

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

С.И. Денисова, С.М. Седловская

**ОЦЕНКА РАЗВИТИЯ
ОЛИГО- И ПОЛИТРОФНЫХ
ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ
АТТРАКТАНТОВ И РЕПЕЛЛЕНТОВ**

Монография

*Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2018*

УДК 595.78:661.168
ББК 28.691.892.52+24.2
Д33

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 2 от 21.12.2017 г.

Одобрено научно-техническим советом ВГУ имени П.М. Машерова. Протокол № 3 от 05.03.2018 г.

Авторы: доценты кафедры зоологии ВГУ имени П.М. Машерова, кандидаты биологических наук, доценты **С.И. Денисова, С.М. Седловская**

Рецензенты:

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. Прищепя*

Д33 **Денисова, С.И.** Оценка развития олиго- и политрофных чешуекрылых под воздействием аттрактантов и репеллентов : монография / С.И. Денисова, С.М. Седловская. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2018. – 132 с.

ISBN 978-985-517-658-0.

Рассматриваются процессы роста, развития и питания полифага – непарного и олигофагов – дубового и березового шелкопрядов на разных кормовых растениях в зависимости от обработки растений аттрактантами и репеллентами с целью создания новых способов подъема жизнеспособности полезных насекомых и борьбы с насекомыми-вредителями.

УДК 595.78:661.168
ББК 28.691.892.52+24.2

ISBN 978-985-517-658-0

© Денисова С.И., Седловская С.М., 2018
© ВГУ имени П.М. Машерова, 2018

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	4
ГЛАВА 1 Анализ литературных данных	6
ГЛАВА 2 Материал и методика исследований	18
ГЛАВА 3 Оценка влияния аттрактантов на развитие олиго- и политрофных чешуекрылых	27
3.1 Оценка воздействия растворов $KMnO_4$ на питание и развитие дубового и непарного шелкопрядов	27
3.2 Определение влияния растворов трихлорфталевого ангидрида на показатели развития олиго- и политрофных чешуекрылых	31
3.3 Изучение влияния антерина на развитие и питание олиго- и политрофных чешуекрылых	38
3.4 Комплексная оценка влияния экстракта из почек березы на процессы жизнедеятельности дубового и непарного шелкопрядов	43
3.5 Исследование биологической активности минеральных пре- паратов по показателям развития олиго- и политрофных чешуекрылых	52
3.6 Изучение влияния экстракта левзеи сафлоровидной на развитие и питание дубового и непарного шелкопрядов	58
ГЛАВА 4 Изучение роли репеллентов в развитии олиго- и политрофных чешуекрылых	64
4.1 Исследование репеллентных свойств препарата «Биуник- 200 СЛ» при воздействии на процессы жизнедеятельности дубо- вого и непарного шелкопрядов	64
4.2 Определение влияния агонистов экдистероидов R-209 и R-211 на развитие олиго- и политрофных чешуекрылых	69
4.3 Скорость развития и жизнеспособность дубового шелкопря- да при экзогенном воздействии агонистов экдистероидов	86
4.4 Влияние агонистов экдистероидов на биохимические показа- тели непарного и дубового шелкопрядов	100
ГЛАВА 5 Перспективы дальнейшего развития исследований и практического использования полученных результатов	108
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	110
ЛИТЕРАТУРА	113

~ ПРЕДИСЛОВИЕ ~

Вопросы пищевой специализации насекомых связаны с потреблением растительных ресурсов, имеющих ценность для человека, – в этом их практическое значение. Но вопросы пищевой специализации насекомых взаимосвязаны также с проблемами эволюции, такими как видовое разнообразие, эволюция поведения животных, эволюция пищевых стратегий животных, последнее сталкивается с практикой. В настоящее время совместными усилиями ученых многих стран начинает разрабатываться теория сопряженной эволюции системы фитофаг–кормовое растение на основе принципа оптимизации пищевой стратегии.

Изучение факторов, определяющих качество пищи, питательности, калорийности, наличие токсических, репеллентных и аттрактантных веществ, т.е. факторов, определяющих степень связи жизненного цикла фитофага с кормовым растением, его способность к миграциям, степень его полифагии, весьма актуально и имеет важное теоретическое значение.

Действие биологически активных веществ на культуры насекомых относится к приемам повышения жизнеспособности и продуктивности насекомых путем создания оптимальных условий содержания, а именно способов обогащения пищевого субстрата и активации физиологических процессов усвоения пищи насекомыми.

Биологически активные вещества разной химической природы широко используются для обработки листьев кормовых растений тутового и дубового шелкопрядов, что усиливает их питательную ценность и приводит к возрастанию плодовитости и улучшению технологических показателей шелка-сырца [1–6].

Разведение полезных насекомых в культуре требует применения высокоэффективных способов их выращивания для преодоления стрессовых воздействий искусственных питательных сред, непривычных кормовых и температурных условий.

Использование различных биологически активных соединений для подъема жизнеспособности зоокультур является общебиологической практикой [7]. Применение экстрактов растений при разведении культур насекомых в настоящее время получает все большее значение.

В связи с вышеизложенным **целью** настоящей работы явилось изучение влияния биологически активных веществ на эффективность питания и развития чешуекрылых различной трофической специализации, что может служить методологической основой для разработки новых методов борьбы с насекомыми-вредителями и приемов подъема жизнеспособности полезных насекомых.

На текущем этапе исследований рассматривались следующие задачи:

- определение воздействия растворов $KMnO_4$ и трихлорфталевого ангидрида на процессы жизнедеятельности дубового и непарного шелкопрядов для оценки их аттрактантных или репеллентных свойств;
- изучение влияния антерина и экстракта почек березы на жизнеспособность, рост и продуктивность дубового и непарного шелкопрядов на разных кормовых растениях для оценки их аттрактантных свойств;
- исследование аттрактантных свойств минеральных биопрепаратов по показателям развития олиго- и политрофных чешуекрылых;
- определение репеллентного воздействия препаратов «Биуник-200 СЛ», агонистов эдистероидов R-209 и R-211 на развитие дубового и непарного шелкопрядов;
- изучение характера влияния экстракта левзеи сафлоровидной на развитие олиго- и политрофных чешуекрылых.

Актуальность исследования обусловлена следующим: для борьбы с насекомыми-вредителями необходима непрерывная работа по созданию новых методов, так как насекомые очень быстро приобретают резистентность к действию инсектицидов. Разведение насекомых в культуре для генетических исследований, для применения в биологической борьбе с насекомыми-вредителями, для получения полезной продукции в виде шелка, меда, антиоксидантов, ферментов имеет очень важное теоретическое и практическое значение. Этим определяется актуальность исследования репеллентных и аттрактантных свойств ряда новых био- и минеральных препаратов по реакции олиго- и политрофных дендрофильных чешуекрылых на воздействие данных соединений.

За помощь и поддержку при выполнении работы авторы выражают искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору, сотруднику НАН Беларуси Э.И. Хотько, заведующему кафедрой зоологии Белорусского государственного университета, доктору биологических наук, профессору 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 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.

~ ГЛАВА 1 ~

АНАЛИЗ ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ

К одному из крайне перспективных для практического применения направлений изучения химических взаимоотношений в природе относится исследование аллелохимических взаимодействий фитофагов и их кормовых растений [1].

Имеется множество примеров того, что продуцируемые растениями аллелохемики 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 [2]. То есть многие вторичные вещества лежат в основе защитных систем растений против фитотрофных насекомых. Они играют в основном роль антифидантов, пищевых детерентов и фитотоксикантов.

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 [3]. 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 достоверно изменяется концентрация карденолида в разных частях растений. Перед откладкой яиц самка способна найти ткани, в которых содержание защитного компонента снижено [4].

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 [5]. 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, как то: плодовитость, уровень накопления

депонированных веществ, скорость развития, смертность, выживаемость потомства и т.д. [6–18].

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) [6; 19]. Коэффициент утилизации корма сильно варьирует в зависимости от вида, возраста и пола насекомых, от характера пищи и других факторов. Установлено, что КУ уменьшается по мере роста гусениц [20]. Существует корреляция между потреблением и усвоением пищи. По мере роста гусениц уменьшается как перевариваемость принимаемой пищи, так и эффективность ее усвоения [6; 21; 22; 23].

Согласно сводке Ф. Слански и М. Скрайбера [22] 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 [24]. 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 перво-степенное 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 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 [25; 26].

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 [27].

Использование биологически активных веществ помогает влиять на процессы обмена и отдельные функции организма и, таким образом, направлять в желаемом направлении метаболизм, а через него повышать

функциональное состояние организма животных, уменьшать частоту возникновения у них заболеваний и получать жизнеспособное потомство [28–32].

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

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 есть обогащение их корма биологически активными веществами, такими как минеральные добавки.

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 [33], о влиянии выбросов металлургических предприятий на процессы роста и развития фитофагов [34]. Изучено значение цинка и марганца на формирование челюстного аппарата и яйцекладов у перепончатокрылых [35]. В последнее время проводятся исследования по изучению локализации металлов в клетках и органах высших и низших насекомых [36; 37].

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 [38; 39]. 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 [40].

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 [41].

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, аминокептидаза, альдолаза и др.). В свя-

зи с этим цинку принадлежит важная роль в синтезе нуклеиновых кислот и белков [42].

Цинк необходим для стабилизации структур ДНК, РНК, рибосом. Он также нужен 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 карбосинтетаз 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 ферменты аргиназу, дегидропептидазу, аминопептидазы, енолазу.

Фосфаты двувалентных 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. [43–45].

Экдистероиды составляют самое распространенное и многочисленное семейство стероидных соединений в биосфере; они участвуют в жизнедеятельности практически всех классов организмов, выполняя множественные функции. Присутствие экдистероидов характерно как для растительного, так и животного мира [46; 47]. Еще в первой половине XX века было выяснено, что у насекомых процессы линьки и метаморфоза находятся под контролем особых химических веществ. Исследования по выявлению этих гормональных факторов из куколок тутового шелкопряда *Bombyx mori* были начаты в Германии в 1942 г. и привели к выделению Бутенандтом и Карлсоном в 1954 г. кристаллического вещества, названного α -экдизоном [48]. Несколько позже из *Bombyx mori* был выделен второй гормон линьки и метаморфоза – β -экдизон (в современной номенклатуре 20-гидроксиэкдизон). В результате интенсивных исследований из насекомых выделили еще несколько экдистероидов, которые были объединены в группу зооэкдистероидов. Обнаружение гормонов линьки и метаморфоза насекомых в растениях было неожиданным и поставило сразу массу вопросов об их биологических функциях [49–52]. В отличие от зооэкдисте-

роидов, известных как стероидные гормоны насекомых, им дали название фитоэкдистероидов [53].

Несмотря на значительные усилия по исследованию, множество открытых вопросов по зоо- и фитоэкдистероидам остается, особенно относительно механизмов проявления биологической активности и их роли в природных взаимоотношениях между растениями и фитофагами. Доподлинно известно, что 20-гидроксиэкдизон и некоторые другие являются истинными гормонами линьки для насекомых и ракообразных и инициируют превращения в эмбриогенезе, ходе развития личинки и ее превращения во взрослую особь [54; 55]. Периодические линьки вызваны пиками экдистероидов, синтезируемых в проторокальных железах под воздействием нейропептидов, вырабатываемых в мозге насекомых [56]. Аналогичные физиологические действия экдистероидов предполагаются в отношении моллюсков, плоских, круглых и кольчатых червей [47].

Линька и метаморфоз относятся к очень важным процессам жизнедеятельности насекомых, которые позволяют им нормально развиваться и адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды [57]. Нарушение нормального течения линьки и метаморфоза под действием экзогенных экдистероидов либо соединений, имитирующих их биологическое действие, обычно приводит к гибели насекомых. Вещества, обладающие такой селективной активностью, привлекают к себе пристальное внимание в качестве потенциальных инсектицидов, которые по механизму действия относятся к регуляторам роста насекомых [58]. В конце 80-х годов прошлого столетия обнаружили, что гормональной активностью насекомых обладают вещества, не похожие на экдистероиды по строению и относящиеся к ацилпроизводным гидразина. Биологические испытания соединений данной группы стали проводиться сразу же после установления их гормональной активности [59–62]. Согласно данным, приведенным в обзоре Н.В. Ковганко и С.К. Ананич [59], выявлена гормональная активность агонистов экдистероидов из группы 1,2-диацилгидразинов путем биотестов *in vitro* с использованием разнообразных линий клеток насекомых. Инсектицидная активность диацилгидразинов является наиболее важной в практическом отношении и поэтому изучается в настоящее время весьма интенсивно. Синтезировано более 50-ти соединений, обладающих гормональной и инсектицидной активностью к большому числу насекомых-вредителей из разных отрядов. Так, агонист экдизона RH-5992 является новым нестероидным агонистом экдистероидов, обладающим высокой селективностью действия относительно чешуекрылых. Оценено его влияние на смертность, длительность личиночного развития, вес гусениц, вес шелкоотделительной железы *Bombyx mori* [63]. Установлена токсичность двух агонистов экдизона, галофенозида и метоксифенозида для жука *Harmonia axyridis* [64]. К новым диацилгидразиновым инсектицидам относится и хромофенозид, который имитирует действие экдизона и обладает отличной эффективностью против гусениц, вредящих различным сельскохозяйственным культурам. В полевых опытах по борьбе с гусеницами *Archips*

fuscocupreanus очень хорошие результаты дало опрыскивание листьев при концентрации действующего вещества 25–50 ppm [65]. Содержание RH-5849, тебуфенозида, галофенозида или метоксифенозида в диете гусениц последнего возраста вызвало преждевременную линьку, ведущую к гибели. По токсичности эти соединения располагались в следующем порядке: метоксифенозид > тебуфенозид > галофенозид > RH-5849. Установлено отрицательное воздействие агониста тебуфенозида на активность клеток эпителия средней кишки листовертки *Choristoneura fumiferana* [66].

При добавлении в диету гусениц *Plodia interpunctella* и *Chrysodeixis chalcites* тебуфенозида и метоксифенозида обнаружено, что эти препараты подавляют рост веса гусениц (увеличение веса за 2 дня в контроле – 400%, в опыте – 50%); признаки преждевременной линьки: отслоение головной капсулы и прекращение питания. Смертность гусениц в опыте доходила до 90–100%, в контроле – не больше 10% [67; 68]. После топикальной обработки гусениц *Spodoptera maurita* предпоследнего и последнего возраста, а также молодых куколок разными дозами дифторбензурана (от 0,5 до 40 мкг/особь) зарегистрированы нарушения линьки и формирование особей со смешанными признаками (личиночно-куколочные), дефектных куколок и имаго [69]. Обработка гусениц последнего возраста мультирезистентной популяции *Spodoptera littoralis* четырьмя дибензоилгидразинами (RH-2485, RH-5992, RH-0345, RH-5849) приводила к преждевременной линьке насекомых, которая вызывала их гибель. Наиболее токсичным был RH-2485 [70]. Высокие дозы и концентрации тебуфенозида (≥ 100 нг/гусеницу и $\geq 0,001\%$) при топикальной и пероральной обработке *Dendrolimus pini* были токсичны для гусениц и снижали интенсивность их питания [71].

