n(NH_3) \cdot m(H_2O)$	твердый раствор
$Ni_3(PO_4)_2 \cdot 8H_2O + Co_3(PO_4)_2 \cdot 8H_2O + NH_3$	$Ni_{3-x}Co_x(PO_4)_2 \cdot n(NH_3) \cdot m(H_2O)$	твердый раствор
$Zn_3(PO_4)_2 \cdot 4H_2O + Ni_3(PO_4)_2 \cdot 8H_2O + NH_3 \cdot H_2O$	$Ni_{3-x}Zn_x(PO_4)_2 \cdot n(NH_3) \cdot m(H_2O)$	аморфные соединения
$Zn_3(PO_4)_2 \cdot 4H_2O + Cu_3(PO_4)_2 \cdot 5H_2O + NH_3 \cdot H_2O$	$[Cu_{1.5}Zn_{1.5} \cdot nNH_3 \cdot mH_2O](PO_4)_2$	кристаллические соединения

$\text{Cu}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{Co}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 6\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3$	$\text{CuCoP}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 4\text{H}_2\text{O}; \text{Co}_{0,5}\text{Cu}_{1,5}\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	кристаллические соединения
$\text{Ni}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 6\text{H}_2\text{O} + \text{Co}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 6\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3$	$\text{CoNiP}_2\text{O}_7 \cdot \text{NH}_3 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	аморфное соединение
$\text{Ni}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 6\text{H}_2\text{O} + \text{Cu}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$	$\text{Ni}_x\text{Cu}_{(2-x)}\text{P}_2\text{O}_7 \cdot y\text{NH}_3 \cdot z\text{H}_2\text{O}$	твердый раствор
$\text{Ni}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 6\text{H}_2\text{O} + \text{Zn}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$	$\text{Ni}_{(2-x)}\text{Zn}_x\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot (2 \div 5)\text{H}_2\text{O}$	аморфные соединения
$\text{Cu}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{Zn}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$	$\text{Cu}_x\text{Zn}_{(2-x)}\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot (2-3)\text{H}_2\text{O}$	твердый раствор
$\text{Zn}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{Co}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 6\text{H}_2\text{O} \pm \text{NH}_3$	$\text{Co}_x\text{Zn}_{2-x}\text{P}_2\text{O}_7 \cdot n(\text{NH}_3) \cdot m(\text{H}_2\text{O})$	аморфные соединения
$\text{Zn}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O} + \text{Ni}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 6\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$	$\text{Ni}_x\text{Zn}_{5-x}(\text{PO}_4)_{1,3 \div 2,0}(\text{P}_2\text{O}_7)_{1,0 \div 1,5} \cdot n\text{NH}_3 \cdot m\text{H}_2\text{O}$	аморфные соединения
$\text{Zn}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O} + \text{Ni}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 6\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$	$\text{Ni}_{1,0}\text{Zn}_{4,0}(\text{PO}_4)_{2,7}(\text{P}_2\text{O}_7)_{0,5} \cdot 5,4\text{NH}_3 \cdot 5,6\text{H}_2\text{O}$	кристаллические соединения
$\text{Ni}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O} + \text{Ni}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 6\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3$	$\text{Ni}_{5-x}\text{Co}_x(\text{PO}_4)_y(\text{P}_2\text{O}_7)_z \cdot n(\text{NH}_3) \cdot m(\text{H}_2\text{O})$	твердый раствор
$\text{Co}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O} + \text{Zn}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3$	$\text{Co}_x\text{Zn}_{5-x}(\text{PO}_4)_y(\text{P}_2\text{O}_7)_z \cdot n(\text{NH}_3) \cdot m(\text{H}_2\text{O})$	твердый раствор
$\text{Cu}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{Zn}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$	$\text{Zn}_x\text{Cu}_y(\text{PO}_4)_z(\text{P}_2\text{O}_7)_{1,0} \cdot n(\text{NH}_3) \cdot m(\text{H}_2\text{O})$	аморфные соединения

Важным фактором в поддержании высокой продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда является обеспечение его сбалансированным питанием. Предыдущими исследованиями установлено, что степень утилизации некоторых макро- и микроэлементов корма гусеницами дубового шелкопряда зависит от вида и физиологического состояния кормового растения.

Лучше всего усваиваются макро- и микроэлементы, которые содержатся в листьях дуба обычного, хуже – элементы листьев граба, а максимальное усвоение гусеницами калия, кальция, фосфора, меди и марганца происходит при потреблении листьев всех кормовых растений суточной выдержки и закономерно уменьшается при увеличении сроков хранения корма [8–10]. Именно поэтому для обеспечения биологической полноценности рационов необходимо применять минеральные кормовые добавки, состав которых в значительной мере обуславливает продуктивность дубового шелкопряда.

По содержанию питательных компонентов выбранные для исследований акваминофосфаты (таблица 5.6.1.2) являются источником микроэлементов – меди, цинка, кобальта и никеля и макроэлементов фосфора и азота, которые каждый индивидуально или при определенном сочетании способны влиять на процессы деления клеток, кроветворения, синтеза нуклеиновых кислот (ДНК, РНК), формирования коллагеновых волокон, обмена липидов, стимулировать в целом рост биологических объектов.

Таблица 5.6.1.2 – Состав акваминофосфатов по содержанию элементов питания

Состав соединений для исследований	Содержание компонентов, % мас.						
	P ₂ O ₅	NH ₃	H ₂ O	CoO	CuO	ZnO	NiO
Cu _{1,0} Ni _{1,0} P ₂ O ₇ ·3NH ₃ ·4H ₂ O	33,7	12,2	17,7	–	20,0	–	16,4
Cu _{1,0} Zn _{1,0} P ₂ O ₇ ·3NH ₃ ·2,7H ₂ O	35,8	13,2	11,7	–	20,1	19,2	–
Zn _{2,5} Cu _{2,5} (PO ₄) _{1,67} (P ₂ O) _{1,25} ·5,0NH ₃ ·5,8H ₂ O	33,3	9,6	11,7	–	22,7	22,8	–
Zn _{2,5} Co _{2,5} (PO ₄) _{1,67} (P ₂ O) _{1,25} ·4,6NH ₃ ·10,3H ₂ O	31,1	8,3	19,4	19,7	–	21,4	–

Поэтому основной целью этой части исследований было изучение эффективности действия двух типов двойных акваминофосфатов (моно- и дифосфата) относительно повышения уровня жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда.

Результаты исследований, приведенные в таблице 5.6.1.3, свидетельствуют о том, что обработка грены путем ее опыливания акваминодифосфатами микроэлементов способствует повышению показателей оживления на 5,2–23,6% по сравнению с контролем.

Следует отметить, что максимальное оживление грены было зафиксировано при опыливании ее двойным дифосфатом меди(II)-цинка (CuZnP₂O₇·3NH₃·(2-3)H₂O), а выживание гусеницы было приблизительно на одном уровне во всех вариантах опыта.

Независимо от комбинации металлов в составе акваминофосфатов наблюдалось повышение показателя выживаемости гусениц на 24,8–39,5% относительно контроля, что может быть следствием действия дифосфатного аниона, который содержит макроэргические связи –P–O–P–. Кроме того, в опытных вариантах обнаружено улучшение качества коконного сырья – количество сортовых коконов превышало контроль на 19,8–30,3%, а средняя шелконосность – на 24,3–35,4%. Эти показатели имели тенденцию роста для акваминофосфатов, которые содержали в своем составе цинк.

Таблица 5.6.1.3 – Эффективность обработки грены дубового шелкопряда фосфатами

Варианты опыта	Оживление грены, %	Выживаемость гусениц, %	Количество сортовых коконов, %	Средняя шелконосность коконов, %
CuNiP ₂ O ₇ ·3NH ₃ ·4H ₂ O	$\frac{96,1}{117,1}$	$\frac{94,9}{121,8}$	$\frac{89,9}{119,8}$	$\frac{12,8}{124,3}$
Контроль	$\frac{82,0}{100}$	$\frac{76,0}{100}$	$\frac{75,0}{100}$	$\frac{10,3}{100}$
CuZnP ₂ O ₇ ·3NH ₃ ·2,7H ₂ O	$\frac{94,0}{123,6}$	$\frac{94,9}{139,5}$	$\frac{89,0}{127,1}$	$\frac{11,8}{125,5}$

Контроль	$\frac{76,0}{100}$	$\frac{68,0}{100}$	$\frac{70,0}{100}$	$\frac{9,4}{100}$
$Zn_{2,5}Co_{2,5}(PO_4)_{1,67}(P_2O_7)_{1,25} \cdot 4,6NH_3 \cdot 10,3H_2O$	$\frac{84,2}{105,2}$	$\frac{92,5}{137,6}$	$\frac{93,2}{130,3}$	$\frac{13,0}{135,4}$
Контроль	$\frac{80,0}{100}$	$\frac{67,2}{100}$	$\frac{71,5}{100}$	$\frac{9,6}{100}$

Примечание: в числителе – абсолютные показатели, в знаменателе – % относительно контроля.

Значительно улучшаются биологические показатели жизнедеятельности дубового шелкопряда при применении другого технологического приема – обработки корма для гусениц младших возрастов акваминофосфатами микроэлементов. В частности, использование для этой технологии выращивания шелкопряда $Zn_{2,5}Co_{2,5}(PO_4)_{1,67}(P_2O_7)_{1,25} \cdot 4,6NH_3 \cdot 10,3H_2O$; $CuZnP_2O_7 \cdot 3NH_3 \cdot 2,7H_2O$ и $CuNiP_2O_7 \cdot 3NH_3 \cdot 4H_2O$ (таблица 5.6.1.4) обеспечивает кроме роста выживаемости гусениц существенное повышение показателей, характеризующих развитие куколок и бабочек.

Самое существенное позитивное влияние на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда установлено при использовании средних доз фосфатов – 2 и 3 мг на 100 г листьев. В указанных дозах зафиксировано повышение выживаемости гусениц соответственно на 11,6% и 11,5% по сравнению с контролем. Масса куколок самок и самцов увеличилась на 18,0% и 19,8% относительно контроля. Значительно улучшилась репродуктивная функция дубового шелкопряда. Плодовитость самок при использовании оптимальных доз акваминофосфатов превышала контрольную на 27,1% и 32,1%.

Наивысшие биологические показатели дубового шелкопряда получены при использовании с кормом акваминофосфата меди и цинка.

Таблица 5.6.1.4 – Биологические показатели развития дубового шелкопряда при использовании корма с добавками акваминофосфатов

Варианты опыта	Доза добавки, мг/100 г корму	Выживаемость гусениц, %	Масса куколок, мг/% к контролю		Плодовитость самок, штук/% к контролю
			самки	самцы	
Корм + добавка акваминофосфата Cu-Ni	1,0	78,5	$\frac{7181}{115,8}$	$\frac{5682}{113,8}$	$\frac{361}{128,9}$
	2,0	82,0	$\frac{7290}{117,5}$	$\frac{5770}{115,6}$	$\frac{365}{130,3}$
	3,0	81,5	$\frac{7310}{117,9}$	$\frac{5800}{116,2}$	$\frac{362}{129,2}$
	4,0	80,6	$\frac{6980}{112,5}$	$\frac{5700}{114,2}$	$\frac{360}{128,5}$

Корм + добавка аквоамино- фосфата Cu-Zn	1,0	79,0	<u>6990</u> 112,7	<u>5420</u> 1085,6	<u>358</u> 127,8
	2,0	84,6	<u>7320</u> 118,0	<u>5980</u> 119,8	<u>368</u> 131,4
	3,0	83,8	<u>7250</u> 116,9	<u>5700</u> 114,2	<u>370</u> 132,1
	4,0	82,2	<u>6900</u> 111,2	<u>5200</u> 104,2	<u>352</u> 125,7
Корм + добавка аквоамино- фосфата Zn-Co	1,0	78,6	<u>6840</u> 110,3	<u>5340</u> 107,0	<u>350</u> 125,0
	2,0	84,0	<u>6950</u> 112,0	<u>5600</u> 112,2	<u>374</u> 133,5
	3,0	83,0	<u>6970</u> 112,4	<u>5700</u> 114,2	<u>370</u> 132,1
	4,0	80,5	<u>6890</u> 111,1	<u>5180</u> 103,8	<u>340</u> 121,4
Контроль	0	70,0	<u>6200</u> 100	<u>4980</u> 100	<u>280</u> 100

Таким образом, по результатам исследований установлено, что полученные фосфаты имеют высокую биологическую активность. Это очевидно обусловлено фунгицидными и бактерицидными свойствами препаратов, которые, возможно, способствуют обеззараживанию грены от патогенной и условнопатогенной микрофлоры, а также улучшают иммунобиологический потенциал насекомых.

Использование аквоаминофосфатов микроэлементов для обогащения корма способствует повышению уровня метаболизма у гусениц, что стимулирует их рост, развитие и репродуктивную функцию.

Согласно данным таблицы 5.6.1.5 питание гусениц листьями граба, обработанными фосфатаквоамином меди-цинка или меди-никеля существенно влияло на кормовой рацион насекомых. Количество съеденного гусеницами корма в опыте было меньше, чем в контроле, а усвоение использованного корма существенно возросло. Коэффициент утилизации корма во II, III, IV и V возрастах в варианте с использованием фосфатаквоамина меди-цинка превышал аналогичный показатель в контроле соответственно на 13,1%, 21,7%, 30,1% и 19,0%.

В то же время наблюдение за питанием гусениц кормом, обработанным азотсодержащими фосфатами, свидетельствовало, что количество усвоенного корма и коэффициент утилизации под воздействием фосфатаквоамина меди-цинка были несколько выше, чем при использовании микроэлементов меди-никеля. В опытном варианте значительно улучшилась утилизация корма относительно контроля.

Таблица 5.6.1.5 – Динамика индексов питания дубового шелкопряда под воздействием азотсодержащих фосфатов

Возраст гусениц	Фосфатаквоамин меди-цинка				Фосфатаквоамин меди-никеля			
	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации корма, %	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации корма, %
	Сырая масса	Сухая масса			Сырая масса	Сухая масса		
II	0,68±0,06	0,25±0,03	0,19±0,05	68,10±0,28	0,65±0,50	0,22±0,02	0,16±0,07	61,66±0,28
III	2,96±0,10	1,05±0,03	0,78±0,07	63,50±0,21	2,58±0,80	1,18±0,03	0,71±0,05	59,50±0,20
IV	9,80±0,15	3,90±0,90	2,50±0,06	64,10±0,18	9,00±0,20	3,45±0,18	2,00±0,09	62,10±0,26
V	37,60±0,20	15,10±0,12	6,10±0,13	48,00±0,10	32,60±0,18	15,00±0,12	5,96±0,12	40,50±0,22
Контроль (вода)								
II	0,58±0,78	0,20±0,03	0,13±0,07	55,00±2,50	0,51±0,01	0,20±0,02	0,12±0,01	50,00±0,15
III	3,15±0,90	1,37±0,05	0,71±0,05	41,80±0,18	2,90±0,07	1,00±0,05	0,66±0,06	45,00±0,20
IV	11,50±0,25	5,00±0,10	1,63±0,10	34,00±0,17	3,20±0,15	5,50±0,10	1,60±0,10	36,00±0,16
V	41,10±0,22	16,80±0,12	5,20±0,16	29,00±0,23	36,60±0,18	17,00±0,10	4,06±0,12	29,90±0,21

Эффективность использования потребленного корма на прирост массы тела (ЭИП) в опытных вариантах увеличилась во II, III, IV и V возрастах соответственно на 17,7%, 16,0%, 19,8% и 5,1% при обработке корма препаратом меди-цинка и на 13,1%, 14,1%, 16,1% и 2,0% – фосфатаквоамином меди-никеля (таблица 5.6.1.6).

Таблица 5.6.1.6 – Эффективность использования корма на прирост массы гусениц дубового шелкопряда под воздействием азотсодержащих фосфатов

Возраст гусениц	Фосфатаквоамин меди-цинка		Фосфатаквоамин меди-никеля	
	ЭИП	ЭИУ	ЭИП	ЭИУ
II	45,80±0,12	65,60±0,20	40,10±0,12	64,20±0,26
III	42,00±0,25	66,00±0,25	39,10±0,11	67,00±0,27
IV	49,80±0,27	72,80±0,40	47,60±0,28	71,00±0,31
V	30,10±0,16	81,60±0,42	30,00±0,18	79,50±0,50
Контроль (вода)				
II	28,09±0,13	58,00±0,25	27,01±0,12	49,50±0,20
III	26,01±0,17	61,00±0,29	25,00±0,15	55,00±0,29
IV	30,00±0,15	70,00±0,30	31,50±0,20	69,10±0,30
V	25,00±0,12	76,00±0,50	28,00±0,16	75,00±0,45

Индекс усвоения корма (ЭИУ) при использовании исследованных фосфатов был почти одинаковым и превышал контрольный показатель.

Полученные результаты свидетельствуют о стимулирующем влиянии аквоаминофосфатов меди-цинка и меди-никеля на процессы питания гусениц нетрадиционным кормом – грабом.

Следовательно, применение в качестве кормовой добавки азотсодержащих фосфатов меди-цинка, меди-никеля и цинка-кобальта положительно повлияло на работу пищеварительной системы гусениц. Повышение уровня усвоения и утилизации корма насекомыми коррелирует с ростом показателей жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда. Это дает перспективу использования исследованных веществ нового поколения в качестве минеральных кормовых добавок при выращивании полезных насекомых.

5.6.2 Эффективность действия аквоаминофосфатов на биологические показатели дубового шелкопряда при воспитании на березе бородавчатой

Результаты исследований, приведенные в таблице 5.6.2.1, свидетельствуют о том, что обработка грены путем ее опыливания аквоаминодифосфатами микроэлементов способствует повышению показателей оживления на 5–18% по сравнению с контролем.

Максимальное оживление грены было зафиксировано при опыливания ее двойным дифосфатом меди(II)-цинка ($\text{CuZnP}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot (2-3)\text{H}_2\text{O}$), а выживание гусениц было приблизительно на одном уровне во всех вариантах опыта.