При воздействии RH-5849 на куколок табачного бражника *Manduca sexta* наблюдалось мгновенное прекращение диапаузы, причем имагинальное развитие после этого шло нормально, и нормально выходили бабочки. Более высокие дозы (1–2 мкг/г веса) вызывали появление имаго с деформированными крыльями. При дозах более 2,5 мкг/г веса происходило ненормальное развитие, и имаго не могло выйти из куколочной шкурки [72]. Инъекции тебуфенозида вызывали у нимф II возраста *Blatta orientalis* паралич, и они погибали [73], а в отношении 24-часовых куколок *Hyposoter didymator* препарат не оказывал влияния на вылупление имаго паразитоида [74]. При топическом нанесении RH-0345 на свежеслинявших куколок *Tenebrio molitor* происходили изменения в покровах: аполизис куколочной кутикулы и нарастание нового кутикулярного слоя, возрастала толщина новой кутикулы [75]. Новый нестероидный агонист № 200013 вызывает преждевременную линьку у гусениц *Helicoverpa armigera* [76]. Агонисты экдизона, относящиеся к классу биацилгидрозинов, являются новым поколением инсектицидных соединений, которые вызывают преждевременную летальную линьку у обработанных чувствительных насекомых, а RH-5849 токсичен для широкого круга насекомых [65].

Помимо общих токсических эффектов, экдистероиды и их аналоги оказались активными так же, как селективные ингибиторы развития поло-

вого аппарата насекомых. Эти соединения, таким образом, представляют собой новый класс хемотриплянтов насекомых [53]. Так, производные андростана, прегнана и холестана в больших дозах ингибировали созревание яичников и откладку яиц у самок комнатной мухи *Musca domestica*. Агонист экдизона галофенозид действует на прилежащие тела и физиологию размножения термита *Coptotermes formosanus*. Топическое нанесение 5 мкг нестероидного агониста галофенозида на самок и самцов приводит к значительному снижению отложенных яиц [77]. Ряд авторов [78–82] указывают на овоцидную и ларвицидную активность агонистов экдистероидов из ряда диацилгидразинов. Они сильно снижают плодовитость чешуекрылых и вызывают накопление вителлогенина в гемолимфе. Самцы *Argyrotaenia velutinana* и *Choristoneura rosaceana* после пребывания на поверхности, обработанной метоксифенозидом, не проявляли призывного поведения в присутствии самок. Самки этого вида после сходной экспозиции спаривались с необработанными самцами с той частотой, что и контрольные. Агонист экдизона, каким является метоксифенозид, отрицательно влиял на половое поведение самцов и в меньшей степени на поведение самок [83].

Умеренным токсическим действием обладают также близкие по структуре природным гормонам синтетические аналоги экдистероидов, разработке специальных методов получения которых посвящено большое число работ [54; 59; 85–87].

Таким образом, это новое поколение инсектицидов находит все большее применение, их производство экономически выгодно, они обладают селективностью действия и для проявления инсектицидного эффекта не требуются больших доз, что делает агонистов экдистероидов из группы диацилгидразинов перспективными в борьбе с насекомыми-вредителями.

Регуляция роста популяций насекомых-вредителей осуществляется с помощью экстрактов растений, обладающих биологической активностью. Установлено, что настойки и экстракты из растений, содержащих экдистероиды, имеют значительно более высокую биологическую активность, чем химически изолированные и высокоочищенные вещества растений [88]. Основная масса работ посвящена использованию экстрактов растений для борьбы с насекомыми-вредителями, т.е. для уменьшения численности их популяций [89–94]. Экстракты растений в основном применяются для опрыскивания кормовых растений насекомых-фитофагов. Экстракты действуют в основном как антифиданты, т.е. вызывают пищевое отравление [95–98].

Неочищенные растительные экстракты в смеси с минеральным маслом предлагается использовать в системе интегрированной защиты культурных растений от листовёртки *Cydia pomonella* [99]. В лабораторных условиях выявлено существенное снижение питания как гусениц непарного шелкопряда, так и личинок колорадского жука под влиянием экстракта Нима. Таким образом, экстракт выступает в качестве репеллента как для олигофагов, так и для полифагов. В качестве препарата биологического происхождения Ним используется в программах интегрированной борьбы с вредителями [100].

Обнаружено влияние экстрактов растений на яйцекладку насекомых. Так, установлено, что действие неочищенных экстрактов из сухих листьев ряда растений подавляет откладку яиц капустной моли более чем на 40% по сравнению с контролем [101], а экстракт нима сильно снижает количество откладываемых яиц и уровень вылупляемости усача *Apriona germari* [102].

Обобщая примеры использования экстрактов растений для подавления численности насекомых-вредителей, можно сделать вывод о перспективности этого пути применения биологических активных соединений растений. Но биологически активные вещества можно использовать для регуляции численности не только вредных, но и полезных насекомых (тутового, дубового шелкопряда, медоносной пчелы), а также при разведении культур насекомых, необходимых для получения трихограмм в целях биологической борьбы, получения биопрепаратов для повышения жизнеспособности и продуктивности зоокультур насекомых, применяемых в качестве корма для лабораторных популяций птиц, пресмыкающихся, млекопитающих, лекарственных препаратов на основе культур насекомых и других целей [103; 104]. Например, установлено положительное влияние экстрактов *Tribulus terrestris* и *Psoralea coryleifolia* на продуктивность *Bombyx mori* [105]. Успешно используются водные экстракты биомассы *Quercus robur* при выращивании *Antheraea pernyi* на нетрадиционном корме. Скармливание гусеницам листьев граба, ежедневно обрабатываемых экстрактами биомассы дуба черешчатого, способствует нормальному развитию дубового шелкопряда на нетрадиционном корме, повышению его жизнеспособности, шелкопродуктивности и устойчивости к микроспоридиозу [106–108]. Патентуется состав, включающий растительные экстракты для выращивания мух *Lucilia*, *Sarcophaga*, *Calliphora* [109]. При добавлении экстракта растения *Ganoderma lucidum* в питательную среду для личинок дроздофилы отмечено, что отрождение мух происходило быстрее, а численность их потомства выше, чем на контрольной среде [110]. По данным Ю.Д. Холодовой [111], наблюдается увеличение численности насекомых под влиянием фитоэкидизона в малых концентрациях, что позволяет рекомендовать их в качестве добавок при разведении полезных насекомых – трихограммы и пчелы.

На сегодняшний день, исходя из активности и доступности, практическое значение имеют и фитоэкидстероиды, они содержатся практически во всех растительных объектах, но различия в уровнях концентрации достигают огромных величин – 8–9 порядков [112; 113]. Ряд авторов [84; 86; 114; 115] выдвигают предположения, что фитоэкидстероиды являются аллелохимическими токсинами и антифидантами для неадаптированных видов насекомых – фитофагов. Эта точка зрения соответствует общей концепции о роли веществ, вторичного обмена растений как защитных факторов. Фитоэкидстероиды рассматриваются как часть многокомплексной химической защитной стратегии, которая выработалась в процессе коэволюции растений и растительноядных беспозвоночных [84; 86; 116]. Согласно одной из наиболее обоснованных гипотез, фитоэкидстероиды являются аллелохимическими токсинами и антифи-

дантами для неадаптированных видов беспозвоночных – фитофагов [117]. Эффект от экзогенных фитоэктистероидов существенно зависит от вида насекомого, стадии его развития, концентрации фитоэктистероидов, способа их введения в организм насекомого. Например, саранча перелетная – *Locusta migratoria* устойчива к очень высоким концентрациям фитоэктистероидов в диете (400–1000 м.д. 20-гидроксиэктидизона), а капустница – *Pieris brassicae* и капустная совка – *Mamestra brassicae* прекращают питаться при содержании в пище всего 5–60 м.д. 20-гидроксиэктидизона [118].

Добавление в пищу личинок *Bombyx mori* и *Pectinophora gossypiella* 20-гидроксиэктидизона, циастерона, аюгастерона С и понастерона А приводило к нарушению процесса линьки, которое проявлялось в образовании лишних головных капсул и в присутствии остатков старой кутикулы. В результате нарушались функции ротового аппарата, движения личинок, и они погибали. Наиболее активным ингибитором линьки и роста оказался понастерон А [119]. В результате исследования 15 различных фитоэктистероидов, выделенных из ряда центральноазиатских растений, установлено, что наибольшую гормональную активность для *Sarcophaga bullata* (Diptera) и *Dermestes vulpinus* (Coleoptera) проявил туркестерон, тогда как *Galleria mellonella* (Lepidoptera) была наиболее чувствительна к циастерону [120]. Вышеуказанными авторами было высказано предположение, что растения избирательно защищают себя от тех или иных видов насекомых, чувствительных к конкретным фитоэктистероидам.

Л. Дайненом [116] установлено, что гусеницы видов моно- и олигофагов, питающихся не содержащими эктистероиды растениями, отторгают пищу, в которую добавлен 20-гидроксиэктидизон в очень низкой концентрации. Во вторую категорию попали гусеницы олигофагов, которые в природе питаются растениями, содержащими значительную долю эктистероидов. Эти виды чешуекрылых устойчивы к низким концентрациям эктистероидов в диете, но высокие концентрации приводят к нарушениям развития. К третьей группе чешуекрылых относятся полифаги, круг кормовых растений которых включает большое количество видов с высоким содержанием фитоэктистероидов. Гусеницы видов 3-й группы устойчивы к высоким концентрациям 20-гидроксиэктидизона в диете благодаря наличию у них различных механизмов детоксикации экзогенных эктистероидов, выработавшихся в процессе коэволюции. Согласно данным К.Г. Уфимцева и соавторов [121], включение в состав экспериментальных питательных сред экстракта подземной фитомассы и суммы эктистероидов серпухи венценосной и воспитание на этих средах гусениц *Mamestra brassicae*, *Spodoptera littoralis* и *Ostrima nubilalis* показали, что эктистероидсодержащие добавки оказывали сильное репеллентное и токсическое действие особенно на гусениц I возраста обоих видов чешуекрылых. Погружение гусениц мельничной огевки *Ephestia kühniella* последнего возраста в растворы эктистероидов различной концентрации, выделенных из подземной части серпухи венценосной, приводило к проявлению трех конкурирующих эффектов – токсическому, адаптогенному и гормональному [122–124].

Проявление токсического и адаптогенного действия фитоэкдистероидов определялось величиной смертности гусениц по отношению к контролю, гормональный эффект определялся по количеству образовавшихся куколок и выходу имаго. Оба эффекта свидетельствуют в пользу перспективы использования фитоэкдистероидов в качестве инсектицидов нового поколения, позволяющих регулировать численность насекомых-фитофагов. Л. Дайнен [116] считает, что трудно предвидеть, как очищенные экдистероиды могут быть использованы в качестве средства для борьбы с насекомыми, но они представляют значительный интерес при использовании их в качестве аналогов соединений нестероидной природы, например, диацилгидразинов. Дело в том, что хотя среди насекомых имеются отдельные виды, весьма чувствительные к фитоэкдистероидам, все же к настоящему времени значительное число их сумело адаптироваться к этим веществам.

Таким образом, в биологической регуляции численности насекомых-вредителей достаточно широко используются экдистероидсодержащие соединения, обладающие пестицидным характером действия.

Следует отметить, что в практике сумма фитоэкдистероидов, а также отдельно выделенные соединения применяются для повышения жизнеспособности лабораторных культур и полезных насекомых. Согласно данным М.С. Мороза [125–128], внесение в диету кольчатого, непарного и дубового шелкопрядов оптимальных доз фитоэкдистероидов из соцветий *Serratula inermis* улучшает жизнеспособность гусениц, повышает продуктивность шелкопрядов. Это имеет практическое значение при разведении китайского дубового шелкопряда с целью получения шелковой продукции и биологически активных веществ из его куколок [129]. Увеличение массы яиц в кладках самок дубового шелкопряда под воздействием фитоэкдистероидов согласуется с результатами исследований влияния экзогенного 20-гидроксиэкдизона на мутантных особей *giant egg* у *Bombyx mori* [130]. Авторы исследований утверждают, что в результате инъекции куколкам-самкам экзогенного 20-гидроксиэкдизона опытные бабочки тутового шелкопряда откладывали более крупные яйца, которые по массе превышали контрольные. Известно, что комплексные экдистероидсодержащие субстанции обладают значительно более высокой активностью, чем химически изолированные соединения [131; 132]. Сравнительная биологическая активность экдистероидсодержащих растений рода *Serratula* и *Rhaponticum* изучалась Ш.Г. Ганиевым [133] в биотестах по индуцированию окукливания личинок насекомых *Musca domestica* L. и *Califora erythroserhala* Mg. Применение стероидного гормона эпибрасинолида в концентрации 0,2 мг/л оказывает стимулирующее действие на половую систему пчелиной матки, увеличивает продолжительность жизни рабочих пчел, приводит к более интенсивному развитию семей [134; 135].

К числу физиологических приемов регулирования роста и развития насекомых относится применение различных минеральных соединений, содержащих макроэлементы [136–138]. Для оптимального функционирования разных органов, а также для роста и развития организма нужен оп-

ределенный баланс между различными элементами. Достоверно известно, что из минеральных компонентов пищи наибольшее значение в обмене веществ насекомого имеют макроэлементы Ca, Mg, P, K [105]. Установлено, что недостаток калия и кальция в листьях шелковицы может привести к чрезмерному напряжению буферных систем организма и сдвигу активной реакции в кишечнике и тканях дубового и тутового шелкопряда в кислую сторону [139]. При недостатке фосфора и калия в листьях цветной капусты и турнепса наблюдались уменьшение массы и задержка окукливания гусениц капустной белянки, а также снижение численности персиковой тли при нехватке фосфорных соединений в корме [140; 141]. Известна положительная роль фосфорных соединений для развития младших возрастов гусениц *Ostrinia nubilalis*, *Tetranichus telarius* и *Laspeyresia strobiliella* [142–144]. В ряде работ [145; 146] отмечено увеличение поврежденности озимой пшеницы хлебным пилильщиком и кукурузы гусеницами *Chilo zonellus* и *Sesamia inferens* при увеличении доз фосфорных удобрений. Содержание гусениц *Manduca sexta* на искусственной и естественной (листья *Datura wrightii*) диетах (приблизительно 0,20; 0,50 и 1,2% фосфора к сухому весу) вызывает значительное увеличение скорости роста, а также сокращение времени до последней линьки [147]. Повышению питательных свойств листьев шелковицы для тутового шелкопряда способствует внесение калийных удобрений [148; 149]. Известны случаи снижения численности персиковой тли при недостатке калия и увеличение плодовитости при повышении его содержания в растениях [140]. Аналогичные сведения приводят и другие авторы [150–153] в отношении паутинного клеща, соснового долгоносика и гессенской мухи. При отсутствии кальция в корме насекомые очень плохо развиваются. В присутствии магния в соке растений у розанной тли увеличивается количество крылатых особей [154]. Также в литературе имеются данные об отрицательном воздействии повышенного содержания минеральных соединений в кормовых растениях на развитие насекомых. Установлено, что избыточное содержание кальция в корме приводит к расстройству дыхания и повышенной смертности непарного шелкопряда [112]. Питание саранчевых растительностью с повышенным содержанием калия уменьшает их двигательную активность [155; 156]. Повышенные дозы фосфорных соединений снижают выживаемость, плодовитость и скорость развития насекомых [157]. Известно также отрицательное влияние повышенных доз калийных удобрений для капустной белянки, капустной тли и персиковой тли [158–162].

Вопрос о влиянии микроэлементов на рост и развитие насекомых находится на начальной стадии изучения. Установлено, что при добавлении в искусственную диету *Bombyx mori* цитрата титана (6,7–52,2 мг/кг) не возникло ускорение их роста и развития. При добавлении в диету редкоземельных элементов (церия и лантана) в дозе 17,4–141,6 мг/кг отмечено слабое ингибирование роста и развития насекомого. Явное ускорение роста и развития гусениц вызывало добавление 1% фосфата железа (2400 мг железа на кг диеты) [163]. При скармливании гусеницам *Antheraea proylei*

листьев *Quercus serrata*, обработанных сульфатом аммония (5 мМ), показано, что экономические и коммерческие показатели гусениц и коконов превосходили таковые на контроле [164]. Благодаря потреблению гусеницами *Bombyx mori* листа шелковицы (*Morus spp.*), который обрабатывали препаратом «Seriboost» (в концентрации 2,0, 2,5 и 3,0 мл/л), содержащим микроэлементы, выход коконов возрастал при концентрации препарата 2,5 мл/л на 12,14%. При этом увеличивалось абсолютное содержание шелка [165]. При подкормке шелковицы (*Morus alba* L.) хлоридом кадмия дозами более 20 мг/кг проявлялась четкая тенденция ухудшения питательных достоинств листьев [166]. Подкормка гусениц тутового шелкопряда селенитом натрия в микродозах способствует увеличению урожайности коконов, шелконосности, средней массы коконов и выходу шелка-сырца [167; 168]. Обработка грены (яиц) тутового шелкопряда фосфорорганическими соединениями в микродозах в третий день инкубации в течение 24 часов положительно влияет на биологические показатели коконов – возрастают их масса и шелконосность на 2,45% по сравнению с контролем [169]. Опрыскивание листьев шелковицы для тутового шелкопряда 0,4%-ным раствором препарата хлорно-кислого магния повышает питательную ценность корма и приводит к повышению жизнеспособности культуры [170].

В последние годы в связи с интенсивным антропогенным прессом на окружающую среду жизнеспособность культур насекомых значительно снижается. Испытание специально разработанных биологически активных комплексных добавок, содержащих макро- и микроэлементы, проводится на культурах тутового, дубового и непарного шелкопрядов, пчел [171–181], при этом отмечена их высокая эффективность в развитии культур насекомых. Для повышения жизнеспособности дубового шелкопряда на Украине используются комплексы минеральных соединений [108; 182–184].

Таким образом, на современном этапе развития энтомологии намечается несколько путей регуляции численности как полезных, так и вредных насекомых с помощью применения биологически активных веществ – агонистов экдистероидов, фитоэкдистероидов и минеральных препаратов, поэтому исследования в данном направлении представляются актуальными и практически ценными.

~ ГЛАВА 2 ~

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились на базе биологического стационара «Щитовка» и в лабораториях биофака ВГУ имени П.М. Машерова в период с 2013 по 2017 г. В качестве объекта исследований использовались:

– **китайский дубовый шелкопряд** – *Antheraea pernyi* G.-M. (Attacidae) – восточно-палеарктический вид; распространен в Приморье, Северном Китае. В XVIII веке завезен в Европу, где акклиматизировался и натурализовался на Пиренейском полуострове и Балеарских островах. В Китае введен в культуру на протяжении последних 300 лет.

В ВГУ имени П.М. Машерова также разводят культуру этого шелкопряда на протяжении 40 лет.

Специализированный вид. Гусеницы питаются преимущественно листом дуба, бука, граба. Могут питаться листом некоторых видов берез. Имеются данные о питании гусениц китайского дубового шелкопряда листом некоторых видов ив [185; 186], малины, лещины [57; 186].

Следовательно, данный вид подходит по классификации Р. Кригера [187] к уровню трофической специализации: питается растениями 2–10 семейств – олигофаг;

– **непарный шелкопряд** – *Lymantria dispar* L. (Lymantriidae) – транспалеарктический вид [188], завезенный в конце XIX века в Северную Америку, где в настоящее время натурализовался и стремительно расширяет свой ареал [189]. Полифаг, потребляющий более 600 видов растений из разных порядков [12]. Биология отдельных популяций вида детально описана в литературе [188; 190–197].

В наших экспериментах были задействованы гусеницы из ряда популяций, обитающих на юго-западе Беларуси. В год, предшествующий сбору грены, все популяции находились в латентном состоянии.

Кормовыми растениями вышеуказанных видов служили береза повислая (*Betula pendula* Roth.), ива корзиночная (*Salix viminalis* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.).

Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом [198]. 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.

Питательную ценность листьев березы определяли по индексам питания [199]:

– коэффициент утилизации корма:

$$КУ = A \cdot C^{-1} \cdot 100\%, \quad (1)$$

где A – усвоенный корм;

C – количество потребленного корма;

– эффективность использования потребленного корма:

$$\text{ЭИП} = P \cdot C^{-1} \cdot 100\%, \quad (2)$$

где P – величина прироста биомассы;

– эффективность использования усвоенного корма:

$$\text{ЭИУ} = P \cdot A^{-1} \cdot 100\%. \quad (3)$$

В процессе исследований учитывались масса, выживаемость и продолжительность развития гусениц по возрастам, масса коконов, куколок и шелковой оболочки, шелконосность коконов, фактическая плодовитость, половой индекс, активность каталазы по Ю.Б. Филипповичу [200] и аспаратаминотрансферазы методом сухой химии.

Выживаемость гусениц определялась по формуле:

$$Ж = \frac{Л \cdot 100\%}{Г}, \quad (4)$$

где $Ж$ – жизнеспособность гусениц в процентах;

$Л, Г$ – количество гусениц соответственно в начале и конце возраста.

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. Второй вариант взят за основу как наиболее оптимальный по показателям развития насекомых.

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. Фактическую плодовитость бабочек определяли путем подсчета яиц в кладках. Учет этих показателей проводился не менее чем на 25–30 экземплярах в каждом варианте концентрации на протяжении 4-х лет по второму варианту обработки корма.

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 в Практикуме по биохимии 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 [201]. Следовательно, перманганат калия не разрушается в крови, имеющей щелочную реакцию, которая достаточно длительное время 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 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.

При исследовании действия 3-хлорфталевого ангидрида в качестве корма использовались срезанные ветви березы бородавчатой. Все эксперименты проводились в трехкратной повторности по 50 гусениц одного дня выхода в каждой (таблица 2.1). Гусениц содержали в полиэтиленовых мешках, а затем в инсектарии.

Таблица 2.1 – Схема опыта по обработке корма и гусениц биостимулятором различной концентрации

Концентрация, %	Варианты обработки корма и гусениц биологически активным веществом					
	1 раз в каждом возрасте после линьки		ежедневно на протяжении I возраста		ежедневно на протяжении всех возрастов	
	число повторностей	число гусениц	число повторностей	число гусениц	число повторностей	число гусениц
0,01	3	150	3	150	3	150
0,001	3	150	3	150	3	150
0,0001	3	150	3	150	3	150
0,00001	3	150	3	150	3	150
Контроль	3	150	3	150	3	150

Обработка листьев и гусениц 3-хлорфталевым ангидридом осуществлялась четырьмя дозами: 0,01%, 0,001%, 0,0001%, 0,00001% (весовой процент химически чистого вещества). 3-хлорфталевый ангидрид в соответствующей дозе предварительно растворяли в 10 мл 96%-ного этанола и полученный раствор переносили в объем водопроводной воды, который был необходим для обработки листьев и гусениц. Контролем служили листья и гусеницы, не обработанные раствором 3-хлорфталевого ангидрида. На 100 г листьев или 50 гусениц расходовалось одинаковое количество раствора, а именно 200 мл раствора каждой концентрации. Обработка производилась ручным пульверизатором. Вещество 3-хлорфталевый ангидрид получено на кафедре химии Витебского госуниверситета под руководством доцента кафедры Г.П. Кудрявцева [202]. Согласно заключению отдела токсикологии Белорусского научно-исследовательского санитарно-гигиенического института 3-хлорфталевый ангидрид относится к группе малотоксичных соединений.

Выкормка гусениц шелкопрядов проводилась на стеллажах инсектария под полиэтиленовой пленкой с использованием срезанных ветвей кор-

мовых растений по методике, разработанной на кафедре зоологии Витебского пединститута [203].

При оценке действия антерина гусеницам скармливали листья березы, ивы и дуба, обработанные водным экстрактом из куколок шелкопряда в концентрациях 5%, 10%, 15% и 20%. В Украине обработанный корм скармливали гусеницам I и II возрастов, а мы решили проверить, как действует экстракт на гусениц V возраста.

Выживаемость гусениц определялась путем их подсчета в начале и конце опыта, а затем выражалась в процентах к начальному количеству гусениц в каждой повторности. Масса коконов и куколок устанавливалась после впадения куколок в диапаузу, так как к этому времени масса коконов стабилизируется [204].

Для взвешивания использовались полуаналитические весы SPU-402. Фактическая плодовитость определялась путем подсчета яиц в кладках в трех повторностях в каждом варианте опыта. Исследования проводились по следующей схеме (таблица 2.2).

Количественная и качественная идентификация свободных аминокислот и их дериватов в куколках дубового шелкопряда проводилась катионообменной хроматографией одноколоночным методом на автоанализаторе аминокислот Т-339М (Чехия) по модифицированному методу J.V. Venson, J.A. Paterson [205].

Экстракты почек березы готовились следующим образом: 100 г высушенных и измельченных почек березы заливали 1 л кипящей воды, настаивали в течение 30–40 мин, фильтровали через марлю и охлаждали [108]. Яйца (грена) обрабатывали экстрактом на 7-й день развития. Для выявления оптимального времени воздействия экстракта на грена дубового и непарного шелкопрядов в новых кормовых условиях был проведен опыт в 3 повторностях по 500 яиц в каждой по следующим вариантам: время выдержки грены в экстракте – 5, 10, 20, 30 мин, контроль – необработанная грена (согласно используемой методике [108]). Оживление грены определяли в каждом варианте на 100 экз. не менее чем в 4 повторностях. Выживаемость устанавливали путем подсчета гусениц в начале и конце опыта, а затем выражали в процентах к начальному количеству гусениц.

Таблица 2.2 – Схема опыта по определению влияния обработки корма водным экстрактом из куколок на жизнеспособность и продуктивность дубового и непарного шелкопрядов на дубе, березе и иве

Вариант опыта	Количество		
	повторностей	гусениц в повторности	общее
1. Контроль (вода)	3	100	300
2. Опыт – 5% раствор экстракта	3	100	300
3. Опыт – 10% раствор экстракта	3	100	300
4. Опыт – 15% раствор экстракта	3	100	300
5. Опыт – 20% раствор экстракта	3	100	300

Активность γ -глутамилтрансферазы, аспартатаминотрансферазы, аланинаминотрансферазы, панкреатинамилазы проводили тест-системами

фирмы Rochse на аппарате «Рефлотрон-4» в гемолимфе гусениц конца V возраста и диапаузирующих куколок. Активность каталазы определялась у гусениц конца V возраста [200].

Исследование влияния витаминно-коферментного препарата на основе гриба *Fus sambucinum* и двойного дигидрофосфата микроэлементов кобальта, цинка, марганца проводили на гусеницах дубового и непарного шелкопрядов, кормовыми растениями которых были дуб, береза, ива. Препараты получены от коллег из НАУ г. Киева. Проводили обработку корма методом опрыскивания листьев перед скармливанием гусеницам на протяжении II–V возрастов. Концентрация водных растворов витаминно-коферментного препарата – 0,01%, 0,1%, 1,0%; двойного дигидрофосфата микроэлементов – 0,1%, 0,01%, 0,001%. Предварительные исследования на березе показали, что двойной дигидрофосфат кобальта, цинка, марганца и витаминно-коферментный препарат грибного происхождения оказывают существенное стимулирующее действие на жизнеспособность дубового и непарного шелкопрядов при концентрациях растворов 0,01% и 1,0% соответственно (таблица 2.3).

Поэтому в дальнейших исследованиях мы использовали только эти концентрации: дигидрофосфат микроэлементов – 0,01% и витаминно-коферментный препарат – 1,0%.

Исследование по изучению влияния экстракта левзеи сафлоровидной (*Rhaponticum carthamoides*) на развитие дубового и непарного шелкопрядов выполнялось на биологическом стационаре «Щитовка» Сенненского района Витебской области на протяжении летних периодов 2014–2015 гг.

Таблица 2.3 – Жизнеспособность гусениц дубового и непарного шелкопрядов на березе в зависимости от концентрации водных растворов биопрепаратов, %

Концентрация, %	Дубовый шелкопряд	Непарный шелкопряд
	Дигидрофосфат микроэлементов	
0,1	67,4±1,1	72,24±0,04
0,01	78,7±0,7	83,0±0,50
0,001	64,4±0,8	70,33±0,70
Концентрация, %	Витаминно-коферментный препарат	
1,0	86,8±0,5	89,30±0,25
0,1	77,6±1,2	79,99±0,36
0,01	68,3±1,1	75,12±0,30
Контроль	63,5±0,5	72,91±0,45

Для опыта брали гусениц I возраста одного дня выхода из яиц. В качестве корма использовали березу бородавчатую. Эксперимент проводили в трехкратной повторности по 30 гусениц в каждой. Корм одинаковой массы для гусениц в начале каждого возраста обрабатывали водными экстрактами левзеи сафлоровидной 0,001% и 0,0001% концентраций объемом 2 мл из расчета на 20 г кормового растения. Гусеницы в опытах питались обработанным кормом в течение трех суток. Через трое суток в опытах и в контроле обработанный корм регулярно, 1 раз в сутки, на протяжении всего

периода развития заменяли на свежий необработанный. Наблюдали за гусеницами в течение всего периода их развития. Обработку корма проводили методом опрыскивания листьев ручным пульверизатором. Экстракты 0,001% и 0,0001% концентраций приготовлены на кафедре ботаники и фармакогнозии Витебского государственного медицинского университета [206]. Контроль – обработка корма дистиллированной водой.