Наблюдалось повышение выживаемости гусениц на 26% относительно контроля. В опытных вариантах обнаружено улучшение качества коконного сырья – количество сортовых коконов превышало контроль на 27,0–30,0%, а средняя шелконосность – на 24,3–35,4%.

Полученные данные свидетельствуют о том, что обработка грены путем ее опыливания $\text{Cu}_{1,0}\text{Ni}_{1,0}\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ способствует повышению показателей оживления на 4,2–21,5% по сравнению с контролем (таблица 5.6.2.1).

Наблюдалось повышение показателя выживаемости гусениц на 23,5–32,5% относительно контроля. Кроме того, в опытном варианте обнаружено улучшение качества коконного сырья – количество сортовых коконов превышало контроль на 19,8–30,3%, а средняя шелконосность – на 25–30%. Эти показатели имеют тенденцию уменьшения для данного препарата по сравнению с акваминофосфатами, которые содержали в своем составе цинк.

Данные, приведенные в таблице 5.6.2.1, свидетельствуют о том, что обработка грены путем ее опыливания $\text{Zn}_{2,5}\text{Co}_{2,5}(\text{PO}_4)_{1,67}(\text{P}_2\text{O}_7)_{1,25} \cdot 4,6\text{NH}_3 \cdot 10,3\text{H}_2\text{O}$ способствует повышению показателей оживления на 5,8% по сравнению с контролем.

Таблица 5.6.2.1 – Эффективность обработки грены дубового шелкопряда акваминофосфатами

Варианты опыта	Оживление грены, %	Выживаемость гусениц, %	Количество сортовых коконов, %	Средняя шелконосность коконов, %
$\text{CuZnP}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 2,7\text{H}_2\text{O}$	$\frac{94,0}{123,6}$	$\frac{94,9}{139,5}$	$\frac{89,0}{127,1}$	$\frac{11,8}{125,5}$
Контроль	$\frac{76,0}{100}$	$\frac{68,0}{100}$	$\frac{70,0}{100}$	$\frac{9,4}{100}$
$\text{Zn}_{2,5}\text{Cu}_{2,5}(\text{PO}_4)_{1,67}(\text{P}_2\text{O}_7)_{1,25} \cdot 5,0\text{NH}_3 \cdot 5,8\text{H}_2\text{O}$	$\frac{84,8}{105,2}$	$\frac{92,5}{137,6}$	$\frac{93,2}{130,3}$	$\frac{13,0}{135,4}$
Контроль	$\frac{80,0}{100}$	$\frac{70,2}{100}$	$\frac{70,5}{100}$	$\frac{9,6}{100}$
$\text{Cu}_{1,0}\text{Ni}_{1,0}\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	$\frac{84,8}{105,2}$	$\frac{92,5}{137,6}$	$\frac{93,2}{130,3}$	$\frac{13,0}{135,4}$
Контроль	$\frac{80,0}{100}$	$\frac{70,2}{100}$	$\frac{70,5}{100}$	$\frac{9,6}{100}$
$\text{Zn}_{2,5}\text{Co}_{2,5}(\text{PO}_4)_{1,67}(\text{P}_2\text{O}_7)_{1,25} \cdot 4,6\text{NH}_3 \cdot 10,3\text{H}_2\text{O}$	$\frac{85,8}{105,2}$	$\frac{90,3}{135,5}$	$\frac{90,2}{128,4}$	$\frac{12,0}{133,0}$
Контроль	$\frac{80,0}{100}$	$\frac{70,2}{100}$	$\frac{70,5}{100}$	$\frac{9,6}{100}$

Примечание: в числителе – абсолютные показатели, в знаменателе – % относительно контроля.

Наблюдалось повышение показателя выживаемости гусениц на 22,5% относительно контроля, количество сортовых коконов превышало контроль на 30,3%, а средняя шелконосность – на 35,4% при использовании акваминофосфата Zn-Co. Эти показатели имеют тенденцию уменьшения для данного препарата по сравнению с акваминофосфатами, которые содержали в своем составе цинк.

Значительно улучшаются биологические показатели жизнедеятельности дубового шелкопряда при применении другого технологического приема – обработки корма для гусениц младших возрастов акваминофосфатами микроэлементов. В частности, использование для этой технологии выращивания шелкопряда $\text{CuZnP}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 2,7\text{H}_2\text{O}$ обеспечивает кроме роста выживаемости гусениц существенное повышение показателей, характеризующих развитие куколок и бабочек (таблица 5.6.2.2).

Самое существенное позитивное влияние на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда установлено при использовании средних доз фосфатов – 2 и 3 мг на 100 г листьев. В указанных дозах зафиксировано повышение выживаемости гусениц соответственно на 11,6% и 11,5% по сравнению с контролем. Масса куколок самок и самцов увеличилась на 18,0% и 19,8% относительно контроля. Значительно улучшилась репродуктивная функция дубового шелкопряда. Плодовитость самок при использовании оптимальных доз акваминофосфатов превышала контрольную на 110–140 яиц.

Таблица 5.6.2.2 – Биологические показатели развития дубового шелкопряда при использовании корма с добавками акваминофосфатов

Варианты опыта	Доза добавки, мг/100 г корма	Выживаемость гусениц, %	Масса куколок, мг/% к контролю		Плодовитость самок, штук/% к контролю
			самки	самцы	
Корм + добавка акваминофосфата Cu-Zn	1,0	79,0	<u>690</u> 112,7	<u>542</u> 1085,6	<u>258</u> 127,8
	2,0	84,6	<u>732</u> 118,0	<u>598</u> 119,8	<u>368</u> 131,4
	3,0	83,8	<u>725</u> 116,9	<u>570</u> 114,2	<u>20</u> 132,1
	4,0	82,2	<u>690</u> 111,2	<u>520</u> 104,2	<u>252</u> 125,7
Контроль	0	70,0	<u>620</u> 100	<u>498</u> 100	<u>180</u> 100
Корм + добавка акваминофосфата Cu-Ni	1,0	79,0	<u>690</u> 112,7	<u>542</u> 1085,6	<u>258</u> 127,8
	2,0	84,6	<u>732</u> 118,0	<u>598</u> 119,8	<u>368</u> 131,4
	3,0	83,8	<u>725</u> 116,9	<u>570</u> 114,2	<u>360</u> 132,1

	4,0	82,2	$\frac{6900}{111,2}$	$\frac{5200}{104,2}$	$\frac{252}{125,7}$
Контроль	0	70,0	$\frac{6200}{100}$	$\frac{4980}{100}$	$\frac{180}{100}$
Корм + добавка аквоамино- фосфата Ni-Co	1,0	77,0	$\frac{6930}{112,7}$	$\frac{5420}{1085,6}$	$\frac{218}{127,8}$
	2,0	82,5	$\frac{7520}{118,0}$	$\frac{5980}{119,8}$	$\frac{235,8}{131,4}$
	3,0	83,8	$\frac{7850}{116,9}$	$\frac{5700}{114,2}$	$\frac{247,8}{132,1}$
	4,0	82,2	$\frac{6900}{111,2}$	$\frac{5200}{104,2}$	$\frac{222}{125,7}$
Контроль	0	70,0	$\frac{6240}{100}$	$\frac{4980}{100}$	$\frac{180}{100}$

Наивысшие биологические показатели дубового шелкопряда получены при использовании с кормом аквоаминофосфата меди и цинка.

Улучшаются биологические показатели жизнедеятельности дубового шелкопряда при обработке корма для гусениц младших возрастов. Использование $\text{Cu}_{1,0}\text{Ni}_{1,0}\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ обеспечивает кроме роста выживаемости гусениц существенное повышение показателей, характеризующих развитие куколок и бабочек (таблица 5.6.2.2).

Улучшаются биологические показатели жизнедеятельности дубового шелкопряда при обработке корма для гусениц младших возрастов $\text{Zn}_{2,5}\text{Co}_{2,5}(\text{PO}_4)_{1,67}(\text{P}_2\text{O}_7)_{1,25} \cdot 4,6\text{NH}_3 \cdot 10,3\text{H}_2\text{O}$.

Таким образом, по результатам исследований установлено, что полученные фосфаты имеют высокую биологическую активность. Это, очевидно, обусловлено фунгицидными и бактерицидными свойствами препаратов, которые, возможно, способствуют обеззараживанию грены от патогенной и условнопатогенной микрофлоры, а также улучшают иммунобиологический потенциал насекомых.

Таблица 5.6.2.3 – Динамика индексов питания дубового шелкопряда под воздействием азотсодержащих фосфатов

Возраст гусениц	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации корма, %
	Сырая масса	Сухая масса		
Фосфатаквоамин меди-цинк				
II	0,68±0,06	0,25±0,03	0,19±0,05	68,10±0,28
III	2,96±0,10	1,05±0,03	0,78±0,07	63,50±0,21
IV	9,80±0,15	3,90±0,90	2,50±0,06	64,10±0,18
V	37,60±0,20	15,10±0,12	6,10±0,13	48,00±0,10
Контроль (вода)				
II	0,58±0,78	0,20±0,03	0,13±0,07	55,00±2,50

III	3,15±0,90	1,37±0,05	0,71±0,05	41,80±0,18
IV	11,50±0,25	5,00±0,10	1,63±0,10	34,00±0,17
V	41,10±0,22	16,80±0,12	5,20±0,16	29,00±0,23
Фосфатаквоамин меди-никеля				
II	0,68±0,06	0,25±0,03	0,19±0,05	68,10±0,28
III	2,96±0,10	1,05±0,03	0,78±0,07	63,50±0,21
IV	9,80±0,15	3,90±0,90	2,50±0,06	64,10±0,18
V	37,60±0,20	15,10±0,12	6,10±0,13	48,00±0,10
Контроль (вода)				
II	0,58±0,78	0,20±0,03	0,13±0,07	55,00±2,50
III	3,15±0,90	1,37±0,05	0,71±0,05	41,80±0,18
IV	11,50±0,25	5,00±0,10	1,63±0,10	34,00±0,17
V	41,10±0,22	16,80±0,12	5,20±0,16	29,00±0,23
Фосфатаквоамин цинка-кобальта				
II	0,68±0,06	0,25±0,03	0,19±0,05	68,10±0,28
III	2,96±0,10	1,05±0,03	0,78±0,07	63,50±0,21
IV	9,80±0,15	3,90±0,90	2,50±0,06	64,10±0,18
V	37,60±0,20	15,10±0,12	6,10±0,13	48,00±0,10
Контроль (вода)				
II	0,58±0,78	0,20±0,03	0,13±0,07	55,00±2,50
III	3,15±0,90	1,37±0,05	0,71±0,05	41,80±0,18
IV	11,50±0,25	5,00±0,10	1,63±0,10	34,00±0,17
V	41,10±0,22	16,80±0,12	5,20±0,16	29,00±0,23

Использование аквоаминофосфатов микроэлементов для обогащения корма способствует повышению уровня метаболизма у гусениц, что стимулирует их рост, развитие и репродуктивную функцию.

Согласно данным таблицы 5.6.2.3 питание гусениц листьями березы, обработанными фосфатаквоамином меди-цинка, существенно влияло на кормовой рацион насекомых. Количество съеденного гусеницами корма в опыте было меньше, чем в контроле, а усвоение использованного корма существенно возросло. Коэффициент утилизации корма во II, III, IV и V возрастах в варианте с использованием фосфатаквоамин меди-цинка превышал аналогичный показатель в контроле соответственно на 13,1%, 21,7%, 30,1% и 19,0%.

Эффективность использования потребленного корма на прирост массы тела (ЭИП) в опытных вариантах увеличилась во II, III, IV и V возрастах соответственно на 17,7%, 16,0%, 19,8% и 5,1% при обработке корма препаратом меди-цинка.

Коэффициент утилизации корма во II, III, IV и V возрастах в варианте с использованием фосфатаквоамин меди-никеля превышал аналогичный показатель в контроле соответственно на 12,7%, 20,3%, 28,4,1% и 18,0%.

Эффективность использования потребленного корма на прирост массы тела (ЭИП) в опытных вариантах увеличилась во II, III, IV и V возрастах соответственно на 16,6%, 15,0%, 18,7% и 5,0% при обработке корма препаратом меди-никеля (таблица 5.6.2.4). Индекс усвоения корма (ЭИУ) при использовании исследованного фосфата превышал контрольный показатель.

Таблица 5.6.2.4 – Эффективность использования корма на прирост массы гусеницами дубового шелкопряда под воздействием азотсодержащих фосфатов

Возраст гусениц	Фосфатаквоамин меди-цинка		Фосфатаквоамин меди-никеля	
	ЭИП	ЭИУ	ЭИП	ЭИУ
II	45,80±0,12	65,60±0,20	40,10±0,12	64,20±0,26
III	42,00±0,25	66,00±0,25	39,10±0,11	67,00±0,27
IV	49,80±0,27	72,80±0,40	47,60±0,28	71,00±0,31
V	30,10±0,16	81,60±0,42	30,00±0,18	79,50±0,50
Контроль (вода)				
II	28,09±0,13	58,00±0,25	27,01±0,12	49,50±0,20
III	26,01±0,17	61,00±0,29	25,00±0,15	55,00±0,29
IV	30,00±0,15	70,00±0,30	31,50±0,20	69,10±0,30
V	25,00±0,12	76,00±0,50	28,00±0,16	75,00±0,45

Коэффициент утилизации корма во II, III, IV и V возрастах в варианте с использованием фосфатаквоамин цинка-кобальта превышал аналогичный показатель в контроле соответственно на 13,0%, 20,5%, 20,0% и 19,0%.

Эффективность использования потребленного корма на прирост массы тела (ЭИП) в опытных вариантах увеличилась во II, III, IV и V возрастах соответственно на 17,1%, 14,0%, 3,9% и 2,0% при обработке корма препаратом Zn-Co.

Полученные результаты свидетельствуют о стимулирующем влиянии аквоаминофосфата меди-цинка на процессы питания гусениц нетрадиционным кормом – березой бородавчатой.

Следовательно, применение в качестве кормовой добавки азотсодержащих фосфатов меди-цинка и меди-никеля положительно повлияло на работу пищеварительной системы гусениц. Повышение уровня утилизации корма насекомыми коррелирует с ростом показателей жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда. Это дает перспективу использования исследованных веществ нового поколения в качестве минеральных кормовых добавок при выращивании полезных насекомых.

5.6.3 Эффективность действия акваминофосфатов на биологические показатели дубового шелкопряда при воспитании на иве корзиной

Анализ данных таблицы 5.6.3.1 показал, что обработка грены акваминофосфатами увеличивает процент оживления грены, выживаемость гусениц, количество сортовых коконов и шелконосность коконов по сравнению с контролем соответственно в среднем на 18,0%, 15,0%, 10,2% и 14,25%.

Наилучший результат получен при обработке грены акваминофосфатом Cu-Zn. Оживление грены превышает контроль на 20%, выживаемость гусениц на 19%, количество сортовых коконов на 13%, средняя шелконосность коконов повышается на 23%. То есть при выкармливании гусениц на иве наблюдается та же закономерность воздействия акваминофосфатов, что при выкармливании гусениц на дубе и березе в данном опыте.

При обработке корма для гусениц младших возрастов акваминофосфатами микроэлементов также увеличивается выживаемость гусениц в среднем на 14%, масса куколок самок и самцов соответственно на 10,6% и 11,3% (таблица 5.6.3.2). Плодовитость самок при использовании оптимальных доз акваминофосфатов превышала контроль в среднем на 11,3%. Применение акваминофосфата Cu-Zn так же, как и на других кормовых растениях, дает несколько более высокие показатели жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда (таблица 5.6.3.2).

Таблица 5.6.3.1 – Эффективность обработки грены дубового шелкопряда акваминофосфатами

Варианты опыта	Оживление грены, %	Выживаемость гусениц, %	Количество сортовых коконов, %	Средняя шелконосность коконов, %
$\text{CuZnP}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 2,7\text{H}_2\text{O}$	$\frac{84,0}{120,0}$	$\frac{75,0}{119,8}$	$\frac{80,0}{113,0}$	$\frac{10,5}{123,4}$
Контроль	$\frac{70,0}{100}$	$\frac{63,0}{100}$	$\frac{70,0}{100}$	$\frac{8,5}{100}$
$\text{Zn}_{2,5}\text{Cu}_{2,5}(\text{PO}_4)_{1,67}(\text{P}_2\text{O}_7)_{1,25} \cdot 5,0\text{NH}_3 \cdot 5,8\text{H}_2\text{O}$	$\frac{80,8}{116,0}$	$\frac{72,9}{114,0}$	$\frac{76,2}{109,0}$	$\frac{9,6}{113,0}$
Контроль	$\frac{70,0}{100}$	$\frac{64,0}{100}$	$\frac{70,0}{100}$	$\frac{8,5}{100}$
$\text{Cu}_{1,0}\text{Ni}_{1,0}\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 3\text{NH}_3 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	$\frac{81,7}{117,0}$	$\frac{73,5}{115,0}$	$\frac{76,0}{110,1}$	$\frac{9,4}{109,0}$
Контроль	$\frac{70,0}{100}$	$\frac{64,0}{100}$	$\frac{69,0}{100}$	$\frac{8,6}{100}$
$\text{Zn}_{2,5}\text{Co}_{2,5}(\text{PO}_4)_{1,67}(\text{P}_2\text{O}_7)_{1,25} \cdot 4,6\text{NH}_3 \cdot 10,3\text{H}_2\text{O}$	$\frac{82,9}{119,0}$	$\frac{71,5}{111,7}$	$\frac{75,0}{109,0}$	$\frac{9,4}{111,9}$
Контроль	$\frac{72,0}{100}$	$\frac{64,0}{100}$	$\frac{68,5}{100}$	$\frac{8,4}{100}$

Примечание: в числителе – абсолютные показатели, в знаменателе – % относительно контроля.