На протяжении каждого возраста фиксировали показатели выживаемости гусениц, продолжительности их развития, массу коконов, шелковой оболочки, шелконосность, плодовитость. Биологические показатели исследовали по общепринятой методике в шелководстве. Взвешивание гусениц, образцов корма и экскрементов производили на электронных весах «Scout». Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом [198].

Работа с препаратом «Биуник-200 СЛ» проводилась на базе стационара биологического факультета «Щитовка» в Сенненском районе Витебской области и в лабораториях кафедры зоологии ВГУ имени П.М. Машерова в период 2015–2017 гг. Объект исследования – непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), кормовое растение – рябина (*Sorbus aucuparia* L.) и дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.), кормовое растение – дуб черешчатый (*Quercus robur* L.).

Для приготовления рабочего раствора мы брали 0,25 мл препарата, с содержанием действующего вещества имидаклоприда 200 г/л, и растворяли его в 1 л дистиллированной воды. Опыт проводили по следующей схеме: гусеницы III возраста содержались в стеклянных сосудах емкостью 1000 см³ по 10 экземпляров в трех повторностях. Корм одинаковой массы в каждой повторности обрабатывали однократно препаратом из пульверизатора, норма расхода препарата – 2 мл на один сосуд. Контроль – обработка такой же массы корма, как и в опыте, 2-мя мл дистиллированной воды на один сосуд в 3-х повторностях. Опытные и контрольные гусеницы содержались при температуре +20–22°C, относительной влажности воздуха 60–80%, при одинаковых условиях освещенности. Гусеницы питались обработанным кормом 3 суток, затем корм изымался и в дальнейшем закладывался только свежий, не обработанный препаратом корм, который менялся по мере его поедания до конца развития гусениц. Гусеницы по одной взвешивались на полуаналитических весах SPU-402 до опыта, через 3 дня после начала опыта и затем в начале и конце каждого возраста до окукливания. Навески веток с листьями и экскременты взвешивали на полуаналитических весах SPU-402. По разнице массы навески веток до и после кормления определяли количество съеденного гусеницами листа. Параллельно взвешивали такие же навески и высушивали для перевода количества съеденной гусеницами пищи в сухой вес [198].

Потерю влаги листом в стеклянных сосудах определяли путем закладки контрольного образца идентичного корма без гусениц. При расчетах потребленного гусеницами корма делали соответствующую поправку. Экскременты высушивались в сушильном шкафу при температуре +65°C. Сухую массу тела гусениц определяли по контрольной группе особей, вос-

питывавшихся в режиме опыта. Полученные данные использовали для расчета эколого-физиологических показателей питания и роста гусениц: КУ, ЭИП, ЭИУ, ОСП и ОСР:

– относительная скорость потребления корма:

ОСП = (масса корма, потребленного за период питания) (средняя масса тела гусеницы за период питания)⁻¹ · (длительность периода питания)⁻¹, мг·мг⁻¹·сутки⁻¹;

– относительная скорость роста:

ОСР = (масса прироста тела гусеницы за период питания) · (средняя масса тела гусеницы за период питания)⁻¹ · (длительность периода питания)⁻¹, мг·мг⁻¹·сутки⁻¹.

Учитывались продолжительность развития и смертность гусениц по возрастам, масса гусениц по возрастам, масса куколок, плодовитость бабочек. Для опыта брались гусеницы одного дня выхода из одной кладки яиц. Летом 2016 г. выкармливали гусениц, полученных из опытных и контрольных кладок яиц, для обнаружения последствий препарата в следующем поколении. Учитывались процент оживления яиц, масса гусениц в начале и конце гусеничной фазы, продолжительность развития и выживаемость гусениц, фактическая плодовитость бабочек.

Для определения влияния агонистов экдистероидов на развитие олиго- и политрофных чешуекрылых в качестве модельных ксенобиотиков были взяты агонисты экдистероидов группы гидразинов 1,2-бис-(3-метоксибензоил)-1-трет-бутилгидразина (R-209), 1,2-бис-(2-метоксибензоил)-1-трет-бутилгидразина (R-211), полученные в лаборатории химии экдистероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси под руководством доктора химических наук Н.В. Ковганко.

Для опыта брали гусениц одного дня выхода из яиц. Опыт проводили в трех повторностях каждый (по 30 гусениц повторности): корм одинаковой массы для гусениц первого возраста обрабатывали однократно водным раствором R-209 и R-211 0,01% и 0,1%-ной концентрации объемом 2 мл один раз и скармливали в начале развития. Наблюдали за гусеницами в течение всего периода их развития. Обработку корма проводили методом опрыскивания листьев. Для приготовления рабочих растворов навеску 1 мг (0,01%) и 10 мг (0,1%) соединения помещали в мерную пробирку, добавляли 0,5 мл этанола, доводили общий объем до 10 мл дистиллированной водой, в которую предварительно добавляли ПАВ ОП-10 (1 капля на 1 л воды). Контроль – дистиллированная вода с добавлением этанола (0,5 мл/10 мл воды) и ПАВ ОП-10 (1 капля/1 л воды). Опытные и контрольные гусеницы содержались в одинаковых емкостях объемом 3000 см³ при температуре 20–22°C, относительной влажности воздуха 70–80% и одинаковых условиях освещенности. Гусеницы первого возраста в опыте питались обработанным кормом в течение трех суток. Через трое суток обработанные листья дуба и березы заменяли на свежие необработанные и дальше кормили только свежим необработанным кормом.

Гусеницы и коконы взвешивались на электронных весах SPU-402. Фактическая плодовитость бабочек определялась числом яиц в кладках. Смертность гусениц устанавливалась числом погибших особей за весь период развития и выражалась в процентах к первоначальному числу гусениц.

Обработку грены дубового шелкопряда на 9-й день развития производили путем погружения ее в водные растворы соединений вышеуказанных концентраций объемом 10 мл на 30 сек. Растворы готовились по ранее предложенной методике. Контроль – обработка грены дистиллированной водой с добавлением этанола (0,5 мл/10 мл воды) и ПАВ ОП-10 (1 капля/1 л воды). После обработки опытную и контрольную грену помещали в бумажные пакеты. Жизнеспособность яиц определяли в каждом варианте. Проводили взвешивание гусениц в момент выхода из яиц. В качестве корма использовали березу бородавчатую. Наблюдали за гусеницами в течение всего периода.

Изучение экзогенного воздействия агонистов экидистероидов на гусениц дубового шелкопряда проводили путем их окунания в водные растворы веществ вышеуказанных концентраций объемом 10 мл на 30 сек. После обработки гусениц помещали на корм – березу бородавчатую и вели наблюдение за их поведением в течение всего периода их развития. Растворы готовились по вышеуказанной методике. Контроль – обработка гусениц дистиллированной водой с добавлением этанола (0,5 мл/10 мл воды) и ПАВ ОП-10 (1 капля/1 л воды). В опытах и в контроле корм для гусениц регулярно, 1 раз в сутки, на протяжении развития заменяли на свежий.

Куколок дубового шелкопряда погружали в водные растворы агонистов экидистероидов вышеуказанных концентраций объемом 10 мл на 1 мин. Обработанных куколок помещали в емкости и наблюдали за их развитием. Контроль – обработка куколок дистиллированной водой с добавлением этанола (0,5 мл/10 мл воды) и ПАВ ОП-10 (1 капля/1 л воды).

Для изучения влияния агонистов экидистероидов на плодовитость дубового шелкопряда проводили локальное нанесение водных растворов соединений вышеуказанных концентраций объемом 10 мкл на среднегрудь самцов и самок имаго в первый день развития. Контроль – обработка имаго дистиллированной водой с добавлением этанола (0,5 мл/10 мл воды) и ПАВ ОП-10 (1 капля/1 л воды). После распаривания бабочек самок помещали в бумажные пакеты для откладки грены. На четвертый день после распаривания отложенную грену счищали со стенок пакетов, дезинфицировали и подсушивали. Затем проводили взвешивание яиц и гусениц после их выхода, оценивали жизнеспособность яиц.

В процессе исследований во всех вариантах опыта учитывали смертность гусениц по возрастам, которую определяли путем подсчета особей в начале и в конце возраста и выражали в процентах.

Продолжительность развития гусениц по возрастам определяли сроком от линьки до линьки. Первый день следующего возраста считали с то-

го момента, когда перелиняло 70% гусениц [207]. Отдельно учитывали время предличиночного сна и продолжительность линьки. Период коконирования определялся с момента появления первых коконов до завивки коконов основной массой гусениц [208].

Взвешивание гусениц производили в каждом возрасте 2 раза: в начале и в конце. 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 электронных весах «Scouth Pro» 400×0,01 г по 2–3 особи одновременно. Только полинявших белоголовых гусениц взвешивали в первые 2 часа после линьки, то есть до начала приема пищи. Конец возраста определяли по уменьшению головной капсулы относительно тела гусениц и по резкому уменьшению количества экскрементов и скорости потребления пищи [185].

Удельную скорость роста рассчитывали по формуле [209]:

$$\frac{\lg V_2 - \lg V_1}{l(t_2 - t_1)}, \quad (5)$$

где V_1 – начальная масса гусениц;

V_2 – конечная масса гусениц;

t_1 – начальное время взвешивания;

t_2 – конечное время взвешивания;

l – модуль перевода натурального логарифма в десятичный (0,4343).

В качестве объекта исследования влияния агонистов на биохимические показатели использовали гусениц V возраста и куколок дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) и непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.). Кормовыми растениями служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) и береза повислая (*Betula pendula* Roth.).

Гомогенат гусениц и куколок 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 Rochse на спектрометре «Рефлотрон-4». В результате анализа надосадочной жидкости определяли содержание глюкозы, мочевой кислоты, триглицеридов, амилазы, холестерина, аспаратаминотрансферазы, γ -глутамилтрансферазы, калия. Содержание белков устанавливалось рефрактометрически [200].

~ ГЛАВА 3 ~

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ АТТРАКТАНТОВ НА РАЗВИТИЕ ОЛИГО- И ПОЛИТРОФНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

3.1 Оценка воздействия растворов KMnO_4 на питание и развитие дубового и непарного шелкопрядов

Установленный нами недостаток содержания марганца в листьях кормовых растений шелкопрядов позволил провести эксперимент по выявлению роли данного микроэлемента в развитии насекомых-фитофагов. Для оценки воздействия раствора KMnO_4 различной концентрации были проведены кормоиспытательные выкормки гусениц дубового и непарного шелкопрядов 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 [210]. В соответствии с этим нами определялась жизнеспособность гусениц первого года кормоиспытательной выкормки в зависимости от вариантов обработки корма с целью выбора лучшего варианта. Результаты исследований приведены в таблице 3.1.

Таблица 3.1 – Жизнеспособность гусениц дубового и непарного шелкопрядов 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	
	дубовый шелкопряд	непарный шелкопряд	дубовый шелкопряд	непарный шелкопряд
0,001	66,4±1,10	69,1±1,23	64,5±1,72	63,8±1,77
0,01	71,3±1,65	78,1±1,41	63,7±1,64	66,7±1,83
0,1	78,6±1,31	86,8±1,35	67,8±1,51	71,3±1,15
1,0	73,1±1,15	77,9±1,14	64,0±1,33	67,0±1,25
Контроль	61,5±1,6	60,9±1,92	62,9±1,05	61,9±1,44

Результаты опыта показали, что обработка корма листа березы один раз в каждом возрасте после линьки практически не оказывает влияния на организм олигофага – дубового шелкопряда и оказывает слабое стимулирующее действие на организм полифага – непарного шелкопряда. Результаты второго варианта обработки корма – ежедневно на протяжении всех возрастов – дали лучшие показатели выживаемости как дубового, так и непарного шелкопрядов. Такой вариант воздействия раствора KMnO_4 действительно оказывает стимулирующее влияние на организм гусениц, что вы-

ражается в росте их выживаемости по всем градациям 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%, а непарного шелкопряда – на 23,9% выше контрольного показателя.

Следует отметить, что полифаг – непарный шелкопряд более чувствителен к изменению концентрации раствора KMnO_4 , показатели жизнеспособности его гусениц достоверно превышают аналогичные данные у дубового шелкопряда, следовательно, непарный шелкопряд обладает более быстрой и сильной реакцией на изменение условий питания, чем олигофаг – дубовый шелкопряд.

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 и непарного шелкопрядов 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 3.2.

Таблица 3.2 – Потребление и утилизация корма гусеницами шелкопрядов при его обработке раствором KMnO_4

Концентрация, %	Дубовый шелкопряд			Непарный шелкопряд		
	съедено корма, г сухой массы/экз.	усвоено корма, г сухой массы/экз.	коэффициент утилизации, %	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	16,9±0,36	5,4±0,17	32,2±0,78
0,01	57,5±1,25	26,6±0,51	46,3±1,40	18,7±0,47	6,5±0,32	34,5±0,81
0,1	63,1±1,10	32,6±0,83	50,7±0,95	22,5±0,55	9,6±0,45	42,6±0,91
1,0	59,7±0,66	29,0±0,53	48,6±1,10	19,6±0,31	7,2±0,26	36,8±0,88
Контроль	54,1±0,78	23,2±0,48	42,9±1,71	16,3±0,25	5,0±0,21	30,7±0,67

Из данных таблицы 3.2 следует, что количество потребленного корма достоверно увеличивается при вариантах обработки корма растворами KMnO_4 – 0,01%, 0,1%, 1,0% концентрации как у гусениц дубового, так и у гусениц непарного шелкопрядов. Утилизация пищи достоверно повышается по отношению к контролю в вариантах обработки корма растворами KMnO_4 следующих концентраций – 0,01%, 0,1% и 1,0% также у обоих видов шелкопрядов.

Наблюдается зависимость утилизации пищи от концентрации раствора KMnO_4 . Так, наиболее эффективно усваивается лист березы, обработанный раствором KMnO_4 0,01% концентрации. Превышение этого вари-

анта воздействия биостимулятора над контролем достигает 8,0% у дубового и 12,0% у непарного шелкопряда при сравнении коэффициентов утилизации пищи. И в данном случае полифаг – непарный шелкопряд лучше использует благоприятное изменение химизма корма для его утилизации, чем олигофаг – дубовый шелкопряд, хотя общие значения утилизации пищи у олигофага сохраняются более высокими, чем у полифага, как было установлено выше (таблица 3.2).

Превышение подъема жизнеспособности непарного шелкопряда над дубовым при воздействии биостимулятора раствора $KMnO_4$ обеспечивает более успешной утилизацией пищи, что позволяет еще раз отметить более быструю и сильную ответную реакцию организма полифага – непарного шелкопряда на изменение питания по сравнению с олигофагом – дубовым шелкопрядом.

Сравнительный анализ продолжительности развития гусениц дубового и непарного шелкопряда под влиянием обработки корма растворами $KMnO_4$ различной концентрации показал, что при применении биостимулятора происходит сокращение периода выкармливания у дубового шелкопряда на 4 дня, а у непарного – на 6 дней в варианте опыта обработки корма 0,1% раствором $KMnO_4$ (таблица 3.3).

Таблица 3.3 – Физиологические показатели развития дубового и непарного шелкопряда при обработке корма раствором $KMnO_4$

Концентрация, %	Дубовый шелкопряд			Непарный шелкопряд		
	продолжительность развития гусениц, сут.	масса гусениц перед окукливанием, г	фактическая плодовитость, шт.	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	54,4±1,14	1,76±0,05	319,2±3,70
0,01	57,7±1,05	14,33±0,53	196,8±4,33	53,3±0,98	1,79±0,09	324,7±3,35
0,1	55,1±0,81	16,35±0,42	216,6±3,41	49,4±1,24	1,95±0,07	345,7±2,70
1,0	56,5±0,54	14,50±0,35	205,5±2,01	52,6±0,49	1,75±0,10	326,3±2,52
Контроль	60,2±0,85	12,81±0,51	169,3±2,17	55,2±0,61	1,61±0,05	295,4±2,71

Наблюдается также достоверное увеличение массы тела гусениц дубового и непарного шелкопряда под воздействием раствора $KMnO_4$ – 0,01%, 0,1% и 1,0% концентраций, причем максимальный прирост массы характерен для гусениц, питавшихся кормом, обработанным раствором $KMnO_4$ 0,1% концентрации (таблица 3.3). В процентном отношении, по сравнению с контролем, масса гусениц дубового шелкопряда возросла на 27,7%, а непарного шелкопряда – на 21,1%, что хорошо согласуется с данными о более успешном использовании корма на прирост массы у чешуекрылых – олигофагов, чем у полифагов.

Применение биостимулятора не нарушило этой закономерности, и некоторое повышение усвоения пищи под воздействием биостимулятора не компенсировало отставание в темпах прироста биомассы у полифага – непарного шелкопряда по сравнению с олигофагом – дубовым шелкопрядом. Общий подъем жизнеспособности шелкопрядов под воздействием биостимулятора – раствора KMnO_4 различной концентрации благотворно отразился на яйцепродукции. Согласно данным таблицы 3.3, плодовитость бабочек как у дубового, так и у непарного шелкопрядов достоверно возрастает во всех вариантах опыта и достигает максимальных значений при варианте обработки корма 0,1% раствором KMnO_4 .

Плодовитость дубового шелкопряда стимулируется воздействием раствора KMnO_4 в большей степени, чем плодовитость непарного. Так, яйцепродукция дубового шелкопряда по отношению к контролю возрастает на 27,8%, а непарного – на 19,0% (в варианте опыта – 0,1% раствор KMnO_4). Это согласуется с общебиологической закономерностью корреляции увеличения плодовитости с увеличением массы тела гусениц [105].

У дубового шелкопряда прирост массы тела под воздействием биостимулятора происходит интенсивнее, чем у непарного шелкопряда, соответственно происходит увеличение яйцепродукции.

Каталаза – важнейший окислительный фермент, отражающий уровень обмена веществ в организме и реагирующий на состав кормового субстрата. Уровень активности каталазы при питании гусениц листом, обработанным растворами KMnO_4 , у непарного шелкопряда выше, чем у дубового шелкопряда, оптимальная концентрация 0,1% (таблица 3.4).

Таблица 3.4 – Активность каталазы гусениц V возраста шелкопрядов в зависимости от обработки корма раствором KMnO_4

Концентрация, %	Активность каталазы (ммк/л гртк. в мин.)	
	дубовый шелкопряд	непарный шелкопряд
0,001	0,59±0,03	0,75±0,05
0,01	0,71±0,03	0,80±0,03
0,1	0,83±0,04	1,21±0,03
1,0	0,67±0,03	0,93±0,01
Контроль	0,51±0,04	0,74±0,01

Итак, полифаг – непарный шелкопряд имеет более высокий уровень активности фермента каталазы по сравнению с олигофагом – дубовым шелкопрядом и, следовательно, обладает более высоким уровнем энергетического обмена.

Активность аспаратаминотрансферазы у гусениц непарного шелкопряда в 2,5 раза выше, чем у гусениц дубового шелкопряда. Аспаратаминотрансфераза – фермент синтеза аспарагиновой кислоты, он играет важную роль в обмене аминокислот, осуществляет связь через α -кетоглутаровую кислоту между белковым, углеводным и жировым об-

менами. Чем выше активность аспаратаминотрансферазы, тем интенсивнее идут процессы обмена веществ в организме насекомого [211].

Следовательно, более высокий уровень активности аспаратаминотрансферазы у гусениц непарного шелкопряда указывает на более высокий уровень обмена веществ в их организме, что согласуется с нашими данными о более высоких затратах энергии пищи на обменные процессы в организме гусениц непарного шелкопряда по сравнению с дубовым шелкопрядом.

Таблица 3.5 – Активность аспаратаминотрансферазы гусениц V возраста шелкопрядов в зависимости от обработки корма раствором KMnO_4

Концентрация, %	Активность аспаратаминотрансферазы, (Е/л)	
	дубовый шелкопряд	непарный шелкопряд
0,001	25,329±0,61	77,83±4,45
0,01	27,25±0,32	81,35±0,25
0,1	29,70±0,55	84,81±2,41
1,0	26,86±0,71	80,43±2,53
Контроль	25,43±0,39	76,75±5,35

Активность аспаратаминотрансферазы повышается под воздействием раствора KMnO_4 по сравнению с контролем у обоих шелкопрядов. Вариант обработки корма 0,1% раствором KMnO_4 является оптимальным согласно данным таблицы 3.5.

3.2 Определение влияния растворов трихлорфталевого ангидрида на показатели развития олиго- и политрофных чешуекрылых

Для оценки воздействия 3-хлорфталевого ангидрида на развитие китайского дубового шелкопряда были проведены кормоиспытательные выкормки на протяжении не менее 4-х поколений, как того требует методика подобного рода исследований. Для оценки вариантов обработки биологически активным веществом наилучшим показателем считается жизнеспособность насекомого на личиночной стадии развития [210]. В соответствии с этим нами определялась жизнеспособность гусениц первого года кормоиспытательной выкормки в зависимости от вариантов обработки гусениц отдельно и корма отдельно с целью выбора лучшего варианта. Результаты исследований приведены в таблицах 3.6–3.7.

Так как 3-хлорфталевого ангидрид является малотоксичным веществом, особое внимание при выборе вариантов мы обращали на длительность воздействия. Результаты опыта показали, что непосредственная обработка гусениц раствором биологически активного вещества различной концентрации не оказывает влияния на организм дубового шелкопряда. Опытные данные не дают достоверных отличий от контроля. Следовательно, обра-

ботка гусениц биологически активным веществом неэффективна, и этот вариант следует исключить из дальнейших исследований.

Таблица 3.6 – Жизнеспособность гусениц дубового шелкопряда в зависимости от варианта обработки биологически активным веществом, %

Концентрация, %	Варианты обработки гусениц биологически активным веществом		
	1 раз в каждом возрасте после линьки	ежедневно на протяжении I возраста	ежедневно на протяжении всех возрастов
0,01	62,5±0,7	61,5±1,3	62,5±0,6
0,001	63,4±1,0	61,9±1,1	61,8±0,9
0,0001	62,9±1,2	62,8±1,0	63,0±1,0
0,00001	61,5±0,9	63,5±0,9	62,4±0,7
Контроль	63,1±0,8	62,9±1,3	63,3±1,2

Таблица 3.7 – Жизнеспособность гусениц дубового шелкопряда в зависимости от варианта обработки корма биологически активным веществом, %

Концентрация, %	Варианты обработки корма биологически активным веществом		
	1 раз в каждом возрасте после линьки	ежедневно на протяжении I возраста	ежедневно на протяжении всех возрастов
0,01	67,6±1,1	32,5±0,5	12,3±0,15
0,001	72,5±0,9	37,9±0,61	18,6±0,25
0,0001	79,8±1,0	48,3±1,01	24,1±0,13
0,00001	73,1±1,15	56,5±0,9	30,5±0,12
Контроль	63,3±1,4	63,1±1,0	62,7±0,9

Данные по обработке биостимулятором различной концентрации корма дубового шелкопряда показали, что попадание 3-хлорфталевого ангидрида внутрь организма вместе с пищей значительно изменяет выживаемость гусениц.

Так, в варианте ежедневного смачивания корма на протяжении всех возрастов жизнеспособность гусениц по сравнению с контролем уменьшилась: при воздействии минимальной концентрации – почти в 2 раза, а при воздействии максимальной концентрации – в 5 раз. Обработка корма ежедневно на протяжении первого возраста гусениц дала несколько лучшие показатели жизнеспособности, чем предыдущий вариант. Наиболее оптимальным выглядит вариант обработки корма для гусениц дубового шелкопряда один раз в каждом возрасте после линьки, в период активного питания. Такой вариант воздействия действительно оказывает стимулирующее влияние на организм гусениц, что выражается в росте их выживаемости по всем грациям концентрации 3-хлорфталевого ангидрида. Анализ воздействия биостимулятора в данном варианте в зависимости от концентрации раствора показал, что концентрация раствора 3-хлорфталевого ангидрида, равная 0,0001%, наиболее оптимальна для обработки корма этим веществом, так как жизнеспособность гусениц на 16,5% выше контрольного пока-

зателя. Таким образом, исследование различных вариантов воздействия биостимулятора на организм гусениц дубового шелкопряда показало, что 3-хлорфталевый ангидрид оказывает стимулирующее воздействие только при оральном попадании внутрь организма вместе с пищей однократно во всех возрастах. Гусеницы первого возраста наиболее чувствительны к токсичности этого вещества, длительное скармливание 3-хлорфталевого ангидрида на протяжении всех возрастов оказывает не стимулирующее, а угнетающее влияние на рост и развитие данного насекомого. В дальнейшей работе мы использовали только вариант обработки корма один раз в каждом возрасте, т.е. тот вариант, который оказался наиболее эффективным из всех изученных вариантов. Эту же методику мы использовали с непарным шелкопрядом, т.к. получили сходные результаты по жизнеспособности гусениц. Многолетние испытания воздействия 3-хлорфталевого ангидрида на организм дубового и непарного шелкопрядов 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 3.8.

Таблица 3.8 – Потребление и утилизация корма гусеницами дубового шелкопряда при его обработке биологически активным веществом

Концентрация, %	Съедено корма, г сух. массы/экз.	Усвоено корма, г сух. массы/экз.	Коэффициент утилизации, %
0,01	26,5±0,56	10,3±0,06	38,8±1,2
0,001	27,3±0,34	11,1±0,09	40,6±1,8
0,0001	27,0±0,29	12,7±0,15	47,1±0,5
0,00001	26,9±0,85	10,8±0,02	40,1±1,25
Контроль	26,8±0,77	9,7±0,01	36,2±0,9

Из данных таблицы 3.8 следует, что количество потребленного корма под воздействием биостимулятора не изменяется и колеблется в пределах 26–27 г сухого вещества на 1 гусеницу за весь период развития, но усвояемость потребленного корма достоверно повышается по отношению к контролю. Причем наблюдается зависимость утилизации пищи от концентрации биостимулятора. Так, наиболее эффективно усваивается гусеницами лист березы, обработанный раствором 3-хлорфталевого ангидрида 0,0001% концентрации.

Превышение этого варианта воздействия над контролем достигает 11% при сравнении коэффициентов утилизации пищи. Анализ значений индексов питания (ЭИП и ЭИУ) показывает (таблица 3.9), что у гусениц варианта воздействия 0,00001% концентрации биостимулятора эффективность использования потребленного корма на прирост массы выше по сравнению с другими вариантами концентрации и превышает контрольный показатель приблизительно на 14%. Эффективность использования усвоенного корма на прирост массы гусениц (ЭИУ) также достоверно превышает контроль и повышается в среднем на 11%.

Таблица 3.9 – Эффективность использования пищи на прирост массы гусениц дубового шелкопряда при обработке корма биологически активным веществом

Концентрация, %	Эффективность использования пищи на прирост массы, % (средние данные за гусеничный период)	
	потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
0,01	35,23±0,64	65,78±0,86
0,001	40,81±1,1	72,02±1,5
0,0001	50,00±1,72	77,69±1,3
0,00001	38,25±1,25	70,69±1,3
Контроль	36,57±0,93	68,60±1,5

Следовательно, 3-хлорфталевый ангидрид в 0,0001% концентрации оказывает положительное влияние на работу пищеварительной системы гусениц, а возможно улучшает кормовые качества листа березы. Из литературных источников нам известно [202; 212], что 3-хлорфталевый ангидрид оказывает стимулирующее воздействие на урожайность и сахаристость таких растений, как сахарная свекла и кормовой люпин. Определение активности ферментов каталазы и аспартатаминотрансферазы в гусеницах после обработки раствором 3-хлорфталевого ангидрида показало, что за время поедания пищи гусеницами в течение 3-х часов наблюдается увеличение активности ферментов в варианте концентрации 0,0001% (таблица 3.10).

Таблица 3.10 – Активность каталазы и аспартатаминотрансферазы в гусеницах V возраста при воздействии биостимулятором

Концентрация, %	Время воздействия, час						
	0	1	2	3	4	5	6
0,01	12,1/2,4	12,2/2,3	12,7/2,5	12,9/2,3	12,8/2,4	12,6/2,4	13,0/2,5
0,001	12,4/2,3	12,6/2,6	13,0/2,4	12,7/2,2	12,3/2,6	11,8/2,7	12,5/2,6
0,0001	13,0/2,4	13,5/2,7	13,4/2,8	13,7/2,8	12,8/2,5	12,6/2,1	12,7/2,2
0,00001	12,7/2,4	12,2/2,4	11,9/2,5	12,5/2,5	12,8/2,2	13,0/2,2	12,9/2,3
Контроль	12,3/2,5	12,8/2,3	12,7/2,4	12,4/2,6	12,9/2,3	12,6/2,4	13,1/2,5

Примечание: в числителе – активность аспартатаминотрансферазы (ед/л), в знаменателе – активность каталазы (мкмоль/л).

Анализ данных таблицы 3.11 показал, что шелконосность коконов относительно контроля возрастает на 34,3% в варианте 0,0001% концентрации 3-хлорфталевого ангидрида. Масса коконов и урожайность коконов в расчете на 1 кг грены также достоверно превышают контрольные показатели. Таким образом, обработка корма биостимулятором установленной концентрации повышает интенсивность белкового обмена гусениц, что приводит к увеличению шелконосности коконов, т.е. к увеличению выхода полезной продукции – шелкового сырья.