Таблица 5.6.3.2 – Биологические показатели развития дубового шелкопряда при использовании корма с добавками аквоаминофосфатов

Варианты опыта	Доза добавки, мг/100 г корма	Выживаемость гусениц, %	Масса куколок, мг/% к контролю		Плодовитость самок, штук/% к контролю
			самки	самцы	
Корм + добавка аквоаминофосфата Cu-Zn	3,0	78,5	$\frac{5800}{111,9}$	$\frac{4750}{111,7}$	$\frac{190}{115,0}$
Контроль	0	63,0	$\frac{5180}{100}$	$\frac{4250}{100}$	$\frac{165}{100}$
Корм + добавка аквоаминофосфата Cu-Ni	3,0	76,5	$\frac{5750}{112,7}$	$\frac{4600}{109,5}$	$\frac{180}{109,0}$
Контроль	0	63,0	$\frac{5100}{100}$	$\frac{4200}{100}$	$\frac{167}{100}$
Корм + добавка аквоаминофосфата Zn-Co	3,0	74,3	$\frac{5500}{107,0}$	$\frac{4700}{111,9}$	$\frac{182}{110,3}$
Контроль	0	63,5	$\frac{5150}{100}$	$\frac{4200}{100}$	$\frac{165}{100}$

Согласно данным таблицы 5.6.3.3 питание гусениц листьями ивы корзиночной, обработанными аквоаминофосфатами микроэлементов, существенно влияло на кормовой рацион насекомых. Количество съеденного гусеницами корма в опыте было меньше, чем в контроле, а усвоение использованного корма существенно возросло. В варианте опыта с аквоаминофосфатом Cu-Zn коэффициент утилизации пищи превышает контроль гусениц V возраста на 14,1%. В варианте опыта с аквоаминофосфатом Cu-Ni – на 13,7%. В варианте опыта с аквоаминофосфатом Zn-Co – на 7,7%.

Таблица 5.6.3.3 – Динамика индексов питания дубового шелкопряда под воздействием азотсодержащих фосфатов

Возраст гусениц	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации корма, %
	Сырая масса	Сухая масса		
Фосфатаквоамин меди-цинк				
II	0,76±0,05	0,36±0,03	0,20±0,05	55,50±0,41
III	3,20±0,10	1,55±0,03	0,80±0,03	51,30±0,52
IV	10,75±0,10	4,41±0,04	2,54±0,06	57,80±0,36
V	46,65±0,91	16,10±0,15	7,15±0,15	44,30±0,12
Контроль (вода)				
II	0,56±0,38	0,21±0,01	0,11±0,05	52,68±1,51
III	3,20±0,70	1,41±0,05	0,62±0,04	44,00±0,80
IV	11,45±0,25	5,12±0,12	1,60±0,15	31,00±0,25

V	40,71±0,33	16,68±0,12	5,05±0,16	30,20±0,46
Фосфатаквоамин меди-никеля				
II	0,72±0,06	0,25±0,01	0,15±0,01	60,00±0,55
III	3,10±0,11	1,35±0,03	0,65±0,05	50,00±0,75
IV	10,61±0,15	3,89±0,70	2,15±0,07	55,50±0,95
V	45,85±0,20	15,90±0,10	6,80±0,15	42,80±0,36
Контроль (вода)				
II	0,58±0,78	0,22±0,03	0,13±0,07	55,00±2,50
III	3,15±0,75	1,37±0,05	0,71±0,05	41,80±0,18
IV	11,45±0,35	5,03±0,15	1,63±0,15	34,00±0,17
V	41,20±0,32	16,80±0,17	5,20±0,16	29,10±0,23
Фосфатаквоамин цинка-кобальта				
II	0,78±0,03	0,30±0,01	0,17±0,01	56,90±0,28
III	3,30±0,01	1,45±0,05	0,75±0,04	51,70±0,21
IV	11,10±0,01	4,52±0,03	2,48±0,25	55,00±0,18
V	46,70±0,82	16,20±0,45	7,10±0,45	43,90±0,20
Контроль (вода)				
II	0,60±0,53	0,25±0,05	0,13±0,01	52,00±0,90
III	3,60±0,35	1,44±0,07	0,62±0,03	43,05±0,26
IV	12,10±0,43	15,58±0,06	1,93±0,07	34,61±0,78
V	42,15±0,74	17,10±0,26	6,20±0,13	36,20±0,30

Таким образом, самые высокие показатели усвоения корма характерны для варианта опыта с аквоаминофосфатом Cu-Zn, что согласуется с более высокими значениями других биологических показателей развития дубового шелкопряда при использовании данного аквоаминофосфата. Но в целом следует констатировать, что все использованные в опытах аквоаминофосфаты приводят к увеличению жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда на всех изученных кормовых растениях, различаясь лишь степенью биологической активности.

5.6.4 Влияние аквоаминофосфатов на биохимические показатели дубового шелкопряда

Аспартатаминотрансфераза – фермент синтеза аспарагиновой кислоты, который играет важную роль в обмене аминокислот, осуществляет связь через α -кетоглутаровую кислоту между белковым, углеводным и жировыми обменами. Чем выше активность аспартатаминотрансферазы, тем интенсивнее идут процессы обмена веществ в организме насекомого [297]. Следовательно, более высокий уровень активности аспартатаминотрансферазы у гусениц дубового шелкопряда при обработке корма аквоаминофосфатами указывает на более высокий уровень обмена веществ в организме, что согласуется с нашими данными об увеличении выживаемости,

плодовитости и количестве сортовых коконов по сравнению с контролем (таблица 5.6.4.1). Самая высокая активность аспартатаминотрансферазы наблюдается при кормлении гусениц листом дуба, самая низкая – ивы. Вид кормового растения оказывает влияние на уровень обмена веществ в организме дубового шелкопряда, но в целом акваминофосфаты микроэлементов усиливают обмен веществ у гусениц в среднем на 7,0Е/л (дуб), на –14,3Е/л (береза), на – 9,0Е/л (ива) относительно контроля.

Таким образом, общие значения активности аспартатаминотрансферазы на дубе самые высокие, но воздействие акваминофосфатов на нетрадиционные, менее благоприятные кормовые растения (береза, ива) приводит к большему подъему уровня обмена веществ по сравнению с оптимальным кормовым растением (дуб). Это делает применение акваминофосфатов при разведении дубового шелкопряда на березе и иве особенно актуальным.

Каталаза – важнейший окислительный фермент, отражающий уровень обмена веществ в организме и реагирующий на химический состав кормового растения. Уровень активности каталазы при обработке корма акваминофосфатами повышается на всех кормовых растениях относительно контроля: на дубе в среднем – на 0,2 mmol/l, на березе – на 0,13 mmol/l, на иве – на 0,06 mmol/l.

Таблица 5.6.4.1 – Биохимические показатели гомогената гусениц V возраста дубового шелкопряда под воздействием акваминофосфатов на разных кормовых растениях

Кормовое растение	Доза добавки, мг/100 г корма	Аспартатаминотрансфераза, ALT(GPT), Е/л	Каталаза, mmol/l	Амилаза, АМγL, Е/л
Дуб	Корм + добавка акваминофосфата Cu-Zn			
	3,0	80,43±2,53	1,21±0,07	90,71±3,45
	Контроль (вода)			
	0	70,23±5,50	0,80±0,06	70,25±4,17
	Корм + добавка акваминофосфата Cu-Ni			
	3,0	76,75±5,35	1,12±0,07	91,05±5,62
	Контроль (вода)			
	0	69,86±3,43	0,80±0,06	75,15±3,17
	Корм + добавка акваминофосфата Zn-Co			
	3,0	76,25±3,30	1,08±0,05	90,17±2,61
Береза	Контроль (вода)			
	0	70,35±2,82	0,80±0,06	75,14±2,25
	Корм + добавка акваминофосфата Cu-Zn			
	3,0	52,87±2,14	0,43±0,03	96,91±4,12
	Контроль (вода)			
0	37,55±5,25	0,28±0,05	89,48±4,15	
Корм + добавка акваминофосфата Cu-Ni				
3,0	50,20±3,23	0,39±0,03	90,27±3,44	

	Контроль (вода)				
	0	34,18±8,11	0,28±0,05	82,48±3,85	
	Корм + добавка акваминофосфата Zn-Co				
	3,0	51,55±3,12	0,36±0,03	86,44±2,62	
	Контроль (вода)				
	0	36,11±1,44	0,28±0,05	81,15±3,17	
	Ива	Корм + добавка акваминофосфата Cu-Zn			
		3,0	46,12±2,51	0,40±0,02	75,03±4,25
		Контроль (вода)			
		0	34,24±1,45	0,32±0,03	69,18±4,15
Корм + добавка акваминофосфата Cu-Ni					
3,0		41,51±1,65	0,37±0,01	74,86±2,13	
Контроль (вода)					
0		34,12±1,65	0,32±0,03	69,00±3,10	
Корм + добавка акваминофосфата Zn-Co					
3,0		42,87±2,14	0,37±0,01	73,91±4,25	
Контроль (вода)					
0	34,36±1,15	0,32±0,03	62,15±3,21		

Таким образом, на активность каталазы в организме дубового шелкопряда химический состав разных кормовых растений оказывает сильное ингибирующее влияние. Но стимулирующий эффект акваминофосфатов микроэлементов сохраняется на всех кормовых растениях согласно данным по этому биохимическому показателю.

Активность амилазы под влиянием акваминофосфатов микроэлементов в среднем на дубе повышается на 20,3Е/л, на березе – на 6,6Е/л, на иве – на 5,7Е/л по сравнению с контролем. Это свидетельствует о стимулирующем влиянии акваминофосфатов на процессы переваривания углеводов пищи, но лучше всего перевариваются углеводы листа дуба (таблица 5.6.4.1). Сравнительный анализ воздействия отдельных акваминофосфатов на биохимические показатели гомогената гусениц дубового шелкопряда показал, что самый сильный эффект, стимулирующий процессы жизнедеятельности насекомого, оказывает акваминофосфат Cu-Zn на всех кормовых растениях, что согласуется с полученными нами данными о более высоком уровне выживаемости гусениц, плодовитости имаго и шелконосности коконов при воздействии данного соединения по сравнению с другими акваминофосфатами.

Таким образом, увеличение активности ферментов аминотрансферазы, каталазы и амилазы под воздействием акваминофосфатов микроэлементов свидетельствует о подъеме уровня обмена веществ в организме дубового шелкопряда и, следовательно, подъеме его жизнеспособности и продуктивности. Наиболее сильным стимулирующим эффектом, согласно значениям всех биологических и биохимических показателей, обладает акваминофосфат Cu-Zn.

5.7 Биологические показатели развития дубового шелкопряда под воздействием биопрепарата «Риверм»

Важным показателем состояния популяции многих чешуекрылых, свидетельствующим о благоприятных или неблагоприятных условиях существования, является продолжительность развития гусениц [9]. Проведенные исследования с дубовым шелкопрядом показали, что при питании гусениц листом, обработанным препаратом «Риверм», продолжительность гусеничной фазы сокращается на 5–6 суток по сравнению с контролем (таблица 5.7.1). Параллельно уменьшению продолжительности развития возрастает жизнеспособность гусениц на 10–15%, повышаются темпы роста насекомого, что является важным показателем состояния организма, а также показателем условий питания гусениц. Абсолютная масса опытных гусениц достоверно превышает контрольные показатели. Изучение удельной скорости роста гусениц как наиболее объективного показателя прироста зоомассы подтверждает выявленную закономерность. Использование листьев, обработанных препаратом «Риверм», не только сокращает сроки развития, повышает жизнеспособность гусениц и приводит к возрастанию их зоомассы, но и способствует также повышению плодовитости имаго, жизнеспособности яиц (таблица 5.7.1).

Ход процессов потребления, усвоения и использования пищи на рост насекомых отражают индексы питания: коэффициент утилизации корма (КУ), эффективность использования потребленного корма на рост (ЭИП), эффективность использования усвоенного корма на рост (ЭИУ). Утилизация пищи (КУ) и эффективность использования ее на рост имеют прямо пропорциональную зависимость: чем меньше усвоение пищи, тем хуже она используется на прирост массы [174]. Изменчивость коэффициента использования усвоенной пищи на рост массы (ЭИУ) в онтогенезе насекомых изучена еще весьма слабо.

Обработка срезанных ветвей препаратом «Риверм» улучшает питательную ценность такого корма за счет возрастания количества первичных метаболитов и элементов минерального питания, что стимулирует процессы усвоения и использования пищи на прирост массы. Об этом свидетельствуют значения индексов питания ЭИП и ЭИУ (таблица 5.7.2). Эффективность превращения пищи в собственную массу тела гусениц возрастает на 8–10% по сравнению с контролем как на березе, так и на дубе под воздействием обработки корма препаратом «Риверм».

Потребление корма, обработанного препаратом «Риверм», оказало влияние на качество коконов дубового шелкопряда. Так, в опыте на дубе масса коконов равна 6,55 г, контроль – 5,21 г; в опыте на березе – 6,83 г, контроль – 5,45 г. Шелконосность коконов в опыте выше на 7% по сравнению с контролем.

Таблица 5.7.1 – Влияние препарата «Риверм» на биологические показатели развития дубового шелкопряда

Растение	Сроки выдержки, сут.	Продолжительность развития гусениц, сут.	Жизнеспособность яиц, %	Жизнеспособность гусениц, %	Масса гусениц перед окукливанием, г	Масса куколки, г	Масса яиц, мг	Потенциальная плодовитость, шт.	Фактическая плодовитость, шт.
Береза	контроль	60,17±0,85	80,03±1,66	63,18±1,66	14,84±0,21	5,76±0,04	8,5±0,02	203,6±4,05	165,3±2,14
	опыт	54,13±0,71	90,37±1,17	78,25±2,48	17,65±0,42	8,05±0,09	8,3±0,01	232,3±4,33	207,83±5,15
Дуб	контроль	57,08±1,05	85,24±1,07	70,31±2,42	11,9±0,27	4,84±0,08	7,5±0,01	184,21±2,38	168,0±3,41
	опыт	51,18±1,17	96,1±1,52	85,38±1,54	14,63±0,15	6,54±0,02	7,5±0,02	212,49±1,78	185,24±3,15

Таблица 5.7.2 – Индексы питания гусениц дубового шелкопряда под воздействием препарата «Риверм»

Варианты опыта	Среднесуточный рацион, г/экз.		Период активного питания, сут.	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации % (КУ)	Эффективность использования на прирост массы, %	
	сырая масса	сухая масса		сырая масса	сухая масса			потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
Дуб									
контроль	1,1	0,43	42,5	46,7±0,19	18,3±0,03	7,5±0,01	40,8±1,1	31,0±0,8	60,2±0,6
опыт	1,3	0,52	37,1	49,2±0,15	19,5±0,1	11,1±0,01	56,9±0,5	37,1±0,17	68,0±0,4
Береза									
контроль	1,37	0,49	45,2	62,0±0,25	22,1±0,2	9,9±0,12	45,0±0,6	25,3±0,36	60,0±2,4
опыт	1,66	0,60	40,1	66,8±0,8	24,1±0,18	12,9±0,15	53,7±0,9	33,5±0,42	69,0±1,0

5.8. Определение жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда после обработки грены пыльцой дуба

Проведенные лабораторные исследования по обработке грены дубового шелкопряда натуральным экстрактом пыльцы дуба обнаружили его высокую эффективность влияния на показатели оживления грены, жизнеспособность и продуктивность полезных насекомых (таблица 5.8.1).

Данные, приведенные в таблице 5.8.1, свидетельствуют, что обработка грены 1%, 5% и 10% экстрактом пыльцы дуба увеличила оживление грены соответственно на 8,0%, 10,0% и 11,2% по сравнению с контролем.

Количество больных гусениц снизилось на 26,5% и было минимальным при использовании 5% экстракта пыльцы дуба.

Значительно улучшились биологические показатели шелкопряда. Так, средняя масса коконов-самок превышала контроль на 14,6% и на 24,5% – у самцов, масса шелковой оболочки – соответственно на 31,9% и 59,7%. Водный экстракт пыльцы дуба положительно повлиял на шелконосность коконов, она увеличилась на 2,1% у самцов и на 1,0% у самок по сравнению с контрольными вариантами. При использовании 1% и 10% экстрактов биологические показатели продуктивности насекомых значительно превышали контроль, но были несколько ниже варианта обработки грены 5% водным экстрактом пыльцы дуба.

Таблица 5.8.1 – Результаты изучения влияния экстракта пыльцы дуба на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда на березе

Показатель		Вариант опыта			
		1% экстракт пыльцы	5% экстракт пыльцы	10% экстракт пыльцы	Контроль
Оживление грены, %		89,0	91,0	92,2	81,0
Количество больных гусениц, %		3,2	2,0	4,1	28,5
Самки, мг/% к контролю	Масса кокона	<u>5215</u> 106,7	<u>5600</u> 114,6	<u>5311</u> 108,6	<u>4866</u> 100
	Масса куколки	<u>4869</u> 107,4	<u>5170</u> 114,0	<u>4932</u> 108,8	<u>4533</u> 100
	Масса оболочки	<u>370</u> 113,4	<u>430</u> 131,9	<u>378</u> 115,9	<u>326</u> 100
Шелконосность коконов-самок, %/% к контролю		<u>7,09</u> 106,3	<u>7,67</u> 115,0	<u>7,12</u> 106,7	<u>6,67</u> 100
Самцы, мг/% к контролю	Масса кокона	<u>4242</u> 109,7	<u>4811</u> 124,5	<u>4343</u> 112,3	<u>3864</u> 100
	Масса куколки	<u>3899</u> 108,7	<u>4367</u> 121,7	<u>3945</u> 110,0	<u>3586</u> 100
	Масса оболочки	<u>343</u> 123,3	<u>444</u> 159,7	<u>388</u> 139,5	<u>278</u> 100
Шелконосность коконов-самцов, %/% к контролю		<u>8,10</u> 112,7	<u>9,23</u> 128,37	<u>8,97</u> 24,8	<u>7,19</u> 100

Данные об особенностях развития дубового шелкопряда при обработке грены экстрактом пыльцы дуба приведены в таблице 5.8.2.

Таблица 5.8.2 – Показатели развития дубового шелкопряда при обработке грены экстрактом пыльцы дуба на березе

Показатели	Концентрация экстракта пыльцы дуба, %			Контроль
	1	5	10	
Продолжительность развития, сут.	60,3±1,4	58,5±2,18	55,1±3,1*	62,1±2,3*
Жизнеспособность гусениц, %	62,2±1,25	66,4±2,2	70,3±2,3*	63,2±2,8*
Масса гусениц перед окуклив., г	11,6±0,85	12,1±0,5	12,9±0,8*	11,3±0,47*
Фактическая плодовитость, шт.	172,3±9,1	178,6±10,4	188,2±10,3*	165,8±9,1*

Примечание: * достоверность различий при $p \leq 0,05$.

Обработка грены экстрактом пыльцы дуба разных концентраций не обнаружила никаких негативных изменений в организме гусениц и имаго. Выявлено стимулирующее действие экстракта на развитие дубового шелкопряда при концентрации экстракта 5%. Установлено, что экстракт пыльцы дуба приводит к увеличению жизнеспособности гусениц на 7%, массы гусениц на 1,6 г, плодовитости бабочек на 17% в вышеуказанном варианте по сравнению с контролем.

Таблица 5.8.3 – Показатели питания дубового шелкопряда при обработке грены экстрактом пыльцы дуба на березе

Индексы питания	Концентрация экстракта пыльцы дуба, %			Контроль
	1	5	10	
КУ, %	43,7±0,6	48,3±1,3	53,7±0,9*	45,0±0,6*
ЭИП, %	31,0±0,8	32,5±0,7	33,5±0,4*	25,3±0,4*
ЭИУ, %	64,1±1,5	65,1±0,8	69,0±1,0*	60,0±2,4*

Примечание: * достоверность различий при $p \leq 0,05$.

Анализ индексов питания, приведенных в таблице 5.8.3, показал, что процессы потребления и усвоения листа березы гусеницами дубового шелкопряда достоверно улучшаются под воздействием экстракта пыльцы дуба 5% концентрации. Коэффициент утилизации пищи (КУ) в этом варианте опыта возрос на 7,8%, эффективность усвоения потребленной пищи (ЭИП) – на 8%, а эффективность использования усвоенной пищи (ЭИУ) – на 9% по сравнению с контролем.

Таким образом, применение экстракта пыльцы дуба для обработки грены способствует повышению жизнеспособности гусениц, предопределяет их ускоренное развитие, повышает эффективность потребления и усвоения пищи и продуктивность дубового шелкопряда.

5.9 Влияние экстракта листа дуба на показатели развития и продуктивность дубового шелкопряда

На протяжении первых шести часов после выхода из грены гусеницы в наибольшем количестве концентрировались на ветках березы, обработанных экстрактом свежего листа дуба при его экстрагировании холодной водой. В этом же варианте насекомые первыми начали пробовать корм. Значительно меньше привлекали гусениц ветки березы, обработанные экстрактом свежего листа дуба при экстрагировании горячей водой и экстрактом сухого листа дуба при экстрагировании холодной водой. На протяжении первого возраста насекомые наиболее интенсивно съедали лист березы, обработанный экстрактом свежего листа дуба при его экстрагировании холодной водой. Менее интенсивно, приблизительно на уровне контроля, съедался корм в вариантах с экстрагированием свежего листа дуба горячей водой и сухого листа дуба холодной водой. Экстракт, полученный при обработке сухого дубового листа горячей водой, не обнаружил привлекательности или фагостимулирующего действия.

Установлено, что выращивание гусениц на срезанных ветвях березы и ивы, обработанных экстрактом свежего листа дуба, позитивно влияет на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда (таблица 5.9.1).

Максимальная жизнеспособность гусениц наблюдалась при использовании экстракта свежего листа дуба (холодная вода), она превышала контроль на 11% по ивовой и на 20% по березовой кормовым линиям. При обработке листа березы и ивы водными экстрактами листа дуба подопытные насекомые начинали питаться несколько раньше контрольных и усваивали корм более интенсивно по сравнению с контролем (таблица 5.9.2). Лист березы, обработанный экстрактом свежего листа дуба (холодная вода), наиболее эффективно переваривается, усваивается и используется на прирост массы, о чем свидетельствуют значения индексов питания. Так, коэффициент утилизации корма (КУ) возрастает в данном варианте опыта на 13%, эффективность использования потребленного корма на прирост массы (ЭИП) – на 10,5%, эффективность использования усвоенного корма на прирост массы – на 12,3% по сравнению с контролем.

Лист ивы, обработанный экстрактом свежего листа дуба (холодная вода), также гораздо эффективнее усваивается и используется на прирост массы гусениц по сравнению с другими вариантами опыта и контролем. Следовательно, процессы усвоения и использования корма на прирост массы гусениц дубового шелкопряда наиболее эффективны при обработке листа березы и ивы водным экстрактом из свежего листа дуба при его экстрагировании холодной водой.

Таблица 5.9.1 – Влияние водных экстрактов листа дуба на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда

Вариант обработки корма	Расход листа на 100 мл воды, г	Березовая кормовая линия					Ивовая кормовая линия				
		Жизнеспособность гусениц, %	Средняя масса г/% к контролю		% шелковой оболочки	Средняя продолжительность развития, сут.	Жизнеспособность гусениц, %	Средняя масса г/% к контролю		% шелковой оболочки	Средняя продолжительность развития, сут.
			кокона	оболочки				кокона	оболочки		
Экстракт высушенного листа (холод. вода)	5,0	85,6	$\frac{6,0}{100,5}$	$\frac{0,59}{123,9}$	9,83	60,0	82,0	$\frac{4,11}{101,0}$	$\frac{0,336}{123,5}$	8,17	60,6
Экстракт высушенного листа (горяч. вода)	5,0	83,0	$\frac{6,1}{102,2}$	$\frac{0,58}{121,8}$	8,19	61,5	79,5	$\frac{4,1}{100,3}$	$\frac{0,32}{117,6}$	7,87	61,0
Экстракт свежего листа (холод. вода)	10,0	89,0	$\frac{6,39}{107,1}$	$\frac{0,7}{147,0}$	10,9	55,6	84,0	$\frac{4,32}{106,6}$	$\frac{0,4}{147,0}$	9,46	57,6
Экстракт свежего листа (горяч. вода)	10,0	85,0	$\frac{6,37}{106,8}$	$\frac{0,65}{137,3}$	10,26	59,0	81,5	$\frac{4,15}{102,3}$	$\frac{0,35}{128,6}$	8,4	60,8
Контроль	вода	78,0	$\frac{5,96}{100}$	$\frac{0,48}{100}$	7,98	58,7	64,0	$\frac{4,05}{100}$	$\frac{0,272}{100}$	6,7	62,6

Таблица 5.9.2 – Индексы питания гусениц дубового шелкопряда в зависимости от воздействия водным экстрактом листа дуба

Вариант обработки корма	Среднесуточный рацион, г/экз.		Период активного питания, сут.	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, % КУ	Эффективность использования на прирост массы, %	
	сырая масса	сухая масса		сырая масса	сухая масса			потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
Береза									
I	1,37	0,49	45,2	62,0±0,25	22,1±0,2	9,9±0,12	45,0±0,6	25,3±0,36	60,0±2,4
II	1,66	0,60	40,1	66,8±0,8	24,1±0,18	12,9±0,15	53,7±0,9	33,5±0,42	69,0±1,0
III	1,24	0,56	46,1	67,6±1,6	25,8±0,64	10,3±0,41	40,0±1,1	31,0±0,8	64,1±1,5
IV	1,5	0,56	54,3	78,7±1,3	30,2±0,6	7,7±0,53	25,7±0,8	28,1±0,66	50,4±1,3
контроль	1,3	0,47	47,3	59,7±0,9	20,4±0,3	6,6±0,01	29,4±0,25	23,0±0,7	47,3±0,2
Ива									
I	1,24	0,38	48,5	60,1±0,39	18,3±0,18	6,1±0,13	33,3±0,25	20,7±0,15	45,5±1,16
II	1,80	0,41	45,1	59,2±0,17	18,5±0,15	10,3±0,11	62,4±0,12	27,1±0,12	51,1±0,24
III	1,17	0,35	49,6	58,1±0,61	17,4±0,10	7,5±0,05	43,1±0,69	21,5±0,16	43,2±0,86
IV	1,10	0,37	57,2	62,9±0,76	20,8±0,11	5,5±0,07	26,6±0,67	15,3±0,13	32,3±0,17
контроль	1,2	0,40	46,3	59,7±0,9	20,4±0,3	6,2±0,01	28,4±0,25	21,0±0,7	41,3±0,2

В результате продолжительность развития гусениц сократилась на 3–5 дней. Средняя масса коконов при использовании экстракта свежего листа дуба увеличилась на 6,8–7,1% по березовой и на 2,3–6,6% по ивовой кормовым линиям. Установлен значительный рост массы шелковой оболочки в подопытных вариантах (таблица 5.9.1). Этот показатель увеличился на березовой и ивовой кормовых линиях соответственно на 37,3–47,0% и 28,6–47,0% при условии использования экстрактов и свежего листа дуба по сравнению с контролем. Несколько меньшими были показатели массы шелковой оболочки при использовании экстракта высушенного листа. Они превышали контрольные на 21,8–23,9% на березе и на 17,6–23,5% на иве. Содержание шелка в коконах возросло максимально на 2,7–3,0% при использовании экстракта свежего листа и на 1,4–1,9% – сухого (таблица 5.9.1).

Следует отметить, что обработка экстрактами как свежего, так и высушенного листа дуба при его экстрагировании холодной водой была более эффективной, чем при экстрагировании горячей водой. Биологические показатели шелкопряда опытных вариантов, где использовались экстракты свежего листа дуба, превышали таковые в вариантах с обработкой корма экстрактами из сухого дубового листа. При применении водного экстракта свежего листа подопытные особи оказались более стойкими к заболеваниям по сравнению с контролем.

Можно предположить, что защитное и стимулирующее действие экстрактов на шелкопряда обусловлено преимущественно дубильными веществами, которые способствуют нормальному развитию насекомых при питании нетрадиционным кормом, повышению их жизнеспособности, то есть уменьшению гибели гусениц и куколок, а также увеличению шелкопродукции. Полученные результаты свидетельствуют о важном значении вторичных соединений корма, в частности таннинов, для нормального роста дубового шелкопряда на нетрадиционных кормовых растениях (береза, ива), которые обрабатывались экстрактами листа дуба. При экстрагировании водой в экстракт переходят прежде всего алкалоиды, глюкозиды, таннины, ряд органических кислот, определенное количество аттрактантов и других соединений, которые определяют вкус, запах кормового растения и необходимы гусеницам для нормального питания и развития. Кроме этого, обработка листа березы и ивы водными экстрактами листа дуба способствовала увеличению жизнеспособности, продуктивности дубового шелкопряда, эффективности его питания и некоторому сокращению сроков развития.

5.10 Сравнительная характеристика показателей развития дубового шелкопряда под воздействием препаратов естественного и синтетического происхождения

Использование листьев дуба и березы, обработанных препаратом «Риверм», для выкармливания гусениц дубового шелкопряда сокращает сроки развития гусениц на 6 суток, повышает жизнеспособность гусениц на 10–15%, приводит к возрастанию их зоомассы и способствует повышению плодовитости имаго. Под воздействием обработки корма препаратом «Риверм» эффективность превращения пищи в собственную массу тела гусениц возрастает на 8–10% по сравнению с контролем. Это приводит к возрастанию массы коконов и их шелконосности. Обнаружена высокая эффективность влияния натурального экстракта пыльцы дуба (вариант концентрации 5%) при обработке грены на показатель оживления грены, который увеличивается на 8,0–11,2% по сравнению с контролем. Одновременно наблюдали повышение стойкости насекомых к патогенным микроорганизмам, значительное снижение уровня заболевания гусениц на 26,5%, улучшение производительных показателей: шелконосность коконов увеличивается на 1,0–2,1%. Экстракт пыльцы дуба положительно влияет на физиологическое состояние дубового шелкопряда, что выражается в увеличении оживления грены на 8,0–11,0%, массы гусениц на 1,6 г, плодовитости бабочек на 17%, в снижении уровня заболевания гусениц на 26,5%, коэффициента усвоения пищи на 7,8%, эффективности усвоения потребленной пищи на 8%, эффективности использования усвоенной пищи на 9% в варианте концентрации экстракта 5% по сравнению с контролем.

При выращивании дубового шелкопряда на нетрадиционных кормовых растениях (береза, ива) можно использовать водные экстракты свежего листа дуба, которые показывают наиболее выраженное аттрактивное и фагостимулирующее действие по сравнению с экстрактами из сухого листа дуба. Экстрагирование листа дуба холодной водой более эффективно, чем горячей.

Обработка листа березы и ивы водными экстрактами листа дуба способствовала увеличению жизнеспособности, продуктивности дубового шелкопряда, эффективности его питания и некоторому сокращению сроков развития. Процессы усвоения и использования корма на прирост массы гусениц дубового шелкопряда наиболее эффективны при обработке листа березы и ивы водным экстрактом из свежего листа дуба при его экстрагировании холодной водой. Применение в качестве кормовой добавки белково-витаминного препарата грибного происхождения для повышения жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда на дубе и нетрадиционном кормовом растении – березе – свидетельствует о его высокой эффективности, так как при использовании 20–30% водного раствора препарата наблюдается позитивное влияние на работу пищеварительной системы гусениц. При этом

повышается уровень усвоения и утилизации корма насекомыми, что способствует повышению продуктивности дубового шелкопряда.

Полученные результаты свидетельствуют, что исследуемые препараты аквоаминофосфатов микроэлементов имеют высокую биологическую активность и повышают иммунобиологический потенциал насекомых. Использование аквоаминофосфатов микроэлементов для обогащения корма способствует повышению уровня метаболизма у гусениц, что стимулирует их рост, развитие и шелкопродуктивность имаго. Питание дубового шелкопряда листом дуба, обработанным азотсодержащими фосфатами, в младших возрастах существенно не влияло на соотношения разных типов гемоцитов (таблица 5.10.1). Максимальное увеличение микронуклеоцитов относительно контроля на 10% (при $p < 0,01$) наблюдалось при использовании аквоаминофосфата Cu-Zn.

Таблица 5.10.1 – Динамика суммарного белка гемолимфы гусениц дубового шелкопряда в зависимости от вида азотсодержащих фосфатов, $n = 10$

Вариант опыта (аквоаминофосфаты)	Концентрация белка, %/% к контролю			
	конец IV возраста	начало V возраста	середина V возраста	конец V возраста
Меди-цинка	$1,09 \pm 0,04^*$ 116,6	$1,8 \pm 0,05^*$ 112,3	$2,95 \pm 0,09^*$ 113,4	$6,20 \pm 0,15$ 105,1
Меди-никеля	$1,00 \pm 0,08$ 111,1	$1,15 \pm 0,03^*$ 109,5	$2,80 \pm 0,05$ 107,6	$5,90 \pm 0,21$ 101,7
Цинка-кобальта	$1,08 \pm 0,05$ 120,1	$1,20 \pm 0,03^*$ 114,2	$3,05 \pm 0,12$ 117,3	$6,10 \pm 0,24$ 106,8
Контроль	$0,90 \pm 0,07$ 100	$1,05 \pm 0,02$ 100	$2,6 \pm 0,10$ 100	$5,80 \pm 0,18$ 100

Примечание: * разница с контролем достоверна при $p < 0,01$.

Относительное количество фагоцитов, мертвых и патологических клеток, во всех вариантах опыта достоверно снижалось по сравнению с контрольным вариантом, что свидетельствует о стимуляции используемыми добавками неспецифичного иммунитета насекомых и, как следствие, улучшении состава их гемолимфы. Содержание пролейкоцитов у подопытных насекомых имеет тенденцию к снижению и было наименьшим при использовании аквоаминофосфата Cu-Zn. Относительное количество макронуклеоцитов в этом варианте несколько превысило контроль (недостоверно), а в случае с другими добавками – было равно контрольному варианту.

Не обнаружено под влиянием использованных азотсодержащих фосфатов существенной разницы между опытными и контрольными вариантами в содержании эозинофилов, эоцитойдов в гемолимфе насекомых. Количество этих клеток было стабильным и не зависело от вида добавки к корму. Это свидетельствует о безопасности исследуемых препаратов для насекомых. Особо значимо, что исследуемые препараты имели стимулирующее влияние

на состав гемолимфы дубового шелкопряда. Так, у гусениц, которые получали обработанный препаратами корм, помимо улучшения физиологического состояния усиливался процесс дифференциации гемоцитов. Азотсодержащие фосфаты выявили незначительное стимулирующее влияние на содержание в гемолимфе гусениц общего белка (таблица 5.10.2).

Это влияние было особенно заметным при питании гусениц аквоаминофосфатом Cu-Zn. Начиная с IV возраста концентрация общего белка в данном варианте опыта превышала контрольный показатель на 20,1%. На протяжении V возраста концентрация белка в гемолимфе всех гусениц постепенно увеличивалась. При этом подопытные особи в течение данного возраста превышали контрольных или были близки к ним.

Таким образом, питание гусениц дубового шелкопряда листом, обработанным азотсодержащими фосфатами, приводит к заметному улучшению их физиологического состояния. Попадание изученных препаратов в организм дубового шелкопряда вызывает усиление процессов дифференциации гемоцитов, интенсифицирует биосинтез, обмен и накопление белка, особенно при использовании аквоаминофосфата Cu-Zn.

Сравнительный анализ развития дубового шелкопряда на разных кормовых растениях показал, что самыми лучшими биостимуляторами являются: препарат «Риверм», экстракт пыльцы дуба, белково-витаминный препарат грибного происхождения и аквоаминофосфат Cu-Zn.