Таблица 3.11 – Продуктивность дубового шелкопряда при обработке корма биостимулятором

Концентрация, %	Масса кокона, г	Шелконосность, %	Урожайность коконов с 1 кг грены	Выход полезной продукции с 1 кг полученных коконов	
				шелка	грены
0,01	5,93±0,15	9,4±0,1	330,0±7,56	97,8±1,02	187,7±2,31
0,001	7,40±0,17	10,4±0,4	369,1±6,13	103,1±1,35	217,1±2,93
0,0001	8,10±0,19	12,3±0,15	480,0±11,8	110,5±1,24	241,3±4,51
0,00001	7,56±0,03	11,2±0,1	410,3±7,22	109,0±1,62	221,2±3,01
Контроль	5,81±0,02	9,6±0,2	320,5±5,29	92,2±0,65	183,4±3,16

Таблица 3.12 – Активность каталазы и аспартаминотрансферазы в гусеницах V возраста непарного шелкопряда под воздействием 3-хлорфталевого ангидрида (на протяжении 3-х часов)

Концентрация, %	Активность каталазы, мкмоль/л	Активность аспартаминотрансферазы, ед/л
0,01	5,15±0,07	8,60±0,10
0,001	9,21±0,38	10,57±0,1
0,0001	9,60±0,25	15,57±0,9
0,00001	7,51±0,19	12,68±0,17
Контроль	5,98±0,3	7,87±0,2

Из данных таблицы 3.12 следует, что активность каталазы в гусеницах возрастает на 3,6% к уровню контроля, а аспартаминотрансферазы на 7,5% в варианте с наиболее оптимальной для дубового шелкопряда концентрацией 3-хлорфталевого ангидрида.

Данные, суммированные в таблице 3.13, показывают, что жизнеспособность куколок, грены и плодовитость бабочек дубового шелкопряда в вариантах концентрации биостимулятора 0,0001% достоверно превышают контрольные показатели, что характерно и для варианта 0,001%.

Таблица 3.13 – Репродуктивность дубового шелкопряда при обработке корма 3-хлорфталевым ангидридом

Концентрация, %	Масса куколок, г	Жизнеспособность куколок, %	Фактическая плодовитость, шт.	Жизнеспособность грены, %	Половой индекс
0,01	4,84±0,08	89,52±1,01	179,34±4,05	85,53±1,77	0,49
0,001	5,76±0,1	91,23±1,26	194,21±2,38	92,06±1,15	0,55
0,0001	7,46±0,29	96,84±2,46	233,64±4,1	97,32±1,09	0,60
0,00001	6,05±0,18	94,32±1,02	204,47±4,33	93,35±1,1	0,59
Контроль	5,21±0,15	84,60±2,01	178,00±3,41	85,41±1,15	0,48

Следует отметить, что наблюдается некоторое ускорение обмена веществ под влиянием 3-хлорфталевого ангидрида, что приводит к увеличению массы тела гусениц (таблица 3.14).

Таблица 3.14 – Масса гусениц дубового шелкопряда в зависимости от обработки корма биологически активным веществом различной концентрации

Концентрация, %	Масса гусениц по возрастам					Масса гусениц перед завивкой, г
	Л _I	Л _{II}	Л _{III}	Л _{IV}	Л _V	
0,01	0,008	0,049±0,002	0,20±0,004	1,36±0,07	3,96±0,14	14,02±0,53
0,001	0,008	0,058±0,002	0,22±0,008	2,14±0,04	4,85±0,09	16,35±0,97
0,0001	0,008	0,064±0,001	0,28±0,02	2,37±0,03	5,94±0,12	20,87±0,22
0,00001	0,008	0,058±0,001	0,23±0,01	1,57±0,04	5,31±0,1	17,08±0,75
Контроль	0,008	0,052±0,002	0,20±0,01	1,23±0,02	3,87±0,13	13,58±0,65

Изучение продолжительности развития гусениц дубового шелкопряда имеет особенную значимость, так как срок развития гусениц определяет собой сроки выкормки и уровень материальных затрат. Поэтому сокращение периода выкормки гусениц почти на 7 дней при применении биостимулятора (таблица 3.15) представляет важное экономическое значение.

Таблица 3.15 – Продолжительность развития гусениц дубового шелкопряда в зависимости от концентрации биостимулятора

Концентрация, %	Возраст гусениц, сут.					Весь период развития, сут.
	Л _I	Л _{II}	Л _{III}	Л _{IV}	Л _V	
0,01	6,2±0,03	7,7±0,09	9,8±0,07	13,6±0,2	21,7±0,15	56,5±1,12
0,001	6,3±0,05	7,3±0,01	8,9±0,06	12,9±0,2	21,8±0,13	54,1±1,05
0,0001	6,2±0,05	6,5±0,02	8,0±0,03	10,4±0,1	18,2±0,2	49,6±0,54
0,00001	6,3±0,01	7,6±0,01	8,9±0,05	12,5±0,07	20,6±0,1	53,4±0,4
Контроль	6,1±0,03	8,6±0,04	9,5±0,05	14,1±0,1	22,3±0,4	56,2±0,81

Анализ данных таблицы 3.15 показывает, что ускорение развития гусениц происходит, в основном, за счет сокращения сроков развития гусениц старших возрастов по сравнению с контролем. К этому времени нарастают процессы ускорения потребления корма и эффективности использования усвоенного корма на построение тканей тела под влиянием 3-хлорфталевого ангидрида.

По данным таблицы 3.16 смертность опытных гусениц непарного шелкопряда при воздействии 3-хлорфталевого ангидрида не отличалась от контроля. Масса гусениц увеличилась примерно на 24,0%, плодовитость

возросла на 20,0% по сравнению с контролем. Питание гусениц листом, обработанным биостимулятором концентрации 0,0001%, привело к уменьшению продолжительности развития на 3-е суток, увеличению массы гусениц примерно на 15,0%, плодовитости на 10,0–12,0% по сравнению с контролем.

Таблица 3.16 – Влияние 3-хлорфталевого ангидрида на процессы жизнедеятельности непарного шелкопряда

Концентрация, %	Продолжительность развития гусениц, сут.	Смертность гусениц, %	Масса гусениц перед окукливанием, г	Масса куколки, г	Фактическая плодовитость шт.
0,01	49,3±0,4	8,8±0,2	0,89±0,04	0,52±0,01	176,6±8,3
0,001	46,1±1,1	8,1±0,1	1,15±0,01	0,81±0,01	200,5±7,3
0,0001	44,3±0,9	5,0±0,1	1,31±0,10	0,84±0,01	220,5±8,1
0,00001	45,2±0,6	5,8±0,1	1,17±0,06	0,73±0,01	205,2±12,1
Контроль	47,3±0,7	6,3±0,1	0,95±0,11	0,64±0,01	190,7±9,1

Рассмотрим, как влияет биостимулятор на питание полифага – непарного шелкопряда при введении его в организм вместе с пищей (таблица 3.17).

Таблица 3.17 – Изменение индексов питания гусениц V возраста непарного шелкопряда при обработке корма 3-хлорфталевым ангидридом

Концентрация, %	Период активного питания, сут.	Прирост сухой массы, г/экз.	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, % (КУ)	Эффективность использования на прирост массы, %	
			сырая масса	сухая масса			ЭИП	ЭИУ
0,01	15,8	0,50	11,4	6,4	1,6	21,0	6,3	27,5
0,001	15,1	0,48	11,3	6,3	1,1	17,5	7,9	25,4
0,0001	14,5	0,60	15,0	8,7	1,9	25,8	9,4	28,5
0,00001	15,6	0,55	15,2	8,9	2,0	22,6	6,2	27,5
Контроль	16,3	0,45	14,9	8,5	1,6	18,8	5,3	27,1

Это влияние выражается в улучшении усвоения листа (КУ) на 6,5% по сравнению с контролем в варианте 0,0001% концентрации. ЭИП возрастает по сравнению с контролем на 3,9%, ЭИУ не отличается от контроля. Следовательно, данное вещество оказывает стимулирующее действие на процессы питания как олигофага, так и полифага.

3.3 Изучение влияния антерина на развитие и питание олиго- и политрофных чешуекрылых

Воздействие антерина на показатели продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда при его выкармливании на разных кормовых растениях в условиях северо-востока Беларуси отражено в таблицах 3.18–3.21.

Таблица 3.18 – Показатели продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда на березе под влиянием водного экстракта из куколок шелкопряда

Варианты 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. Опыт – 5% раствор экстракта	128	5,79±0,09/104,3	5,23±0,11/106,0	305,6±14,2/111,9
3. Опыт – 10% раствор экстракта	142	6,41±0,11/115,5	5,61±0,10/113,8	325,7±9,8/119,3
4. Опыт – 15% раствор экстракта	144	6,29±0,08/113,3	5,63±0,08/114,2	323,1±10,7/118,3
5. Опыт – 20% раствор 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 раствора экстракта на дубе.

Из данных таблицы 3.18 следует, что положительный эффект воздействия антерина на выживаемость гусениц, массу кокона, куколки и фактическую плодовитость имаго на березе начинает проявляться уже при 5%-ной концентрации, максимальная эффективность воздействия экстракта достигается при концентрации 10,0–15,0%. На это указывает увеличение выживаемости гусениц на 49,0%, массы кокона и куколки в среднем на 13,0%, а плодовитости на 16,0% по сравнению с контролем по вариантам опыта обработки корма 10,0–15,0% концентрациями раствора экстракта.

Если учесть, что на Украине сходное повышение жизнеспособности и продуктивности шелкопряда было достигнуто при концентрации раствора экстракта 20,0%, то важно отметить особую чувствительность гусениц V возраста к воздействию антерина при питании листом березы. Стимулирующий эффект экстракта из куколок шелкопряда проявляется в условиях Беларуси при его концентрации в 2 раза меньше, чем на Украине.

Чтобы проверить, что влияет на сдвиг чувствительности гусениц к экстракту, изменение срока воздействия экстракта (не в начале развития гусениц, как на Украине, а в конце) или другое кормовое растение, мы па-

раллельно с выкармливанием гусениц на березе выкармливали гусениц на дубе черешчатом, так как на этом кормовом растении был испытан антерин в условиях Украины. Данные, отражающие результаты обработки листа дуба антерином для питания гусениц V возраста, приведены в таблице 3.19.

Таблица 3.19 – Показатели продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда на дубе под влиянием водного экстракта из куколок шелкопряда

Варианты 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. Опыт – 5% раствор экстракта	130	5,49±0,09/103,6	5,01±0,11/106,0	279,1±13,5/103,4
3. Опыт – 10% раствор экстракта	143	5,71±0,06/107,7	5,18±0,10/113,8	303,2±9,6/112,3
4. Опыт – 15% раствор экстракта	145	5,91±0,09/111,5	5,38±0,07/114,2	307,4±11,8/113,9
5. Опыт – 20% раствор 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 раствора экстракта на дубе.

Величины показателей биологической продуктивности дубового шелкопряда при питании гусениц листом дуба, обработанного растворами антерина различной концентрации, свидетельствуют, что достижение максимальной продуктивности и жизнеспособности происходит так же, как и при питании листом березы под воздействием 10,0–15,0% концентраций антерина, а не 20,0%, 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.

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 варианту опыта 15,0% раствора экстракта на дубе и березе (таблицы 3.18, 3.19), то средняя масса кокона возрастает при питании гусениц листом березы на 7,0%, масса куколки на 4,0%, плодовитость на 4,0% по сравнению с питанием гусениц листом дуба. Выживаемость гусениц как на дубе, так и на березе под воздействием экстракта вышеуказанной концентрации 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 (см. данные колонки «Прототип» в таблицах 3.18, 3.19). Иначе выживаемость гусениц дубового шелкопряда как на дубе, так и на березе даже под воздействием экстракта ниже, чем в условиях Украины, примерно на 5,0%.

Использование в качестве кормового растения для дубового шелкопряда ивы корзиночной (таблица 3.20) 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 контрольных показателей при использовании дуба в качестве кормового растения.

Таблица 3.20 – Показатели продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда на иве под влиянием водного экстракта из куколок шелкопряда

Варианты 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. Опыт – 5% раствор экстракта	131	5,46±0,10/104,0	5,01±0,13/105,9	269,1±18,3/102,7
3. Опыт – 10% раствор экстракта	140	5,62±0,11/107,0	5,16±0,11/109,1	285,9±12,9/109,1
4. Опыт – 15% раствор экстракта	142	5,82±0,15/110,9	5,18±0,17/109,5	295,6±14,5/112,8
5. Опыт – 20% раствор экстракта	136	5,75±0,10/109,5	4,85±0,12/102,5	280,0±15,0/106,9
Прототип*	148	6,19±0,85	5,38±0,79	288±14,0

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

Таким образом, стимулирующий эффект водного экстракта из куколок шелкопряда (антерина) позволяет на непривычном новом корме добиться такого же эффекта, как на оптимальном кормовом растении – дубе черешчатом. Использование же листа березы, обработанного растворами антерина различной концентрации, помогает даже превзойти биологическую продуктивность шелкопряда на его оптимальном кормовом растении.

Итак, использование водного экстракта из куколок дубового шелкопряда (антерина) для выкормки гусениц V возраста на новых кормовых растениях в условиях северо-востока Беларуси показало высокую стимулирующую активность комплекса биологически активных веществ экстракта в новых кормовых условиях и возможность его использования для повышения жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда. Сдвиг сроков обработки корма растворами экстракта с начала на конец развития гусениц приводит к достижению максимального подъема жизнеспособности и продуктивности при уменьшении дозы воздействия с 20,0% до 10,0% концентрации раствора экстракта, то есть

гусеницы V возраста перед завивкой коконов более чувствительны к воздействию биологически активных веществ экстракта из куколок шелкопряда [183].

В природе имеется объект – куколка, содержащая биологическую жидкость между стадиями двух эукариотических организмов – гусеницы и бабочки. В состоянии диапаузы куколка находится 7–8 месяцев. В этом периоде главным является не допустить разрушения низкомолекулярных биорегуляторов и биополимеров жидкости активными формами кислорода. Можно предположить, что именно в этом объекте эволюционно отобрана оптимальная антиоксидантная система, позволяющая пройти этап диапаузы без модификации и потерь молекул, необходимых для формирования бабочки. Поэтому одной из целей исследования явился анализ содержимого куколок китайского дубового шелкопряда и его применение для протекции нарушений обмена веществ, при моделировании окислительного стресса *in vivo*. Исследованиями украинских ученых доказано, что куколки китайского дубового шелкопряда являются эффективным источником многих биологически активных веществ [109]. В связи с этим был проанализирован спектр свободных аминокислот куколок китайского дубового шелкопряда с учетом кормовой базы гусениц (таблица 3.21).