Таблица 5.10.2 – Влияние азотсодержащих фосфатов на соотношение форменных элементов гемолимфы гусениц дубового шелкопряда, n = 10

Вариант опыта (аквоамино- фосфаты)	Форменные элементы, %						
	пролейко- циты	макрону- клеоциты	микрону- клеоциты	фагоциты	эоциитоиды	эозино- филы	Мертвые и патологичные клетки
Меди-цинка	12,1±2,8	58,5±3,6	20,0±2,0*	2,0±0,5*	2,4±0,7	1,3±0,5	3,2±0,2*
Меди-никеля	17,0±3,0	54,0±3,2	15,0±2,6	2,7±0,5*	3,6±0,5	1,9±0,5	5,8±0,2*
Цинка-кобальта	17,0±2,5	54,1±3,0	18,0±2,1	3,7±0,7*	3,0±0,6	1,8±0,4	4,0±0,3*
Контроль	18,1±2,4	55,0±4,0	10,0±1,5	5,1±0,5	3,0±0,5	2,1±0,5	6,7±0,4

Примечание: * разница с контролем достоверна при $p < 0,01$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате работы установлено, что самое высокое содержание фенолов, алкалоидов и таннинов характерно для листа дуба черешчатого, самое низкое – для березы повислой. Впервые определено содержание витаминов В₁, В₂, В₅, В₉, С и Р в листьях кормовых растений. Сравнительный анализ содержания витаминов показал, что лист дуба отличается от листа березы и ивы большим содержанием фолиевой, никотиновой, аскорбиновой кислот, рутина и меньшим содержанием тиамин. Исследования темпов накопления биомассы, выживаемости, продолжительности развития и энергетики питания гусениц дубового шелкопряда украинских географических групп, выращиваемых в Беларуси на березе и иве, указывают на лабильность его трофобиологических адаптаций. Выявлена прямая зависимость между показателями разнокачественности родительских пород по белкам и возникновением гетерозиса у их гибридов. Самые перспективные гибриды – самка «граб» х самец «дуб», самка «дуб» х самец «береза». Впервые определен спектр свободных аминокислот куколок дубового шелкопряда, установлены его близость к биологически полноценным белкам и зависимость от вида кормового растения. Предложенные нами способы применения минеральных добавок, водного экстракта куколок шелкопряда и водного раствора КМnО₄ для обработки корма дают высокий прирост массы гусениц и повышают их жизнеспособность. Доказана возможность использования хитина и хитозана, выделенных из покровов дубового шелкопряда в качестве энтеросорбентов. По применению экстракта куколки дубового шелкопряда, минерального препарата и КМnО₄ для подъема жизнеспособности практически ценных видов насекомых, совместно с украинскими коллегами, подано три заявки на патенты.

В процессе работы проводились экспериментальные исследования воздействия препаратов естественного и синтетического происхождения на жизнеспособность, эффективность потребления и утилизации пищи, плодовитость, шелконосность коконов, активность дыхательных протеолитических ферментов дубового шелкопряда. Сравнительный анализ развития дубового шелкопряда на разных кормовых растениях показал, что самыми лучшими биостимуляторами жизнеспособности и продуктивности являются: препарат «Риверм», экстракт пыльцы дуба, белково-витаминный препарат грибного происхождения и аквоаминофосфат Cu-Zn. Их действие особенно ценно при использовании для выращивания дубового шелкопряда альтернативных кормовых растений – березы, ивы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рафес, П.М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу / П.М. Рафес. – М.: Наука, 1968. – 234 с.
2. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
3. Сущенко, Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных / Л.М. Сущенко. – Минск: Наука и техника, 1975. – 208 с.
4. Риклефс, Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М.: Мир, 1979. – 424 с.
5. Радкевич, В.А. Экология листогрызущих насекомых / В.А. Радкевич. – Минск: Наука и техника, 1980. – 239 с.
6. Вшивкова, Т.А. Экологическая эффективность непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) при питании хвоей лиственницы / Т.А. Вшивкова // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий: материалы всерос. конф., Курган, 14–16 апр. 1998 г. – Курган, 1998. – С. 89–91.
7. Исаев, А.С. Оценка характера взаимодействия «лес – насекомые» в лесах бореальной зоны в ходе возможных климатических изменений / А.С. Исаев [и др.]; под общ. ред. А.С. Исаева // Лесоведение. – 1999. – № 6. – С. 39–44.
8. Morais, H. Padroes de producao de folhes e sua utilizacao por larvas de Lepidoptera em um cerrado de Brasilia / H. Morais, J. Diniz, L. Baumgarten // Rev. Bras. bot. – 1995. – Vol. 18, № 2. – P. 163–170.
9. Тыщенко, В.П. Основы физиологии насекомых: в 2 ч. / В.П. Тыщенко. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. – Ч. 1: Физиология метаболических систем. – 363 с.
10. Баранчиков, Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых / Ю.Н. Баранчиков. – Красноярск, 1987. – 170 с.
11. Петков, Здравко. Использование листа некоторых интродуцированных сортов шелковицы / Здравко Петков // Животновъд. науки. – 1998. – С. 24–28.
12. Waldbauer, G.P. The consumption and utilization of food by insects / G.P. Waldbauer // Adv. Insect Physiol. – 1968. – Vol. 5. – P. 229–288.
13. Scriber, J.M. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their, food plants / J.M. Scriber, P. Feeny // Ecology. – 1979. – Vol. 60, № 4. – P. 829–850.
14. Sharma, H.C. Consumption and utilization of bolls of different cotton genotypes by larvae of *Earias vittella* F. and effect of gossypol and tannis on food utilization / H.C. Sharma, R.A. Agarwal // Z. angew. Zool. – 1981. – Vol. 68, № 1. – P. 13–37.

15. Magnoler, A. Consumption and utilization of leaf tissue of *Quercus suber* L. and *Quercus ilex* L. by *Lymantria dispar* L. larvae / A. Magnoler, A. Cambini // *Redia*. – 1997. – Vol. 80. – P. 99–106.
16. Joern, A. Impact of diet quality on demographic attributes in adult grasshoppers and the nitrogen limitation hypothesis. / A. Joern, T. Berner Spencer // *Ecol. Entomol.* – 1998. – Vol. 23, № 2. – P. 174–184.
17. Передера, С.Б. Исследование стимуляторов роста при производстве свинины / С.Б. Передера // *Науч. наследие И.В. Бельговского и совр. проблемы зоотехнии и ветеринарии*. – Харьков, 1995. – С. 21–22.
18. Ижевский, С.С. Компенсаторный рост личинок колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* после голодания / С.С. Ижевский // *Экология*. – 1981. – № 4. – С. 73–79.
19. Singhal, R.N. Relationships between ecological efficiencies of a herbivore and a carnivore insect / R.N. Singhal // *Indian J. Ecol.* – 1980. – Vol. 7, № 1. – P. 71–76.
20. Fraenkel, G. Food conversion efficiency by fleshfly larvae, *sarcophaga bullata* / G. Fraenkel // *Physiol. Entomol.* – 1981. – Vol. 6, № 2. – P. 157–160.
21. Ali, M.A. Studies of food consumption host selection and oviposition preference of the Egyptian alfalfa weevil, *Hypera brunneipennis* Boh. (Col., Curculionidae) / M.A. Ali // *Z. angew. Entomol.* – 1983. – Vol. 95, № 2. – P. 175–180.
22. Koul, A. Palatability of some mulberry varieties to silkworm / A. Koul, D. Singh, C.P. Sharma // *Entomol.* – 1994. – Vol. 19, № 34. – P. 115–117.
23. Krishnan, N. Consumption and utilization of senescent flowers by *Mylabris pustulata* (Coleoptera) / N. Krishnan, G. Jeyakumar, S. Dinakaran // *Utt. Pradech. J. Zool.* – 1997. – Vol. 17, № 1. – P. 60–62.
24. Singh, A.K. Growth and induction in food consumption of *Helicoverpa armigera* Hbn. (Lep., Noctuidae) larvae on chickpea, soybean and maize diets / A.K. Singh // *J. Appl. Entomol.* – 1999. – Vol. 123, № 6. – P. 335–339.
25. Slansky, F. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects / F. Slansky, J.M. Scriber // *Entomol. Soc. Am. Bull.* – 1982. – Vol. 28, № 1. – P. 43–55.
26. Schowalter, T.D. Bioenergetics of the range caterpillar, *Hemileuca oliviae* (Chll.) / T.D. Schowalter, W.G. Whitford, R.B. Turner // *Oecologia*. – 1977. – Vol. 28, № 2. – P. 153–161.
27. Седашева, Г.Я. Сравнительное испытание кормовых качеств березы пушистой и березы бородавчатой / Г.Я. Седашева // *Культура дубового шелкопряда в СССР*. – М.: Огиз-Сельхозгиз, 1948. – С. 182–198.

28. Павельева, М.С. К вопросу переделки бивольтинной формы дубового шелкопряда в моновольтинную / М.С. Павельева // Докл. ВАСХНИЛ. – 1951. – Вып. 3. – С. 23–28.
29. Конилов, А.С. Экологические условия разведения дубового шелкопряда / А.С. Конилов // Труды Томск. ун-та. – 1952. – Т. 117. – С. 233–236.
30. Бабицькі, С. Прыгоднасць для выкармкі вусеняў дубовага шаўкапрада лісцяў старых дрэў і бярозы / С. Бабицькі // Вучоныя запіскі Віцебск. пед. ін-ту. – 1954. – Вып. 4. – С. 47–54.
31. Денисова, С.И. Некоторые аспекты адаптации китайского дубового шелкопряда к питанию березой бородавчатой / С.И. Денисова // Общая биология. – 1984. – № 1. – С. 115–123.
32. Исаев, А.С. Системный анализ взаимодействия древесных растений и насекомых-фитофагов / А.С. Исаев // Материалы междунар. симпозиума ИЮФРО/МАБ. – Красноярск, 1983. – С. 15–33.
33. Baranchikov, Ju.N. Nutritional ecology of phytophagous insects: patterns of application in forest management / Ju.N. Baranchikov, T.A. Vshiykova // 111 Symp. Ochr. Ecosyst. Lesnych. – Warszawa: Wyd. SGGW-AR, 1984. – P. 85.
34. Fraenkel, G. The raison d'etre of secondary plant substances / G. Fraenkel // Science. – 1959. – Vol. 129, № 3361. – P. 1466–1470.
35. Swain, T. Secondary compounds as protective agents / T. Swain // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1977. – Vol. 28. – P. 479–501.
36. Лукнер, М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных / М. Лукнер. – М.: Мир, 1979. – 548 с.
37. Кример, М.З. Химия ювенильного гормона и его аналогов / М.З. Кример, А.А. Шамшурин. – Кишинев: Штиинца, 1972. – 112 с.
38. Rees, H.H. Ecdysones – In Aspects of terpenoid chemistry and biochemistry / H.H. Rees // Acad. Press. – London, 1971. – P. 181–222.
39. Иорданский, А. Откуда берутся аттрактанты? / А. Иорданский // Химия и жизнь. – 1975. – № 11. – С. 69–63.
40. Borden, I.H. Aggregation pheromones in Scolytidae – In. Pheromones North – Holland Publ. Co. Amsterdam / I.H. Borden. – London, 1974. – P. 135–160.
41. Шапиро, И.Д. Проблемы защиты растений от вредителей в условиях интенсификации и специализации сельскохозяйственного производства / И.Д. Шапиро, К.В. Новожилов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – Л.: Наука, 1979. – С. 3–50.
42. Nault, L.R. Effects of sinigrin on host selection by aphids / L.R. Nault, W.E. Styer // Ent. exp. et Appl. – 1972. – Vol. 15. – P. 423–437.
43. Гудвин, Т. Введение в биохимию растений: в 2 т. / Т. Гудвин, Э. Мерсер; под ред. В.Л. Кретовича. – М.: Мир, 1986. – 731 с.

44. Roberts, J.I. Effect of *Euphorbia esula* on growth and mortality of migratory grasshopper nymphs / J.I. Roberts, B.E. Olson // *J. Agr. and Urb. Entomol.* – 1999. – Vol. 16, № 2. – P. 97–106.
45. Forster, M.A. Modelling gypsy moth-virus-leaf chemistry interactions: Implications of plant quality for pest and pathogen dynamics / M.A. Forster, J.C. Schultz, M.D. Hunter // *J. Anim. Ecol.* – 1992. – Vol. 61, № 3. – P. 509–520.
46. Babu, R. Effect of host plant secondary chemicals on food utilization of *Daphnis nerii* L. (Lepidoptera: Sphingidae) / R. Babu, N. Senthil Kumar, D. Jeyabalan, S. Sivaramakrishnan, R. Kavitha, K. Murugan // *Utar Pradesh. J. Zool.* – 1996. – Vol. 16, № 3. – P. 133–136.
47. Mancebo, Femando. Antifeedant activity of *Qassia amara* extracts on *Hypsipyla grandella* (Lep., Pyralidae) larvae / Femando Mancebo, Luko Hilje, G.A. Mora, Rodolfo Salasar // *Crop Prot.* – 2000. – Vol. 19, № 5. – P. 301–305.
48. Wawrzyniak, M. Estimation of activity of powdered fruits of common fennel (*Foeniculum capillaceum* Gilib.) on the fecundity of *Sitophilus oryzae* L. / M. Wawrzyniak, A. Blazejewska // *J. Plant. Prot. Res.* – 2001. – Vol. 41, № 4. – P. 329–332.
49. Nalina Sundari, M.S. Inhibitory activity of *Catharanthus roseus* alkaloids on enzyme activity ant reproduction in *Euprostis fratema* (Lep., Lymantriidae) / M.S. Nalina Sundari // *Ann. Appl. Biol.* – 1998. – Vol. 133, № 2. – P. 149–154.
50. Fragoyiannis, D.A. Interactions of aphid herbivory and nitrogen availability on the total foliar glycoalkaloid content of potato plants / D.A. Fragoyiannis, R.G. McKinlay, J.P.F. D'Melo // *J. Chem. Ecol.* – 2001. – Vol. 27, № 9. – P. 1949–1762.
51. Prieme, A. Herbivory by the weevil *Strophosoma melanogrammum* from young Norway spruce (*Picea abies*) / A. Prieme, T.B. Knudsen, M. Glasius, S. Christensen // *Atmos. Environ.* – 2000. – Vol. 34, № 5. – P. 711–718.
52. Цветкова, М.А. Биохимия стресса и формирование устойчивости у картофеля при повреждении колорадским жуком: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.А. Цветкова. – М.: Моск. пед. гос. ун-т, 2001. – 17 с.
53. Baozhong, Ji. Nanjing linye daxue xuebao / Ji Baozhong, Zhao Boguang, Wu Rugi // *J. Nanjing Forest. Univ.* – 1998. – Vol. 22, № 1. – P. 83–86.
54. Hou, You-Ming. Kunchong xuebao / You-Ming Hou, Xianon-Fei Pang, Guang-Wen Liang // *Acta entomol. sin.* – 2002. – Vol. 45, № 1. – P. 47–52.
55. Boguang, Zhao. Linyi kexue / Zhao Boguang, Cheng Xiaoping, Ju Yunwei, Li Xiaoping // *Sci. silv. sin.* – 2002. – Vol. 38, № 2. – P. 68–72.
56. Eck, Gero. Trade-of between chemical and biotic antiherbivore defense in the south east Asian plant genus *Macaranga* / Gero Eck, Brigitte

Fiala, K.E. Linsenmair, R.B. Hashim, P. Proksch // J. Chem. Ecol. – 2001. – Vol. 27, № 10. – P. 1979–1996.

57. Nylin, Sören. Butterfly host plant choice in the face of possible confusion / Sören Nylin, A. Bergström, Niklas Janz // J. Insect Behav. – 2000. – Vol. 13, № 4. – P. 469–482.

58. Fordyce, J.A. Specialist weevilm, *Rhysomatus lineaticollis*, does not spatially avoid cardenolide defenses of common milkweed by ovipositing into pith tissue / J.A. Fordyce, S.B. Malcolm // J. Chem. Ecol. – 2000. – Vol. 26, № 12. – P. 2857–2874.

59. Charleston, D.S. The possibility of using Indian mustard, *Brassica juncea*, as a trap crop for the diamondback moth, *Plutella xylostella*, in South Africa / D.S. Charleston, Rami Kfir // Crop Prot. – 2000. – Vol. 19, № 7. – P. 455–460.

60. Шмидт-Нильсен, К. Физиология животных. Приспособление и среда / К. Шмидт-Нильсен; пер. М.Д. Гроздовой, Г.И. Рожковой; под ред. и с предисл. Е.М. Крепса. – М.: Мир, 1982. – Кн. 1. – 416 с.

61. Кузнецов, Н.Я. Основы физиологии насекомых: в 2 т. / Н.Я. Кузнецов. – М.: Изд-во АН СССР, 1948. – Т. 1. – 380 с.

62. Сулейменов, Б.М. Особенности поведения серой зерновой совки (*Aranea anceps* Schiff.) на различных сортах пшеницы / Б.М. Сулейменов // Вопросы экологической физиологии насекомых и проблемы защиты растений: сб. науч. ст. – Л., 1979. – С. 45–51.

63. Радкевич, В.А. Плодовитость дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) моновольтинной породы «Полесский тассар» в зависимости от физиологического состояния кормовых растений / В.А. Радкевич, С.И. Денисова // Изв. АН БССР. Сер. биол. наук. – 1980. – № 6. – С. 124.

64. Радкевич, В.А. Особенности роста дубового шелкопряда моновольтинной породы «Полесский тассар» на разных кормовых растениях / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова // Изв. АН БССР. Сер. биол. наук. – 1979. – № 6. – С. 104–107.

65. Радкевич, В.А. Особенности роста и жизнеспособность дубового шелкопряда под влиянием биологического отбора / В.А. Радкевич, С.И. Денисова // Биохимия насекомых. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1984. – С. 157–165.

66. Положенцев, П.А. О развитии рыжего пилильщика *Neodiprion sertifer* Geoggr (Нум., Diprionidae) на сосне желтой *Pinus ponderosa* Douge. в условиях лесостепи / П.А. Положенцев, Ю.А. Арефьев // Экология и защита леса. – 1980. – № 5. – С. 8–10.

67. Васильева, Т.Г. Особенности развития листогрызущих насекомых на разных кормовых растениях / Т.Г. Васильева // Эколого-географическая характеристика зооценозов Прибайкалья / Иркут. гос. пед. ин-т. – Иркутск, 1995. – С. 19–31.

68. Hosking, G.P. Nutritional basis for feeding zone preference of *arhopalus ferus* (Coleoptera: Cerambycidae) / G.P. Hosking, I.A. Hutcheson // N. Z., J. Forest. Sci. – 1979. – Vol. 9, № 2. – P. 185–192.
69. King, R.D. The effect of diet on fat levels and fecundity of *Heteronychus arator* (Coleoptera: Scarabaeidae) / R.D. King // Proc. 2nd Australas. Conf. Grassland Invertebr. Ecol., Palmerston North, 1978. – Wellington, 1980. – P. 97–99.
70. Yamada, Y. Reproductive fitness and adaptability to heterogeneous environments of *Tribolium* population selected under optimum or stress nutrition / Y. Yamada, A.E. Bell // Can. J. Genet. and Cytol. – 1980. – Vol. 22, № 2. – P. 187–195.
71. Jang, J. Simultaneous effects of nighttime temperature and an allelochemical on performance of an insect herbivore / J. Jang, N.E. Stamp // Oecologia. – 1995. – Vol. 104, № 2. – P. 225–233.
72. Stadler, B. The effect of plan guality and temperature on the fitness of *Cinara pruinosa* (Sternorrhyncha: Lachnidae) on Norway spruce / B. Stadler // Eur. J. Entomol. – 1998. – Vol. 95, № 3. – P. 351–358.
73. Рождественская, В.А. Влияние качества углеводов, добавленных к листьям корма, на развитие дубового шелкопряда / В.А. Рождественская // Ученые записки Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. – 1945. – Т. 34, № 5. – С. 216–226.
74. Швецова, О.И. Желтуха дубового шелкопряда и способы ликвидации ее в промышленных выкормках / О.И. Швецова // Микробиология. – 1954. – Т. 23, № 4. – С. 447–484.
75. Эдельман, Н.М. Реакция насекомых с разными типами питания на биохимический состав корма / Н.М. Эдельман // Тр. ВИЗРа. – 1972. – Т. 32, вып. 46. – С. 46–57.
76. Самарсов, В.Ф. Влияние минеральных удобрений на насекомых / В.Ф. Самарсов, С.Л. Горювая. – Минск: Наука и техника, 1976. – 134 с.
77. Денисова, С.И. Адаптивная реакция некоторых видов павлиноглазок на смену кормового растения / С.И. Денисова // Экология и охрана окружающей среды: тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. – Владимир, 1996. – С. 75.
78. Демяновский, С.Я. Выкормки шелковичных червей мякотью листьев *Scorzonera* / С.Я. Демяновский, Е.К. Прокофьева, Л.М. Филиппова // Зоол. журнал. – 1933. – Т. 12, № 3. – С. 59.
79. Бенкевич, В.И. Массовые появления непарного шелкопряда в Европейской части СССР / В.И. Бенкевич. – М.: Наука, 1984. – 143 с.
80. Вшивкова, Т.А. Динамика физиологических показателей в онтогенезе непарного шелкопряда / Т.А. Вшивкова // Адаптации на разных уровнях биологической интеграции: всесоюз. конф. по экол. физиол. животных. – Сыктывкар, 1982. – С. 11.

81. Вшивкова, Т.А. Экологическая эффективность непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) при питании хвоей лиственницы / Т.А. Вшивкова // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий: материалы всерос. конф., Курган, 14–16 апр., 1998 г. – Курган, 1998. – С. 89–91.
82. Watanabe, K. *Nuxon sancuraky gzaccu* / K. Watanabe, Y. Horie // J. Sericult. Sci. Jap. – 1980. – Vol. 49, № 3. – P. 177–185.
83. Филиппович, Ю.Б. Оценка питательного достоинства кормовых растений дубового шелкопряда при помощи аминокрамм / Ю.Б. Филиппович // Докл. АН СССР. – 1960а. – Т. 131, № 4. – С. 972–975.
84. White, E.G. Energy flow efficiencies in New Zealand grasshopper (Orthoptera) / E.G. White // Proc. 2nd Australas. Conf. Glassand Invertebr. Ecol., Palmerston North, 1978. – Wellington, 1980. – P. 38–40.
85. Арсеньев, А.Б. Питательное достоинство и химический состав корма гусениц тутового и дубового шелкопрядов / А.Б. Арсеньев // Ученые записки Моск. гос. пед. ин-та. – 1945. – Т. 34, вып. 5. – С. 3–65.
86. Арсеньев, А.Б. Значение отдельных компонентов корма для продуктивности и жизненности тутового и дубового шелкопрядов / А.Б. Арсеньев, Н.В. Бромлей // Тр. Моск. вет. акад. – 1957. – Т. 21. – С. 168–186.
87. Денисова, С.И. Взаимосвязь процессов метаболизма с ростом и размножением китайского дубового шелкопряда на разных кормовых растениях / С.И. Денисова // Динамика зооценозов. Проблемы охраны и рационального использования животного мира Белоруссии: тез. докл. VI Зоол. конф. – Витебск, 1989. – С. 79.
88. McClure, M.S. Foliar nitrogen: a basis for host suitability for elongate hemlock scale, *Fiorinia externa* (Homoptera: Diaprididae) / M.S. McClure // Ecology. – 1980. – Vol. 61, № 1. – P. 72–79.
89. Atkinson, P.R. On the biology, distribution and natural host plants of *Eldonias satt saccharina* Walker (Lepidoptera, Pyralidae) / P.R. Atkinson // J. Entomol. Soc. S. Afr. – 1980. – Vol. 43. – P. 171–194.
90. Bayrenth. Der Wirtsbaum als Nahrung fur phytophage Insekten: Votr Entomologentag / Bayrenth // Schopf Entomol. – 1977. – Vol. 11, № 6. – P. 633–638.
91. Горяченкова, Е.В. Изменение биохимических свойств дубового листа в процессе вегетации / Е.В. Горяченкова, Е.Х. Золотарев // Докл. ВАСХНИЛ. – 1939. – Вып. 17. – С. 20–25.
92. Кондратьева, В.К. Выкормка дубового шелкопряда на иве и дубе в связи с разведением его в колхозах Полесья Украинской ССР / В.К. Кондратьева // Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина. – 1957. – Т. 98, вып. 8. – С. 33–46.

93. Демяновский, С.Л. Выкормка дубового шелкопряда листьями бородавчатой березы / С.Л. Демяновский, В.Л. Нефедова // Дубовый шелкопряд. – М.: Сельхозгиз, 1951. – С. 225–240.
94. Конигов, А.С. Биологические основы разведения дубового шелкопряда на березе в Западной Сибири / А.С. Конигов // Новое в биологии шелкопрядов: материалы совещ. секции шелководства. – М., 1959. – С. 85–104.
95. Радкевіч, В.А. Біяхімічная характарыстыка лісцяў дубу і бярозы, выкарыстоўваемага ў якасці корму для вусеняў дубовага шаўкапрада ва ўмовах Беларускай ССР / В.А. Радкевіч // Вес. АН БССР. Сер. біял. навук. – 1961. – № 1. – С. 89–95.
96. Ишмаев, А.М. Кормление гусениц дубового шелкопряда листом различных пород / А.М. Ишмаев. – Ташкент: Шелк, 1938. – № 8–9. – С. 34–41.
97. Демяновский, С.Я. Кормовые свойства листьев березы, используемых для дубового шелкопряда, в зависимости от ее вида, возраста и условий обитания / С.Я. Демяновский, В.А. Нефедова, В.К. Кондратьева // Докл. ВАСХНИЛ. – 1957. – № 6. – С. 41–43.
98. Денисова, С.И. Физиологическая реакция китайского дубового шелкопряда на смену кормового растения / С.И. Денисова, Т.М. Роменко // Тез. докл. Союзного совещ. – Красноярск, 1985. – С. 57.
99. Денисова, С.И. Реакция непарного шелкопряда на физиологическое состояние кормового растения в условиях Белоруссии / С.И. Денисова, Т.М. Роменко // Непарный шелкопряд: итоги и перспективы исследований: материалы по проекту 2 Совет. науч. программы «Человек и биосфера» (МАБ). – Красноярск, 1988а. – С. 10.
100. Денисова, С.И. Изменение продуктивности дубового шелкопряда моновольтиной породы «Полесский тассар» в зависимости от плотности содержания гусениц / С.И. Денисова, Т.М. Роменко // Животный мир Белорусского Поозерья, охрана и рациональное использование: V Обл. науч. конф. – Гомель, 1988б. – Ч. 1. – С. 19.
101. Проссер, Л. Сравнительная физиология животных / Л. Проссер. – М.: Мир, 1977. – Т. 1. – 608 с.
102. Havlickowa, H. Causes of different feeding rates of pea leaf weevil *Sitona lineatus* on three pea cultivars / H. Havlickowa // Entomol. exp. et appl. – 1980. – Vol. 27, № 3. – P. 287–292.
103. Шилов, И.А. Физиологическая экология животных / И.А. Шилов. – М.: Высш. шк., 1985. – 328 с.
104. Vanderzandt, E.S. Axenic rearing of the ball weevil on defined diets: amino acid, carbohydrate and mineral requirements / E.S. Vanderzandt // J. Insect. Physiol. – 1965. – Vol. 11. – P. 659–670.
105. Thompson, S.N. Effect of dietary glucose on in vitro fatty acid metabolism and in vitro synthetase activity in the insect parasite, *Exeristes*

robarator (Fabricius) / S.N. Thompson // *Insect. Biochem.* – 1979a. – Vol. 9, № 6. – P. 645–651.

106. Atsuski, N. Plant constituents biologically active to insects. 1. Feeding stimulants for the larvae of the yellow butterfly *Eurema hecabe mandarina* / N. Atsuski, N. Kazuko, S. Atsuko // *Chen. and Pharm. Bull.* – 1979. – Vol. 27, № 3. – P. 602–608.

107. Филиппович, Ю.Б. Пути синтеза главных аминокислот шелка в шелкоотделительной железе тутового шелкопряда / Ю.Б. Филиппович, С.М. Клунова, Н.И. Жукова // *ДАН СССР.* – 1974a. – Т. 217, № 1. – С. 241.

108. Moore, R.F. The effect of varied amount of starch, sucrose and lipids on the fatty acids of the boll weevil / R.F. Moore // *Entomol. exp. et appl.* – 1980. – Vol. 27, № 3. – P. 246–254.

109. Танский, В.И. Влияние биохимического состава кормового растения на прожорливость и физиологическое состояние гусениц капустной совки (*Varathra brassidae* F.L.) / В.И. Танский, Е.П. Мокроусова // *Зоол. журнал.* – 1969. – Т. 7, вып. 5. – С. 692–700.

110. Коничева, А.П. Углеводный состав искусственных сред и естественного корма непарного шелкопряда / А.П. Коничева, Е.В. Орловская, Л.А. Зиновьева, И.А. Цветаева // *Труды Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина.* – 1979. – № 21. – С. 139–144.

111. Егорова, Т.А. Углеводы и их обмен у насекомых / Т.А. Егорова. – М.: Изд-во Моск. гос. пед. ун-та, 1997. – 47 с.

112. Soctens, Ph. Host-plant selection in two salicaceae specialists, *Phratore vitellinae* and *Ph. Tibialis* / Ph. Soctens, I.M. Pastells // *20 Int. Congr. Entomol, Firenze, Aug. 25–31, 1996.* – P. 38.

113. Dikeman, R.N. Evidence for selective absorption of polyunsaturated fatty acids during digestion in the tobacco budworm, *Heliothis virescens* F. / R.N. Dikeman, E.N. Lambremont, R.S. Allen // *J. Insect. Physiol.* – 1981. – Vol. 27, № 1. – P. 31–33.

114. Апостолов, Л.Г. Эколого-биохимические особенности взаимодействия дуба черешчатого и зеленой дубовой листовертки в дубравах юго-востока Украины / Л.Г. Апостолов, А.В. Ивашов // *Защита леса.* – Л., 1977. – Вып. 2. – С. 50–54.

115. Сафонова, А.М. Результаты апробации методики оценки племенных и репродуктивных свойств пород тутового шелкопряда / А.М. Сафонова // *Тр. Среднеазиат. НИИ шелководства.* – 1979. – № 13. – С. 74–79.

116. Радкевич, В.А. Скорость развития и продуктивность моновольтинной породы дубового шелкопряда на растениях различного физиологического состояния / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова // *Вест. АН БССР.* – 1981. – С. 127–130.

117. Ченикалова, Е.В. Кормовой режим и развитие златогузки / Е.В. Ченикалова, Н.И. Глазунова // *Защита и карантин растений / Ставроп. гос. с.-х. акад.* – Ставрополь, 1996. – С. 34–36.

118. Cram, W.T. Fecundity of the black vine weevil, *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera, Curculionidae), fed foliage from some current cultivars and advanced selections of strawberry in British Columbia / W.T. Cram // *J. Entomol. Soc. Brit. Columbia*. – 1980. – Vol. 77. – P. 25–26.

119. Ahmad, J. Effects of starvation on the longevity and fecundity of red cotton bug. *Dystercus cingulatus* (Hemiptera: Pyrrhocoridae) in successive selected generations / J. Ahmad, N.M. Khan // *Appl. Entomol. and Zool.* – 1980. – Vol. 5. – P. 182–183.

120. Habermann, M. Feeding patterns of the larch cosebearer *Coleophora laricella* Hbn. (Lepidoptera., Coleophoridae) on European larch / M. Habermann, A. Ott // *J. Appl. Entomol.* – 1995. – Vol. 119, № 9. – P. 581–584.

121. Thompson, S.N. The effects of dietary carbohydrate on larval development and lipogenesis in the parasite, *Exeristes roborator* (Fabricius) (Hymenoptera: Ichneumonidae) / S.N. Thompson // *J. Parasitol.* – 1979. – Vol. 65, № 6. – P. 849–854.

122. Gupta, S.C. Consumption, digestion and utilization of the leaves of *Raphanus sativus* and *Brassica rapa* by larvae of *Pieris brassicae* (Lepidoptera, Peiridae) / S.C. Gupta, R.P. Maleyvar // *Acta entomol. Bohemosl.* – 1981. – Vol. 78, № 5. – P. 290–302.

123. Шейн, В.В. Особенности питания начальных возрастов гусениц сибирского шелкопряда на пихте сибирской / В.В. Шейн // *Сиб. экол. журнал*. – 2002. – Т. 9, № 1. – С. 43–48.

124. Злотин, А.З. Экология популяций и культур насекомых / А.З. Злотин, В.А. Головкин. – Харьков: РИП «Оригинал», 1998. – 232 с.

125. De Weerd, H. Evolution of altruistic of altruistic punishment in heterogeneous populations / H. De Weerd, R. Verbrugge [Electronic resource]. – Mode of access: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21903100>. – Date of access: 19.03.2011.

126. Маркина, Т.Ю. Механизмы поддержания гомеостаза в лабораторных популяциях насекомых / Т.Ю. Маркина, Г.В. Беньковская // *Экология*. – 2015. – № 4. – С. 294–299.

127. Кравців, Р.Й. Мікроелементно-вітамінний премікс для покращення продуктивності тварин / Р.Й. Кравців // *Сучасні проблеми вет. медицини, зооінженерії та технологій продуктів тваринництва*. – Львів, 1997. – С. 325–327.

128. Нідзвецкий, К.Г. Вплив мікроелементної недостатності на клінічний стан і обмін речовин у корів / К.Г. Нідзвецкий, К.А. Сухін, В.Ф. Сербін // *Вісн. Білоцерків. ДАУ*. – 1998. – Вип. 5, ч. 1. – С. 214–217.

129. Самохин, В.Т. Гипомикроэлементозы и здоровье животных / В.Т. Самохин // *Экологические проблемы патологии, фармакологии и терапии животных*. – Воронеж, 1997. – С. 12–17.

130. Грибан, В.Г. Ефективність застосування гідрогумату для корекції обміну речовин у глибокотільних корів і профілактики післяродових захво-

рювань / В.Г. Грибан, Д.М. Масюк, В.М. Сухін, В.В. Вакулик // Вісн. Дніпропетр. ДАУ. – 1998. – № 1–2. – С. 83–86.

131. Хмельницький, Г.О. Ветеринарна фармакологія / Г.О. Хмельницький, В.С. Хоменко, О.І. Канюка. – Харків, 1995. – С. 325–435.

132. Luttig, G.W. Hystory of peat therapy in Central Europe / G.W. Luttig // Proc. Peat Congress. – 1996. – P. 520–526.

133. Христева, Л.А. Еще о функции гуминовых кислот в обмене веществ у высших растений / Л.А. Христева // Гуминовые удобрения. – Киев, 1962. – С. 124.

134. Драгунов, С.С. Химическая природа гуминовых кислот / С.С. Драгунов // Гум. удобрения. Теория и практика их применения. – Днепропетровск, 1975. – С. 3–37.

135. Наумова, Г.В. Углеводно-гуминовый комплекс торфа, его переработка и использование: автореф. дис. ... д-ра техн. наук / Г.В. Наумова. – Минск, 1987. – 32 с.

136. Христева, Л.А. К природе действия физиологически активных веществ на растения в экстремальных условиях / Л.А. Христева // Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения. – Днепропетровск, 1977. – Т. 4. – С. 3–15.

137. Христева, Л.А. О природе действия физиологически активных форм гуминовых кислот и других стимуляторов роста растений / Л.А. Христева // Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения. – Киев, 1968. – Т. 3. – С. 13–27.

138. Hernando, V. Tire-a-povt du semaine d'etude «Matiere organique et fertilite du sob / V. Hernando // Pontifice Academice Scient. – 1968. – P. 805–812.

139. Грибан, В.Г. Використання оксигумату з метою корекції обміну речовин та профілактики захворюваності молодняку свиней / В.Г. Грибан, В. Чумак, М. Гаращук // Ветеринарна медицина України. – Киев, 1998. – № 6. – С. 16–17.