Таблица 3.21 – Спектр свободных аминокислот куколок китайского дубового шелкопряда (моль/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 жидкости куколок китайского дубового шелкопряда должен содержаться оптимальный для синтеза белков эукариотического организма спектр аминокислот. По данным таблицы 3.21, 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 ($19,07 \pm 1,886$), аланин ($18,33 \pm 2,601$), глицин ($17,15 \pm 0,907$), серин ($13,13 \pm 1,711$), треонин ($10,28 \pm 0,272$), гистидин ($10,26 \pm 0,367$), лизин ($8,659 \pm 0,586$), валин ($8,162 \pm 0,193$), пролин ($5,586 \pm 0,409$), лейцин ($4,763 \pm 0,133$), аспарагиновая кислота ($4,700 \pm 0,561$), изолейцин ($4,337 \pm 0,145$), тирозин ($2,530 \pm 0,230$), цитрулин ($2,152 \pm 0,141$), фенилаланин ($1,043 \pm 0,070$), таурин ($1,976 \pm 0,112$), глутаминовая кислота ($0,899 \pm 0,081$), метионин ($0,672 \pm 0,083$), β -аланин ($0,522 \pm 0,029$), этаноламин ($0,227 \pm 0,016$), орнитин ($0,044 \pm 0,001$). Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии не выявлены аминокислоты аспарагин, цистеин и триптофан. По сравнению со спектром свободных аминокислот растений в жидком содержимом куколок содержится больше глицина, лизина, гистидина, пролина и глутамина, 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 3.21), что при питании гусениц березовыми листьями в куколках содержится больше таурина, аспарагиновой кислоты, глутамина, пролина и фенилаланина и меньше серина, глутаминовой кислоты, аланина, валина, метионина и β -аланина по сравнению с куколками, сформированными из гусениц, питавшихся дубовыми листьями.

Данные о влиянии антерина на развитие полифага – непарного шелкопряда приведены в таблице 3.22. Согласно данным этой таблицы, максимальные показатели выживаемости массы гусениц, куколок и плодовитости непарного шелкопряда приходятся на четвертый вариант опыта (15% раствор экстракта). Это согласуется с данными по показателям развития олигофага – дубового шелкопряда по этому варианту опыта и на тех же кормовых растениях. Следовательно, водный экстракт куколок дубового шелкопряда обладает универсальным стимулирующим эффектом, который проявляется независимо от вида насекомого и вида кормового растения.

Таким образом, антерин оказывает сильное аттрактантное воздействие на процессы жизнедеятельности как олигофага – дубового шелкопряда, так и полифага – непарного шелкопряда.

Таблица 3.22 – Влияние антерина на биологические показатели развития непарного шелкопряда

Варианты опыта	Выживаемость гусениц, %	Масса гусениц перед окукливанием, г	Масса куколки, г	Количество яиц в кладке, шт./%
дуб				
1. Контроль (вода)	54,9±0,45	0,75±0,06	0,53±0,003	248,2±2,61
2. Опыт – 5% раствор экстракта	58,23±0,65	1,71±0,001	1,16±0,002	344,9±7,32
3. Опыт – 10% раствор экстракта	56,15±1,2	1,93±0,02	1,25±0,04	322,7±3,67
4. Опыт – 15% раствор экстракта	64,34±0,21	2,23±0,001	1,57±0,001	369,3±4,24
5. Опыт – 20% раствор экстракта	59,24±0,21	1,47±0,001	1,30±0,04	352,9±6,38
береза				
1. Контроль (вода)	60,03±0,66	0,98±0,02	0,65±0,06	162,93±2,13
2. Опыт – 5% раствор экстракта	72,24±0,5	1,5±0,03	1,09±0,01	235,22±4,21
3. Опыт – 10% раствор экстракта	79,31±0,71	1,42±0,04	0,91±0,04	238,8±4,45
4. Опыт – 15% раствор экстракта	83,01±0,77	1,89±0,005	1,39±0,04	271,4±1,3
5. Опыт – 20% раствор экстракта	80,01±0,77	1,31±0,03	0,89±0,04	243,6±3,4
ива				
1. Контроль (вода)	35,12±0,41	0,64±0,01	0,53±0,006	210,9±4,52
2. Опыт – 5% раствор экстракта	42,10±0,15	1,28±0,01	0,83±0,001	283,3±6,3
3. Опыт – 10% раствор экстракта	51,14±0,7	1,32±0,03	0,95±0,001	279,63±3,7
4. Опыт – 15% раствор экстракта	54,62±0,95	1,61±0,005	1,15±0,003	319,23±9,28
5. Опыт – 20% раствор экстракта	47,20±0,95	1,30±0,01	0,90±0,001	290,43±4,7

3.4 Комплексная оценка влияния экстракта из почек березы на процессы жизнедеятельности дубового и непарного шелкопрядов

Метод обработки грены экстрактом почек березы дал хорошие результаты по показателям оживления грены, выживаемости гусениц, массы коконов и шелковой оболочки в вариантах экспозиции 20–30 мин по сравнению с контролем, но на березе эти показатели выше, чем на иве.

Таблица 3.23 – Влияние обработки грены водным экстрактом почек березы на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда

Кормовое растение	Показатель	Варианты экспозиции, мин				Контроль (необработанная гrena)
		5	10	20	30	
Ива	Оживление грены, %	87,46±1,19	90,79±1,21*	96,95±1,34*	94,80±1,65*	82,10±1,98
	Выживаемость гусениц абсолютная, % к контролю	73,95±1,12	79,25±1,16*	84,21±1,45*	83,78±2,03*	70,65±1,74
	Выживаемость гусениц относительная, % к контролю	104,7	112,2	119,2	118,6	100,0
	Масса кокона, г (самки)	6,95±0,11	7,12±0,13	7,53±0,13*	7,51±0,18*	6,59±0,09
	Масса кокона, г (самцы)	4,93±0,05	5,25±0,06	5,56±0,07*	5,47±0,09*	4,61±0,11
	Масса шелковой оболочки, г (самки)	0,69±0,01*	0,76±0,02*	0,95±0,01*	0,93±0,04*	0,54±0,01
	Масса шелковой оболочки, г (самцы)	0,57±0,02*	0,68±0,01*	0,82±0,03*	0,81±0,03*	0,49±0,01
	Шелконосность коконов, % (самки)	9,93±0,22	10,67 ± 0,17*	12,62±0,25*	12,38±0,29*	8,19±0,14
	Шелконосность коконов, % (самцы)	11,56±0,15	12,95±0,35*	14,74±0,38*	14,81±0,31*	10,63±0,41
Береза	Оживление грены, %	90,53±1,52	92,41±1,36*	97,12±1,62*	95,69±1,25*	80,45±1,44
	Выживаемость гусениц абсолютная, % к контролю	72,90±2,51*	84,45±1,95*	93,18±1,33*	91,83±1,51*	63,15±1,41
	Выживаемость гусениц относительная, % к контролю	115,4	133,7	147,6	145,4	100,0
	Масса кокона, г (самки)	7,46±0,10	7,52±0,12	8,25±0,31*	8,21±0,11*	7,13±0,21
	Масса кокона, г (самцы)	5,34±0,16	5,67±0,11	6,05±0,22*	6,10±0,37*	4,89±0,25
	Масса шелковой оболочки, г (самки)	0,78±0,04	0,91±0,02*	1,15±0,07*	1,15±0,10*	0,72±0,02
	Масса шелковой оболочки, г (самцы)	0,66±0,03*	0,78±0,02*	0,91±0,03*	0,87±0,04*	0,55±0,03
	Шелконосность коконов, % (самки)	10,45±0,23	12,11±0,12*	13,94±0,28*	14,01±0,25*	10,11±0,26
	Шелконосность коконов, % (самцы)	12,35±0,14	13,75±0,25*	15,04±0,25*	14,26±0,26*	11,24±0,14

Примечание: * – достоверность различий $P < 0,05$.

Воздействие экстракта приводит на иве к возрастанию выживаемости грены на 13,0%, гусениц на 18,0%, массы коконов на 30,0%, на березе соответственно грены на 15,0%, гусениц на 45,0%, коконов на 35,0% по сравнению с контролем (таблица 3.23).

Для более полной характеристики воздействия экстракта почек березы на течение физиологических процессов в организме шелкопряда определялась активность некоторых ферментов в гемолимфе и гомогенатах гусениц и куколок дубового шелкопряда. Полученные данные по активности каталазы суммированы в таблице 3.24.

Таблица 3.24 – Изменение активности каталазы гусениц V возраста дубового шелкопряда под воздействием экстракта почек березы на разных кормовых растениях (n = 30)

Кормовое растение	Вариант опыта	Активность каталазы, мкмоль/л.
Береза	20 мин	0,39±0,03*
	Контроль	0,28±0,06
Ива	20 мин	0,24±0,01*
	Контроль	0,18±0,02

Примечание: * – достоверность различий $P < 0,05$.

Каталаза – важнейший окислительный фермент, отражающий уровень обмена веществ и реагирующий на состав кормового субстрата. Из данных таблицы 3.24 следует, что уровень активности каталазы у опытных гусениц выше, чем у контрольных, как на березе, так и на иве, что является еще одним подтверждением повышения уровня обмена веществ у дубового шелкопряда под воздействием экстракта почек березы, который, согласно всем вышеприведенным характеристикам жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда, можно назвать биостимулятором.

В то же время установленное нами различие активности каталазы в зависимости от кормового растения четко прослеживается и указывает на большую пригодность листа березы, чем листа ивы, для разведения дубового шелкопряда в условиях Беларуси, так как уровень содержания каталазы у гусениц при питании листом березы выше, чем при питании листом ивы, как в опыте (на 62,5%), так и в контроле (на 55,5%).

Итак, дубовый шелкопряд при питании листом березы имеет более высокий уровень активности каталазы, чем при питании листом ивы, но под воздействием биостимулятора активность каталазы возрастает, причем на березе в большей степени, чем на иве, т.е. различие в активности каталазы на разных кормовых растениях сохраняется, несмотря на влияние биостимулятора. Куколка китайского дубового шелкопряда зимует в состоянии диапаузы и содержит уникальный малоисследованный набор ферментов.

Поэтому полученные нами данные о ферментативной активности γ -глутамилтрансферазы, аспартатаминотрансферазы, аланинаминотрансферазы, панкреатинамилазы, кроме выявления степени воздействия экстракта почек березы на процессы развития и биологическую продуктивность дубового шелкопряда, имеют самостоятельную научную ценность. Данные об активности вышеуказанных ферментов гемолимфы куколок шелкопряда приведены в таблице 3.25.

Таблица 3.25 – Активность некоторых ферментов гемолимфы куколок дубового шелкопряда в зависимости от воздействия экстракта почек березы и кормового растения (n = 30)

Кормовая линия	Вариант опыта	Активность ферментов			
		γ -глутамил-трансфераза, ед/л	аланинамино-трансфераза, ед/л	аспартат-аминотранс-фераза, ед/л	панкреатин-амилаза, ммоль/л
Березовая	20 мин	39,61±1,21*	61,25±3,71*	76,46±7,13*	19,52±2,08*
	Контроль	30,0±1,42	42,63±5,29	53,28±5,21	13,61±0,97
Ивовая	20 мин	32,56±1,23*	38,28±4,48*	39,37±2,52*	17,71±0,91*
	Контроль	21,19±1,51	21,54±2,80	22,73±1,95	14,15±0,77

Примечание: * – достоверность различий $P < 0,05$.

Фермент γ -глутамилтрансфераза играет важную роль в процессах метаболизма, отвечает за биосинтез разнообразных γ -глутамилпептидов в живых организмах, в определенных условиях может осуществлять и гидролитическую функцию, содержится в различных тканях млекопитающих и более низкоорганизованных животных. Так, у тутового шелкопряда этот фермент найден в стенке кишечника, жировом теле, шелкоотделительной железе, глазных тканях, в зародыше и других тканях, причем в каждой из них активность фермента достигает максимальных значений в определенный период развития насекомого [213].

Немногочисленные исследования изменения активности γ -глутамилтрансферазы в онтогенезе позволяют выявить особенность фермента: резкую активацию его деятельности в периоды интенсивного развития и становления организма при его радикальной перестройке. Например, у домашней мухи резкий скачок активности фермента наблюдали в конце личиночной фазы развития: активность фермента удваивалась к моменту превращения личинки в куколку, продолжая расти в последующие 1–2 ч, после чего падала столь же резко и окончательно исчезала в течение 24 ч [214]. Эти наблюдения позволили предположить, что γ -глутамилтрансфераза служит для создания фонда определенных аминокислот в виде их γ -глутамильных производных, которые необходимы организму для реализации последующих стадий развития.

Детальный анализ γ -глутамилтрансферазы в онтогенезе был осуществлен в организме тутового шелкопряда [213]. Пики активности фермента

наблюдались в периоды зарождения тканей, накануне линьки и в периоды полового созревания и достаточно определенно указывали на связь между функционированием фермента и такими важными в жизни насекомого моментами, как линька, тканевая дифференцировка и репродуктивные процессы. Все вышесказанное свидетельствует о важной роли γ -глутамилтрансферазы в обмене веществ живых организмов и насекомых в частности. Поэтому впервые сделанное нами определение активности γ -глутамилтрансферазы в гемолимфе куколок дубового шелкопряда само по себе важно, а прослеживание изменений ее активности под воздействием разнокачественного корма и биостимулятора повышает научную ценность полученных результатов. Итак, в гемолимфе диапаузирующих куколок дубового шелкопряда γ -глутамилтрансфераза есть, и она сохраняет свою довольно высокую активность. Согласно нашим данным по активности каталазы (таблица 3.24), обработка грены дубового шелкопряда водным экстрактом почек березы повышает уровень обмена веществ насекомого как на березе, так и на иве, о чем свидетельствуют и данные об активности γ -глутамилтрансферазы (таблица 3.25).

На березе активность фермента γ -глутамилтрансферазы повышается на 9,6 ед./л по сравнению с контролем, на иве – на 11,3 ед./л. Также четко устанавливается зависимость уровня активности γ -глутамилтрансферазы от вида кормового растения. На березе активность фермента как в опыте, так и в контроле превышает аналогичные показатели на иве приблизительно на 7–9 ед./л. Таким образом, анализ активности одного из важнейших ферментов белкового обмена дубового шелкопряда в зависимости от воздействия экстракта почек березы и вида кормового растения показал, что активность γ -глутамилтрансферазы закономерно возрастает как под воздействием биостимулятора, так и под воздействием более благоприятного для развития насекомого химизма листа березы повислой.

Экспериментальные данные, приведенные в таблице 3.26, показывают, что активность аланинаминотрансферазы – фермента синтеза глицина и аланина – значительно выше в гемолимфе куколок, полученных из грены обработанной экстрактом почек березы, чем в гемолимфе контрольных куколок. Согласно данным М.И. Жуковой и соавт. [215], чем выше метаболический потенциал организма дубового и тутового шелкопрядов (объем шелкопродукции), тем выше активность ферментов синтеза глицина и аланина. Следовательно, повышение активности аланинаминотрансферазы у опытных куколок также указывает на повышение уровня обмена веществ в организме дубового шелкопряда под воздействием экстракта и согласуется с данными об увеличении шелкопродукции (массы кокона и его шелконосности) (таблица 3.23). Видовые отличия березы и ивы по питательности листа влияют на активность аланинаминотрансферазы. На иве она уменьшается по сравнению с березой почти на 20 ед./л.