140. Visser, G.A. Physiological action of humic acids on living cells / G.A. Visser // Proceed. III Peat congress. – Helsingki, 1972. – P. 2–23.

141. Базелян, В.Л. Влияние гумата натрия на всасывание углеводов и аминокислот в тонком кишечнике белых крыс / В.Л. Базелян, И.Е. Бочарова, В.В. Божков // Применение тканевых препаратов в медицине. – Одесса, 1983. – С. 22–28.

142. Степченко, Л.М. Влияние гидрогумата на усвояемость аминокислот цыплятами-бройлерами / Л.М. Степченко // Вет. та зоотехн. проблеми у Придніпровському регіоні. – Дніпропетровськ, 1996. – С. 93–94.

143. Gorovaya, A.I. The cytogenetic effect of peat-derived sodium humate against increasing herbicid application rate background / A.I. Gorovaya, I.A. Oginova // Proceed. VIII Peat Congress.-Len. – 1988. – P. 93–100.

144. Pasca, D. Utilisation of Peat for Modelling Artificial Organo-Mineral systems analogous to Therapeutic Mud / D. Pasca // Proc. Peat Congress. – Bremen, 1996. – P. 534–537.

145. Паєнок, С.М. Вітаміни. Кормові і біологічно активні добавки для с.-г. тварин / С.М. Паєнок, Я.С. Гусак. – К.: Урожай, 1989. – С. 5–22.

146. Грибан, В.Г. Влияние биостимуляторов на соотношение белковых фракций крови глубокостельных коров / В.Г. Грибан, Д.Н. Масюк, Н.И. Седых // Актуальные проблемы вет. медицины и вет.-сан. контроля с.-х. продукции. – М., 1997. – С. 57.

147. Наумова, Г.В. Биологическая активность торфов различного возраста / Г.В. Наумова, Г.И. Райцина, В.В. Лях, Н.А. Овчинникова // Изв. АН СССР. Сер. биол. наук. – 1988. – № 4. – С. 116.

148. Наумова, Г.В. Химический состав продуктов гидролиза торфа, обладающих повышенной биологической активностью / Г.И. Райцина, В.В. Лях, Н.А. Овчинникова // Новые процессы и продукты переработки торфа. – Минск, 1982. – С. 195–198.

149. Копилевич, В.А. Применение удобрений с микроэлементами и ростовыми веществами для выращивания биологически полноценной сельскохозяйственной продукции: рекомендации для руководителей и специалистов сельскохозяйственных предприятий, фермерских хозяйств, владельцев приусадебных участков / В.А. Копилевич [и др.]. – К.: Вид-во УАННП «Фенікс», 2003. – 20 с.

150. Чеботько, К.О. Моделювання бактеріально-деструктивного кондиціонування органо-мінеральних композицій / К.О. Чеботько, В.В. Трачевський, Ю.Л. Канченко, О.К. Чеботько // Наук. вісн. Нац. аграр. ун-ту. – 2000. – № 26. – С. 66–74.

151. Бикін, А.В. Інтенсивність мікробіологічних процесів при використанні продуктів біоконверсії органічних відходів / А.В. Бикін // Наук. вісн. Нац. аграр. ун-ту. – 1998. – № 5. – С. 189–205.

152. Кобата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кобата-Пендиас, Х. Пендиас. – М.: Мир, 1989. – 440 с.

153. Хориэ Ясухиро. Действие различных фракций листьев шелковицы на рост гусениц тутового шелкопряда / Ясухиро Хориэ, Кидзиро Ватанабэ // J. Sericult. Sci. Japan. – 1962. – Т. 31, № 3. – С. 129–133.

154. Eid, M.A. Effect of supplementing green castor leaves with red castor leaves extract on silk gland activity in larvae of *Philosamia ricini* (Boisd.) / M.A. Eid, A.N. el-Nakkady, M.A. Saleh // Indian J. Sericult. – 1989. – Vol. 28, № 2. – P. 248–252.

155. Адрианова, Н.С. Влияние качества корма на рост гусениц дубового шелкопряда / Н.С. Адрианова // Культура дубового шелкопряда в СССР. – М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948. – С. 64–90.

156. Сереньков, Г. Биохимические исследования кормового материала дубового шелкопряда / Г. Сереньков, Н. Смирнова, Н. Черных // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Биология. – 1940. – Т. 49(3–4). – С. 17–28.
157. Мороз, Н.С. Влияние таннина на развитие гусениц дубового шелкопряда «Полесский тассар» при их воспитании на листьях граба / Н.С. Мороз // Пути повышения лесного шелководства: сб. науч. трудов Украин. с.-х. акад. – К., 1985. – С. 23–26.
158. Конигов, А.С. Приспособление хвое- и листогрызущих насекомых к условиям среды / А.С. Конигов. – М.: Наука, 1968. – 88 с.
159. Сеницкий, М.М. Досвід вигодівлі дубового шелкопряда на різних деревних породах і значення кормового посередника / М.М. Сеницкий // Акліматизація і селекція дубового шелкопряда: труды Института зоологии АН УРСР. – К.: Вид-во АН УРСР, 1952. – Т. 7. – С. 5–29.
160. Биркина, Б.Н. Влияние березового корма на рост и развитие гусениц дубового шелкопряда / Б.Н. Биркина // Культура дубового шелкопряда в СССР. – М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948. – С. 91–104.
161. Алексеницер, М.Л. Використання водних екстрактів листя і кори дуба при вирощуванні дубового шелкопряда на грабі / М.Л. Алексеницер, Т.Б. Аретинська // Шовківництво: міжвідом. темат. наук. зб. – К: Аграрна наука, 2001. – № 23. – С. 85–90
162. Аретинська, Т.Б. Екстракт дубової кори як препарат для обробки гребі дубового шелкопряда / Т.Б. Аретинська, М.Л. Алексеницер // Шовківництво: міжвідом. темат. наук. зб. – К: Аграрна наука, 2001. – № 23. – С. 97–99.
163. Вальдман, А.Р. Биологически активные кормовые добавки / А.Р. Вальдман [и др.]. – Рига: Зинатне, 1965. – 390 с.
164. Супрун, С.М. Біотехнологія одержання білково-вітамінного препарату при сумісному культивуванні грибів-продуцентів / С.М. Супрун, Ю.М. Пархоменко, Г.В. Донченко // Збірник наукових праць НАНУ, УААНУ, АМНУ, товариства генетиків і селекціонерів. – 2006. – Вип. 89. – С. 60–64.
165. Закордонец, Л.А. Физиологически активные вещества грибного препарата «ВФЖ» / Л.А. Закордонец [и др.] // Микробиологический журнал. – 1988. – № 50, 3. – С. 41–46.
166. Закордонец, Л.А. Биосинтез белка, аминокислот и жирных кислот фузариями / Л.А. Закордонец, З.П. Васюренко, Л.И. Пустовалова // Микробиологический журнал. – 1986. – № 48, 5. – С. 82–83.
167. Закордонец, Л.А. Образование биологически активных веществ мезо- и термофильными грибами при выращивании их на целлюлозо- и крахмалсодержащих субстратах / Л.А. Закордонец, Т.И. Билай, С.М. Супрун, Л.Т. Горбик // Микробиологический журнал. – 1983. – № 45, 5. – С. 55–60.

168. Білай, В.І. Утворення вітамінів групи В різними видами *Fusarium lk* / В.І. Білай, С.М. Шербіна, І.А. Елланська // Мікробіологічний журнал. – 1971. – № 33, 3. – С. 310–314.
169. Закордонець, Л.А. Вплив препарату фузаміну на ріст лабораторних тварин / Л.А. Закордонець, Г.П. Лемещенко // Мікробіологічний журнал. – 1974. – № 36, 2. – С. 208–210.
170. Билай, В.И. Действие белково-витаминных препаратов из микромицетов на пушных зверей / В.И. Билай [и др.] // Микробиологический журнал. – 1987. – № 49, 3. – С. 65–69.
171. Спосіб одержання білково-вітамінного продукту на основі грибів *Fusarium sambucinum* IMBF-100011 і *Mycelia sterilia (white)* IMBF-100614: патент України на корисну модель № 41494 / Г.В. Донченко [та ін.]; МПК (2009) C12P 39/00; заявл. 17.12.08. – u200814528; опубл. 25.05.09 // Бюл. № 10.
172. Галушко, А.М. Химический состав листьев бука, используемого в качестве корма дубового шелкопряда в условиях Карпат: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.М. Галушко. – К., 1965. – 14 с.
173. Плиска, М.М. Питательная ценность, биохимический состав корма гусениц дубового шелкопряда породы «Полесский тасар» и потребность в нем / М.М. Плиска // Пути повышения лесного шелководства: сб. науч. трудов УСХА. – Киев: УСХА, 1985. – С. 55–60.
174. Вадковская, М.К. Химические элементы и жизнь в биосфере / М.К. Вадковская, К.И. Лукашева. – Минск: Выш. шк., 1981. – 175 с.
175. Леннинджер, А. Основы биохимии: пер. с англ. / А. Леннинджер. – М.: Мир, 1985. – Т. 1. – 450 с.
176. Руднев, А.Г. Связь химического состава листьев древесных пород с кормовой пригодностью для дубового шелкопряда / А.Г. Руднев, И.В. Вититнев, М.М. Плиска // Защита растений от вредителей и болезней. – 1976. – Вып. 161. – С. 56–61.
177. Карлаш, К.В. Вплив корму на динамометричні властивості шовковини коконів дубового шовкопряда / К.В. Карлаш // Наукові праці Інституту ентомології та фітопатології. – 1950. – Т. 1. – С. 23–29.
178. Денисова, С.І. Мінеральний обмін в організмі дубового шовкопряда залежно від строків зберігання кормових рослин / С.І. Денисова, С.М. Седловська, Т.Б. Аретинська, В.О. Трокоз // Наук. вісн. Львів. нац. акад. ветер. медицини ім. С.З. Гжицького. – Львів, 2006. – Т. 8, № 4(31). – Ч. 2. – С. 27–41.
179. Vijver, M. Impact of metal pools and soil properties on metal accumulation in *Folsomia Candida* (Collembola) / M. Vijver, T. Jager, L. Posthuma, W. Peijnenburg // Environ Toxicol and Chem. – 2001. – Vol. 20, № 4. – P. 712–720.

180. Еремеева, Н.И. Развитие листогрызущих чешуекрылых вблизи металлургических предприятий / Н.И. Еремеева // Лесное хозяйство. – 1992. – № 10. – С. 19–20.
181. Quicke Donald, L.J. Manganese and zinc in the ovipositors and mandibles of hymenoptera insect / L.J. Quicke Donald, Paul Wyeth, D. Fawke James, H. Basybuyuk Hasan, F.V. Vincent Julian // Zool. J. Linn. Soc. – 1998. – Vol. 124, № 4. – P. 387–396.
182. Ballan-Dufirancais, Christiane. Localization of metals in cells of pterigote insects / Christiane Ballan-Dufirancais // Microsc. Res. and Techn. – 2002. – Vol. 56, № 6. – P. 403–420.
183. Köhler, Heinz-R. Localization of metals in cells of saprophagous soil arthropods (Isopoda, Diplipoda, Collembola) / Heinz-R. Köhler // Microsc. Res. and Techn. – 2002. – Vol. 56, № 5. – С. 393–401.
184. Генсицкий, И.П. Олигомеризация буферных систем организма личинок некоторых чешуекрылых / И.П. Генсицкий // Значение процессов метаболизма некоторых чешуекрылых. – Киев, 1977. – С. 20–25.
185. Денисова, С.И. Калий-кальциевый баланс кормовых растений китайского дубового шелкопряда / С.И. Денисова // Актуальные вопросы обмена веществ: материалы междунар. науч.-практ. конф. – Вильнюс, 1994. – С. 71–72.
186. Самарсов, В.Ф. О причинах влияния минеральных удобрений на растительоядных насекомых и клещей / В.Ф. Самарсов // Вопросы энтомологии. – Минск: Изд-во БГУ, 1974. – С. 138–147.
187. Эдельман, Н.М. Влияние режима питания на обмен веществ непарного шелкопряда и зимней пяденицы / Н.М. Эдельман // Тр. ВИЗРа. – 1954. – Вып. 6. – С. 75–91.
188. Tuncer, C. Influence some fodden plants on progress Lymantria dispar L. / C. Tuncer, R. Erzen // Turk. entomol. derg. – 1995. – № 1. – P. 17–25.
189. Чернавина, И.А. Физиология и биохимия микроэлементов / И.А. Чернавина. – М.: Высш. шк., 1970. – 312 с.
190. Нанотехнологія у ветеринарній медицині / за ред. В.Б. Борисевича, В.Г. Каплуненка. – К.: Поліграфцентр Ліра, 2009. – 231 с.
191. Корбридж, Д. Фосфор: Основы химии, биохимии, технологии / Д. Корбридж. – М.: Мир, 1982. – 650 с.
192. Каназава, Т. Неорганические фосфатные материалы / Т. Каназава. – К.: Наук. думка, 1998. – 298 с.
193. Копілевич, В.А. Фосфати двовалентних металів як перспективні матеріали сучасної техніки та виробництва: практичне використання хімічної стабільності і досговічності фосфатних матеріалів та їх хімічної активності / В.А. Копілевич // Аграрна наука і освіта. – 2008. – № 9(3–4). – С. 15–21.

194. Синицкий, Н.Н. Разведение дубового шелкопряда / Н.Н. Синицкий, С.М. Гершензон, П.О. Ситько, Е.В. Карлаш. – Киев: Изд-во АН УССР, 1952. – С. 170.
195. Руднев, А.Г. Экология развития моновольтинной формы дубового шелкопряда «Полесский тассар» в производственных условиях Волынской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.Г. Руднев. – Киев, 1976. – 23 с.
196. Синицкий, Н.Н. Экология моновольтинной формы дубового шелкопряда «Полесский тассар» в Волынской области / Н.Н. Синицкий [и др.] // Материалы VII съезда ВЭО. – Л., 1974. – С. 9–11.
197. Лысенко, М.А. Динамика откладки яиц бабочками моновольтинной формы дубового шелкопряда «Полесский тассар» / М.А. Лысенко, Н.В. Кузьменко, А.Г. Руднев, М.М. Плиски // Науч. тр. УСХА. – 1978. – Вып. 209. – С. 95–96.
198. Синицкий, Н.Н. Способ выкормки гусениц дубового шелкопряда / Н.Н. Синицкий, Н.В. Кузьменко, А.Г. Руднев, М.А. Лысенко: а.с. СССР, кл. А 01 67/04, № 531524; заявл. 17.09.75 г., № 2174423; опубл. 19.10.76 г.
199. Синицкий, Н.Н. Развитие гусениц моновольтинной формы дубового шелкопряда «Полесский тассар» при выкормке на дубе и грабе / Н.Н. Синицкий, А.Г. Руднев, М.М. Плиски // Науч. тр. УСХА. – 1978. – Вып. 209. – С. 97–99.
200. Филиппович, Ю.Б. Практикум по общей биохимии / Ю.Б. Филиппович, Т.А. Егорова, Г.А. Севастьянова. – М.: Просвещение, 1985. – 318 с.
201. Гринкевич, Н.И. Химический анализ лекарственных растений / Н.И. Гринкевич, Л.Н. Сафронич. – М.: Высш. шк., 1983. – 175 с.
202. Ермаков, А.И. Методы биохимического исследования растений / А.И. Ермаков. – Л.: Колос, 1972. – 455 с.
203. Рокицкий, П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Выш. шк., 1977. – 320 с.
204. Синицкий, Н.Н. Использование полиэтиленовых мешков для выкормки гусениц младших возрастов дубового шелкопряда / Н.Н. Синицкий, Н.В. Кузьменко, А.Г. Руднев // Науч. тр. УСХА. – 1976. – Вып. 161. – С. 78–80.
205. Захарченко, Н.Л. Опыт применения марганцевокислого калия при борьбе с желтухой дубового шелкопряда в производственных условиях / Н.Л. Захарченко // Дубовый шелкопряд. – М., 1951. – С. 136–144.
206. Шмальгаузен, И.И. Рост животных / И.И. Шмальгаузен. – М.–Л.: Биомедгиз, 1935. – С. 8–60.
207. Филиппович, Ю.Б. Количественное определение аминокислот методом хроматографии распределения на бумаге / Ю.Б. Филиппович //

Ученые записки Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. – 1958. – Т. 140, вып. 9. – С. 147–212.

208. Lowry, O.H. Protein measurement the Folin phenol reagent / O.H. Lowry, N.J. Rosebrouch, A.L. Farr and R.I. Randall // J. Biol. Chem. – 1951. – Vol. 193, № 1. – P. 265.

209. Щеголева, Л.И. Электрофоретическое разделение в полиакриламидном геле белков и органов тутового шелкопряда / Л.И. Щеголева, Ю.Б. Филиппович // Ученые записки каф. орг. и биол. химии. – 1969. – Вып. 11. – С. 161–171.

210. Сафонов, В.И. Метод электрофореза белков растений в синтетической среде полиакриламидного геля / В.И. Сафонов, М.П. Сафонова // Физиология растений. – 1964. – Т. 11, № 1. – С. 147–153.

211. Бенсон, Дж. Хроматографический анализ аминокислот и пептидов на сферических смолах и его применение в биологии и медицине / Дж. Бенсон, Дж. Патерсон // Новые методы анализа аминокислот, пептидов и белков. – М., 1974. – С. 9–84.

212. Глинка, Н.Л. Общая химия / Н.Л. Глинка. – Л.: Химия. Ленингр. отд-е, 1985. – 704 с.

213. Николаев, Л.А. Общая и неорганическая химия / Л.А. Николаев. – М.: Просвещение, 1974. – 624 с.

214. Коденцова, В.М. Выделение рибофлавинсвязывающего апобелка из белка куриных яиц и его использование для определения рибофлавина в биологических образцах / В.М. Коденцова [и др.] // Прикладная биохимия. – 1994. – Т. 30, вып. 4–5. – С. 603–609.

215. Миндел, Э. Справочник по витаминам и минеральным веществам / Э. Миндел. – М.: Мир, 1997. – 320 с.

216. Радкевич, В.А. Способ приготовления корма для дубового шелкопряда / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова, З.Н. Соболев: а.с. СССР, кл. А.01 К 67/04, № 1015874; заявл. 27.10.81, № 3349456; опубл. 7 мая 1983 г.

217. Slansky, F. Food consumption and utilization / F. Slansky, J.M. Scriber // Compr. insect physiol. biochem. pharmacol. – Oxford: Plenum, 1985. – Vol. 4. – P. 87–164.

218. Михайлов, Е.Н. Селекция и племенное дело в шелководстве / Е.Н. Михайлов, П.А. Ковалев. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 263 с.

219. Gero, Eck. Trade-of between chemical and biotic antiherbivore defense in the south east Asian plant genus *Macaranga* / Eck Gero, Brigitte Fiala, K.E. Linsenmair, R.B. Hashim, P. Proksch // J. Chem. Ecol. – 2001. – Vol. 27, № 10. – P. 1979–1996.

220. Руднев, Д.Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса / Д.Ф. Руднев // Зоол. журнал. – 1962. – Т. 4, вып. 3. – С. 313–329.

221. Рафес, П.М. Биоценоотические исследования растительных лесных насекомых / П.М. Рафес. – М.: Наука, 1980. – 167 с.

222. Агапова, М.В. К вопросу об активности фенольных и терпеноидных ингибиторов роста у различных по степени морозоустойчивости сортов яблони / М.В. Агапова, Г.А. Селянинова, А.Л. Грайфер // Рост, развитие и адаптация растений к экстремальным факторам. – Пермь, 1987. – С. 4–13.

223. Scriber, J.M. Limiting effects of low leaf-water content of the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae) / J.M. Scriber // *Oecologia*. – 1977. – Vol. 28, № 3. – P. 269–287.

224. Шумаков, Е.М. Современные представления о специфике питания насекомых-фитофагов / Е.М. Шумаков, Н.М. Эдельман // *Успехи современной биологии*. – 1979. – Т. 88, вып. 2. – С. 277–291.

225. Akovs, S. Antimetabolites in the nutrition of *Aedes aegypti* Larvae. Pyridoxine antagonists. – “compare” / S. Akovs, K. Guggenheim // *Biochem. Physiol.* – 1963. – Vol. 9. – P. 61–68.

226. Ефремов, Б. Значение витаминов в жизни пчел / Б. Ефремов // *Пчеловодство*. – 1998. – № 4. – С. 29.

227. Barlov, I.S. Fatty acid characteristics of some insect taxa / I.S. Barlov // *Nature*. – 1963. – Vol. 197. – P. 311.

228. Тамарина, И.А. Основы технической энтомологии / И.А. Тамарина. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 205 с.

229. Злотин, А.З. Техническая энтомология: справочное пособие / А.З. Злотин. – Киев, 1989. – 183 с.

230. Васильева, И.В. Исследование обмена белков у дубового шелкопряда с помощью меченого метионина / И.В. Васильева // *Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина*. – 1958. – Т. СХІ, вып. 9. – С. 63–146.

231. Демяновская, Н.С. Химический состав тела гусениц китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) / Н.С. Демяновская, Д.В. Сокольская // *Биохимия*. – 1943. – Т. 7. – С. 70–73.

232. Демяновский, С.Я. Некоторые итоги работы кафедры органической и биологической химии по изучению биохимии и физиологии дубового и тутового шелкопрядов / С.Я. Демяновский, В.А. Рождественская // *Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина*. – 1958. – Т. СХІ, вып. 9. – С. 3–54.

233. Филиппович, Ю.Б. Сезонные изменения в аминокислотном составе листьев ивы и дуба / Ю.Б. Филиппович // *Биохимия шелкопряда*. – 1960б. – Вып. 10. – С. 110–130.

234. Щеголева, Л.И. Динамика свободных аминокислот тканей тутового шелкопряда в процессе его развития / Л.И. Щеголева, Ю.Б. Филиппович // *Биохимия*. – 1967. – Т. 32, № 4. – С. 768–773.

235. Клунова, С.М. Пентозы шелкоотделительной железы тутового шелкопряда и их возможное участие в синтезе белков шелка / С.М. Клуно-

ва, Ю.Б. Филиппович // Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина. – 1970. – № 397. – С. 154–160.

236. Шовен, Р. Физиология насекомых / Р. Шовен. – М.: Мир, 1953. – 494 с.

237. Ушатинская, Р.С. Эколого-физиологическая приспособленность насекомых к холодному сезону года / Р.С. Ушатинская // Адаптация животных к зимним условиям. – М., 1980. – С. 117–125.

238. Ушатинская, Р.С. Суточные ритмы некоторых процессов метаболизма у гусениц китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) в связи с индукцией диапаузы / Р.С. Ушатинская // Периодичность индивидуального развития насекомых. – М.: Наука, 1969. – С. 13–36.

239. Дудаш, А.В. Динамика резервных питательных веществ в жировом теле колорадских жуков (*Leptinotarsa desemlineata* L.) / А.В. Дудаш // Зоол. журнал. – 1980. – Т. 59, № 1. – С. 55–62.

240. Хансен, Г.Э. Сезонные изменения содержания резервных и холодоустойчивых веществ / Г.Э. Хансен, М.О. Вийк // Зоол. журнал. – 1981. – Т. 60, вып. 3. – С. 380–387.

241. Харборн, Дж. Введение в экологическую биохимию / Дж. Харборн. – М.: Мир, 1985. – 311 с.

242. Колыбин, В.А. Разведение американской белой бабочки на полусинтетической питательной среде и результаты сравнительной оценки различных сред / В.А. Колыбин, Р.И. Шведова // Вестн. зоологии. – 1975. – № 6. – С. 51–56.

243. Денисова, С.И. Биологические особенности развития китайского дубового шелкопряда на березе бородавчатой в Белоруссии: автореф. дис. ... канд. биол. наук / С.И. Денисова. – Витебск: ВГПИ, 1985. – 21 с.

244. Forster, D.R. Diapause of the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Saunders), related to dietary lipids / D.R. Forster, L.A. Growder // Comp. Biochem and Physiol. – 1980. – Vol. 65, № 4. – P. 723–726.

245. Wheeler, D. The role of nourishment in oogenesis / D. Wheeler // Annu. Rev. Entomol. – Palo Alto (Calif.). – 1996. – Vol. 41. – С. 407–431.

246. Ижевский, С.С. Функциональные особенности ферментных систем кишечника насекомых-фитофагов / С.С. Ижевский // Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. – М.: Наука, 1974. – С. 156–175.

247. Вилкова, Н.А. Иммуитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов / Н.А. Вилкова // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – Л.: Наука, 1979. – С. 68–103.

248. Poonia, F.S. Quantitative changes in the level of carbohydrates in the food plant, harmolymph and excreta in the tasar silkworm, *Antheraea mylitta* D. (Lepidoptera: Saturnidae) during the postembryonic stages / F.S. Poonia, S.D. Misra // Indian J. Sericult. – 1975. – Vol. 14, № 1. – P. 31–34.

249. Генкель, П.А. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений / П.А. Генкель, Е.З. Окнина. – М.: Наука, 1964. – 243 с.

250. Генкель, П.А. Физиология растений / П.А. Генкель. – М.: Просвещение, 1975. – 335 с.
251. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина. – М.: Просвещение, 1993. – 472 с.
252. Кузнецов, Н.Я. Основы физиологии насекомых / Н.Я. Кузнецов. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – Т. 2. – 402 с.
253. Rock, G.C. Studies of the fatty acid requirements of *Argyrotaenia velutinana* (Walker) / G.C. Rock, R.L. Patton, E.H. Gloss // *J. Insect Physiol.* – 1965. – Vol. 11. – P. 91–101.
254. Chippendale, G.M. Methyl linolenate as an essential nutrient for the cabbage looper, *Trichoplusia ni* / G.M. Chippendale, S.D. Beck, S.D. Strong // *Nature.* – 1964. – Vol. 204. – P. 710–711.
255. Turunen, S. Digestion and absorption of lipids in insects / S. Turunen // *Comp. Biochem and Physiol.* – 1979. – Vol. A63, № 4. – P. 455–460.
256. Hawlitzky, N. Analyse quantitative des lipides, des substances azotées et du glycogène chez l'nymphe et l'Imago d'un insecte parasite ovo-larvaire, *Phanerotoma flavipes* tacea (Hymenoptera, Braconidae) / N. Hawlitzky, A.-M. Mainguet // *Entomophaga.* – 1980. – Vol. 25, № 1. – P. 73–82.
257. Синяк, К.М. Роль липидов и жирных кислот у микробных клеток / К.М. Синяк, В.Ф. Рудниченко // *Изв. АН СССР. Сер. биол. наук.* – 1980. – № 1. – С. 62–71.
258. Шустер, М.М. Влияние некоторых фенольных соединений люцерны на физиологическое состояние люцернового листового долгоносика (*Phytonomus variabilis* Hbst.) / М.М. Шустер, Э.М. Шустер // *Вопросы экологической физиологии насекомых и проблемы защиты растений.* – Л., 1979. – С. 95–100.
259. Чумак, П.Я. Экологическое значение пищи в биологии мягкой ложнощитовки / П.Я. Чумак, Ю.И. Кривенцов // *Охрана, изучение и обогащение растительного мира.* – Киев, 1980. – № 7. – С. 77–80.
260. Чернышев, В.Б. Экология насекомых / В.Б. Чернышев. – М.: Просвещение, 1996. – 303 с.
261. King, P.D. Ecology of black beetle *Heteronychus arator*: Influence of plant species on larval consumption, utilization and growth / P.D. King, C.F. Mercer, I.S. Meeking // *Entomol. exp. et appl.* – 1981. – Vol. 29, 31. – P. 109–116.
262. Van, D.T. On the relationship between food, reproduction and survival of two carabid beetles: *Calathus melanocephalis* and *Pterostichus versicolor* / D.T. Van // *Ecol. Entomol.* [М. фиш.]. – 1994. – Vol. 19, № 3. – P. 263–270.
263. Рождественская, Л.Ф. Общее количество липидов и йодное число в личинках тутового шелкопряда / Л.Ф. Рождественская, Г.Я. Ламм, М. Эргашева. – Ташкент: Шелк, 1979. – С. 13.

264. Shen, Xiaoxing. Определение оптимального срока для окончания летней диапаузы куколок *Antheraea yamanai* / Xiaoxing Shen // *Canye kexue = Acta seriol. sin.* – 1996. – Vol. 22, № 1. – P. 63–64.
265. Нефедова, В.А. Выкормка дубового шелкопряда листьями бородавчатой березы / В.А. Нефедова // *Дубовый шелкопряд.* – М., 1951. – С. 225–231.
266. Кожанчиков, И.В. Пищевая специализация и значение ее в жизни насекомых / И.В. Кожанчиков // *Энтомолог. обзор.* – 1951. – Т. 31, № 3–4. – С. 323–335.
267. Соколов, А.М. Наблюдения над кольчатый шелкопрядом в Центральной полосе Европейской части СССР / А.М. Соколов // *Зоол. журнал.* – 1955. – Т. 34, вып. 2. – С. 329–333.
268. Плиска, М.М. Экологические особенности развития гусениц дубового шелкопряда моновольтинной породы «Полесский тассар» в условиях Карпат / М.М. Плиска // *Науч. тр. УСХА.* – 1978. – Вып. 215. – С. 142–144.
269. Лысенко, М.А. Репродуктивная функция бабочек дубового шелкопряда, пораженных микроспоридиями / М.А. Лысенко, В.И. Менджул // *Науч. тр. УСХА.* – 1981. – С. 51–53.
270. Иоганзен, Б.Г. Роль естественного отбора в биологических явлениях / Б.Г. Иоганзен // *Тр. Томск. ун-та (вопросы биологии).* – 1960. – Т. 148. – С. 133.
271. Ильинский, А.И. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений / А.И. Ильинский. – М.–Л., 1952. – С. 142.
272. Руднев, Д.Ф. Вплив якості корму на плідність непарного шовкопряда / Д.Ф. Руднев. – К.: Наук. пр. ін-ту ентомолог. та фітопатол., 1952. – Т. 3. – С. 5–21.
273. Скобло, И.С. Питание и плодовитость лугового мотылька / И.С. Скобло // *Тр. ВИЗРа.* – 1933. – № 7. – С. 30–39.
274. Скобло, И.С. Влияние перемежающего голодания на развитие гусениц лугового мотылька / И.С. Скобло // *Зоол. журнал.* – 1935. – Т. 14. – С. 159–169.
275. Wyatt, I.R. The biochemistry of insect haemolymph / I.R. Wyatt // *Annal. Rev. Entomol.* – 1961. – Vol. 6, № 1. – P. 75–102.
276. Филиппович, Ю.Б. Белки гемолимфы у разных пород тутового шелкопряда / Ю.Б. Филиппович, М.И. Алиева // *Приклад. биох. и микробиология.* – 1967. – Т. 3, № 2. – С. 192–197.
277. Ковалевская, Н.И. Половой диморфизм в содержании растворимых белков в тканях и органах тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.), изученный методом электрофореза в полиакриламидном геле / Н.И. Ковалевская, Ю.Б. Филиппович // *Журн. общ. биол.* – 1970. – № 5. – С. 620–629.

278. Коничева, А.П. Сравнительное изучение белкового полиморфизма у различных по происхождению и продуктивности пород тутового шелкопряда: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.П. Коничева. – М., 1975. – 21 с.

279. Егорова, Т.А. Изучение активности некоторых ферментов гемолимфы и грены у родительских пород и гибридов тутового шелкопряда / Т.А. Егорова, В.И. Остапенко, Ю.Б. Филиппович // Биохимия насекомых. – 1977. – Вып. 19. – С. 29.

280. Филиппович, Ю.Б. Сравнительная оценка различных пород тутового шелкопряда по электрофоретическим спектрам растворимых белков гемолимфы / Ю.Б. Филиппович, Т.А. Егорова, А.П. Коничева. – Ташкент: Шелк, 1974б. – № 4. – С. 8–10.

281. Кушнев, Х.В. Генетическая природа гетерозиса / Х.В. Кушнев. – М.: Проблемы зоотехнической генетики, 1969. – С. 39–62.

282. Конарев, В.Г. Состояние проблемы белка в растениеводстве США и некоторые вопросы биохимической генетики / В.Г. Конарев // Сельхоз. биология. – 1970. – Т. 6, № 4. – С. 624–632.

283. Шахбазов, В.Г. О некоторых биофизических, цитологических и биохимических проявлениях гетерозиса / В.Г. Шахбазов [и др.] // Вестн. Харьков. ун-та. Сер. биол. – 1970. – Т. 39, № 2. – С. 26.

284. Трокоз, В.А. Способ получения лечебного экстракта / В.А. Трокоз [и др.]: а.с. СССР, № 1787433 А1. Патент Украины № 16965; опубл. 29.08.1997 // Бюл. № 4.

285. Аретинская, Т.Б. Способ получения хитинсодержащего кормового витаминного препарата грибного происхождения / Т.Б. Аретинская [и др.]: патент Украины № 49548; опубл. 15.12.2004 // Бюл. № 12.

286. Антрапцева, Н.М. Способ выращивания дубового шелкопряда / Н.М. Антрапцева, И.Г. Пономарева, Т.Б. Аретинская, В.А. Трокоз: патент Украины № 70119 А; опубл. 15.09.2004 // Бюл. № 9.

287. Clark, E.W. A review of literature on calcium and magnesium in insects / E.W. Clark // Ann. Ent. Soc. Amer., 1958. – Vol. 51, № 2. – P. 142–154.

288. Третьяков, М.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / М.Н. Третьяков. – М.: Колос, 2002. – 391 с.

289. МакДональд, П. Питание животных / П. МакДональд, Р. Эдвардс, Дж. Гринхедж. – М.: Колос, 1970. – 325 с.

290. Шабельская, Э.Ф. Физиология растений / Э.Ф. Шабельская. – Минск: Выш. шк., 1987. – 240 с.

291. Чернавина, И.А. Физиология и биохимия микроэлементов / И.А. Чернавина. – М.: Высш. шк., 1970. – 312 с.

292. Школьник, М.Я. Микроэлементы в жизни растений / М.Я. Школьник. – Л.: Изд-во АН СССР, 1974. – 324 с.

293. Денисова, С.И. Теоретические основы разведения китайского дубового шелкопряда в Беларуси / С.И. Денисова. – Минск: УП Техно-принт, 2002. – 234 с.

294. Соболев, З.Н. Дубовый шелкопряд в Белоруссии: автореф. дис. ... канд. биол. наук / З.Н. Соболев. – Витебск: ВГПИ, 1988. – 20 с.

295. Литвенков, А.А. Биологическое обоснование разведения китайского дубового шелкопряда на иве в условиях Белоруссии: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.А. Литвенков. – Витебск: ВГПИ, 1984. – 20 с.

296. Решетников, В.И. Оценка адсорбционной способности энтеросорбентов и их лекарственных форм / В.И. Решетников // Химико-фармацевтический журнал. – 2003. – № 5. – С. 28–32.

297. Санкина, Т.М. Аспаргат аминотрансфераза и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа в зимующей грене различных пород тутового шелкопряда / Т.М. Санкина, Т.А. Егорова, Ю.Б. Филлипович // Биохимия насекомых: сб. ст. МГПИ им. В.И. Ленина. – 1975. – Вып. 18. – С. 177–186.

Научное издание

ДЕНИСОВА Светлана Ивановна

**ВЗАИМООТНОШЕНИЯ
КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА
С КОРМОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ В БЕЛАРУСИ**

Монография

Технический редактор	<i>Г.В. Разбоева</i>
Корректор	<i>Л.В. Моложавая</i>
Компьютерный дизайн	<i>Л.Р. Жигунова</i>

Подписано в печать 2016. Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 9,18. Уч.-изд. л. 8,17. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/255 от 31.03.2014 г.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.