Аспартаминотрансфераза – фермент синтеза аспарагиновой кислоты, кроме этого он играет важную роль в обмене аминокислот, осуществляя связь через α -кетоглутаровую кислоту между белковым, углеводным и жировым обменами. Чем выше активность аспартаминотрансферазы в тканях тутового шелкопряда, тем интенсивнее идут процессы обмена веществ в организме [211]. Сопоставления биологических показателей дубового шелкопряда (таблица 3.23) с активностью аспартаминотрансферазы (таблица 3.25) показали, что самые высокие значения жизнеспособности (выживаемости яиц и гусениц) и продуктивности (массы коконов, шелконосности) дубового шелкопряда согласуются с самой высокой активностью этого фермента в варианте опыта 20 мин по сравнению с контролем. Активность данного фермента также чутко реагирует на химический состав кормового растения. Активность аспартаминотрансферазы резко уменьшается (почти на 30 ед./л) при выращивании дубового шелкопряда на иве по сравнению с кормлением шелкопряда листом березы. Активность панкреатинамилазы гемолимфы как опытных, так и контрольных куколок отличается незначительно. Этот фермент, согласно нашим данным, в наименьшей степени реагирует на изменение условий питания и воздействие биологически активных веществ экстракта на организм дубового шелкопряда по сравнению с другими изученными ферментами. Воздействие экстракта почек березы при 20-минутной выдержке грены приводит на иве к возрастанию выживаемости грены на 13,0%, гусениц – на 18,0%, массы коконов – на 30%; на березе соответственно грены – на 15,0%, гусениц – на 45,0%, коконов – на 35% по сравнению с контролем. Повышение активности каталазы, γ -глутамилтрансферазы, аспартаминотрансферазы и аланинаминотрансферазы в гемолимфе куколок указывает на повышение уровня обмена веществ в организме дубового шелкопряда под воздействием экстракта почек березы, причем на березе активность ферментов возрастает в большей степени, чем на иве, и различие в активности ферментов сохраняется при воздействии биостимулятора.

Применение для обработки грены непарного шелкопряда экстракта почек березы дало хорошие результаты. Анализ результатов применения обработки грены водным экстрактом почек березы при выращивании гусениц на срезанных ветвях березы (таблица 3.26) как наиболее перспективного кормового растения в Беларуси показал, что предложенный способ повысил шелконосность коконов самок на 2,28%, самцов – на 3,84% по сравнению с контролем (вариант опыта – 20 мин).

Данные, приведенные в таблице 3.25, свидетельствуют также о том, что обработка грены шелкопряда водным экстрактом почек березы с экспозицией 20 мин обеспечила высокий уровень оживления грены, который вырос по сравнению с контролем на 26,5%.

Таблица 3.26 – Влияние обработки грены водным экстрактом почек березы повислой на жизнеспособность и продуктивность непарного шелкопряда

Кормовое растение	Показатель	Варианты экспозиции, мин				Контроль (необработанная гrena)
		5	10	20	30	
Ива	Оживление грены, %	90,33±1,63	93,74±2,15	95,37±1,19	96,02±2,61	82,35±1,43
	Выживаемость гусениц абсолютная, % к контролю	74,41±1,12	78,31±2,61	82,66±2,15	82,51±1,33	70,42±1,37
	Выживаемость гусениц относительная, % к контролю	105,70	111,20	117,84	117,20	100,0
	Масса кокона, г (самки)	7,04±0,12	7,15±0,17	7,39±0,11	7,42±0,11	6,54±0,15
	Масса кокона, г (самцы)	4,81±0,18	4,91±0,10	5,43±0,15	5,49±0,12	4,63±0,15
Береза	Оживление грены, %	89,05±1,35	92,98±1,03	96,32±1,50	96,12±1,53	80,33±1,85
	Выживаемость гусениц абсолютная, % к контролю	68,33±1,33	31,92±1,71	90,61±1,73	89,71±1,96	63,11±1,46
	Выживаемость гусениц относительная, % к контролю	108,3	129,8	143,6	142,2	100,0
	Масса кокона, г (самки)	7,16±0,05	7,35±0,03	7,75±0,07	7,64±0,08	7,04±0,05
	Масса кокона, г (самцы)	5,22±0,03	5,16±0,05	5,71±0,04	5,68±0,03	4,86±0,02

Наблюдалось также значительное увеличение массы коконов самок на 10,0%, самцов – на 17,4% по сравнению с контролем. При применении 5–10-минутной экспозиции экстракта на грену шелкопряда вышеуказанные показатели были выше контрольных, но ниже, чем при 20–30-минутной экспозиции.

Применение данного способа обработки грены при выкармливании гусениц листом ивы (таблица 3.26) также дало более высокие значения вышеуказанных показателей по сравнению с контролем.

Предложенный способ уменьшил продолжительность развития дубового шелкопряда (вариант – 20 мин) на 6 суток у дубового шелкопряда и на 5 суток у непарного шелкопряда на березе по сравнению с контролем и на 6 суток у дубового и 6 суток у непарного соответственно на иве. Фактическая плодовитость увеличилась у дубового шелкопряда (береза) на 26%, у непарного на 7% (береза). На иве фактическая плодовитость у дубового шелкопряда увеличилась на 10%, а у непарного – на 13% по сравнению с контролем (вариант – 20 мин) (таблица 3.27).

Таблица 3.27 – Влияние обработки грены водным экстрактом почек березы повислой на продолжительность развития и плодовитость дубового и непарного шелкопрядов

Название растения	Вариант опыта	Продолжительность развития гусениц, сут.	Фактическая плодовитость, шт.
Дубовый шелкопряд			
Береза	Контроль	60,17±0,85	165,3±2,14
	10 мин	68,13±1,43	129,1±3,3
	20 мин	54,13±0,71	207,83±5,15
	30 мин	57,11±0,92	178,83±2,21
Ива	Контроль	57,08±1,05	168,0±3,41
	10 мин	62,26±1,04	115,1±1,3
	20 мин	51,18±1,17	185,24±3,15
	30 мин	54,24±1,4	173,53±2,79
Непарный шелкопряд			
Береза	Контроль	52,11±0,41	344,9±7,32
	10 мин	59,56±0,82	248,2±2,61
	20 мин	47,21±0,39	369,3±4,24
	30 мин	49,75±1,04	322,7±3,67
Ива	Контроль	57,35±0,45	283,3±6,3
	10 мин	63,01±0,52	210,9±4,52
	20 мин	53,68±0,72	319,23±9,28
	30 мин	57,32±0,33	279,63±3,7

Следовательно, водный экстракт почек березы оказывает достоверное стимулирующее действие, он ускоряет сроки развития и увеличивает плодовитость как у олигофага, так и у полифага.

Таблица 3.28 – Индексы питания гусениц дубового шелкопряда от обработки грены экстрактом почек березы

Вариант 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)
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
10 мин	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
20 мин	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
30 мин	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
Ива									
Контроль	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
10 мин	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
20 мин	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
30 мин	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

51

Таблица 3.29 – Индексы питания гусениц непарного шелкопряда от обработки грены экстрактом почек березы

Вариант 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)
Береза									
Контроль	0,28	0,11	40,5	11,5±0,15	4,6±0,15	0,85±0,02	18,6±0,1	5,7±0,02	20,5±0,8
10 мин	0,33	0,15	50,6	16,8±0,4	7,8±0,1	0,94±0,01	12,1±1,1	5,0±0,15	15,3±0,2
20 мин	0,36	0,15	38,2	13,7±0,12	5,9±0,01	1,62±0,01	27,5±0,4	9,5±0,1	26,8±0,3
30 мин	0,34	0,15	41,8	14,2±0,7	6,3±0,05	1,13±0,03	17,9±0,7	7,7±0,3	22,1±1,9
Ива									
Контроль	0,32	0,12	41,9	13,5±0,4	5,1±0,01	1,53±0,03	30,1±0,2	8,2±0,25	28,3±0,4
10 мин	0,38	0,16	49,6	18,9±0,03	7,9±0,01	1,37±0,02	17,3±0,9	4,9±0,15	21,4±1,2
20 мин	0,40	0,16	37,1	15,0±0,5	6,0±0,03	2,05±0,01	34,1±0,5	10,6±0,14	33,7±0,6
30 мин	0,34	0,14	42,5	14,7±0,2	5,7±0,02	1,60±0,01	28,0±0,6	8,4±0,10	25,9±0,7

Предложенный способ по варианту 20 мин на березе увеличивает коэффициент утилизации на 9% у дубового шелкопряда по сравнению с контролем и на 12% у непарного шелкопряда. На иве КУ увеличился: у дубового на 30%, у непарного на 4%. Эффективность использования на прирост массы потребляемого корма (ЭИП) и усвоенного корма (ЭИУ) соответственно возрастает у дубового шелкопряда на 8% и 9% на березе, на иве – 7% и 6%, у непарного шелкопряда на березе ЭИП возрастает на 3%, ЭИУ на 7%, на иве – ЭИП на 2%, ЭИУ на 6% (таблицы 3.28, 3.29).

Таким образом, утилизация корма и его использование на прирост массы увеличиваются под воздействием экстракта почек березы на грену как у олигофага, так и у полифага.

3.5 Исследование биологической активности минеральных препаратов по показателям развития олиго- и политрофных чешуекрылых

Нами были проведены эксперименты по определению эффективности этих препаратов в качестве стимуляторов развития и продуктивности при обработке листа разных кормовых растений (дуб, береза, ива). Обработка листа дуба водным раствором дигидрофосфатов микроэлементов кобальта, цинка, марганца непосредственно перед скармливанием насекомым обеспечило повышение выживаемости на 11,1%; березы – на 12,5%; ивы – 12,6% и сокращению выкормки на 2–3 суток (таблица 3.30).

При воздействии витаминно-коферментного препарата выживание гусениц было выше контроля на 10,1% – на дубе; 12,0% – на березе; 10,0% – на иве, а продолжительность периода выкормки сократилась на 1–4 суток. Масса коконов самок увеличилась при обработке листьев дуба дигидрофосфатом элементов в 5,5%; березы – 3,7%; ивы – 3,1%, самцов соответственно – 9,3%; 9,3%; 12,0%. Поедание листовой массы, обработанной витаминно-коферментным препаратом, способствовало увеличению массы коконов-самок при выкормке на дубе – 12,3%, березе – 7,9%; иве – 8,5%, соответственно самцов – 26,0%; 31,2%; 24,3%. Применение дигидрофосфатов микроэлементов обусловило повышение содержания шелка в коконе самок по сравнению с контролем при выкормке на дубе, березе и иве соответственно на 0,2%, 1,2%, 6,7% и 0,7%, 1,2%, 0,5% – самцов. При использовании витаминно-коферментного препарата эти показатели превышали контроль у самцов на дубе – 1,2%; березе – 1,2%; иве – 2,0% и самок соответственно – 1,0%; 1,2%; 1,6%.

Количество отложенных яиц было максимальным при обработке листьев ивы как дигидрофосфатом микроэлементов, так и витаминно-коферментным препаратом и увеличилось по сравнению с контролем соответственно на 27,2% и 23,7%.

Таблица 3.30 – Биологические показатели дубового шелкопряда после обработки корма биологически активными препаратами

Показатели	Препараты						Контроль		
	дигидрофосфат микроэлементов			витамино-коферментный препарат			дуб	береза	ива
	дуб	береза	ива	дуб	береза	ива			
Выживаемость гусениц, %	96,0±1,22	94,5±1,26	92,7±1,97	95,0±1,0	94,0±1,2	90,1±1,2	84,9±1,3	82,0±1,8	80,1±2,3
Общая продолжительность периода выкармливания, сутки	46	45	50	47	46	49	48	48	53
Масса кокона самки, мг / % к К	<u>6500±130</u> 105,3	<u>6620±151</u> 103,7	<u>6400±92</u> 103,1	<u>6934±134</u> 112,3	<u>5890±128</u> 107,9	<u>6735±119</u> 108,5	<u>6172±106</u> 100	<u>6383±89</u> 100	<u>6203±148</u> 100
Масса кокона самца, мг / % к К	<u>5079±92</u> 109,3	<u>5030±83</u> 109,3	<u>4952±73</u> 112,5	<u>5853±19</u> 126,0	<u>5776±88</u> 131,2	<u>5471±90</u> 124,3	<u>4644±69</u> 100	<u>4600±70</u> 100	<u>4401±56</u> 100
Шелконосность самки, %	9,17±0,16	9,2±0,13	8,2±0,9	9,95±0,16	9,21±0,21	9,17±0,16	8,94±0,20	8,0±0,13	7,5±0,1
Шелконосность самца, %	10,86±6,18	10,85±0,20	9,28±0,17	11,3±0,2	10,99±0,22	10,71±0,23	10,15±0,27	9,65±0,23	8,79±0,21
Количество отложенных яиц, шт.	<u>276±10</u> 113,1	<u>270±11</u> 110,2	<u>257±14</u> 127,2	<u>298±15</u> 122,1	<u>280±12</u> 114,2	<u>250±21</u> 123,7	<u>244±12</u> 100	<u>245±10</u> 100	<u>202±8</u> 100

Анализ полученных данных свидетельствует о положительном воздействии используемых препаратов в качестве стимуляторов развития и продуктивности дубового шелкопряда на разных кормовых растениях.

Наибольший положительный эффект отмечен при выкармливании гусениц ивовым листом, обработанным дигидрофосфатами микроэлементов и витаминно-коферментным препаратом. Воздействие биостимуляторов обеспечило значительное увеличение выживаемости гусениц, массы коконов, плодовитости самок, выхода шелка и сокращение периода выкармливания.

Наблюдение за питанием гусениц на березе показало, что кормовой рацион гусениц под воздействием витаминно-коферментного препарата уменьшается на 7 г (сырая масса) по сравнению с контролем, а коэффициент утилизации листа березы на 12,5% выше контроля (таблица 3.31).

Таблица 3.31 – Изменение индексов питания дубового шелкопряда на березе под влиянием биопрепаратов

Вариант опыта	Возраст	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, % (КУ)
		сырая масса	сухая масса		
Витаминно-коферментный препарат	Л ₂	0,74±0,09	0,284±0,002	0,197±0,007	69,36±0,31
	Л ₃	3,18±0,14	1,27±0,07	0,83±0,04	65,04±0,26
	Л ₄	10,63±0,19	4,25±0,11	2,80±0,09	65,88±0,20
	Л ₅	39,51±0,24	15,80±0,14	6,21±0,13	39,30±0,13
	Итого	54,02	21,61	10,04	46,53
Дигидрофосфат микроэлементов	Л ₂	0,68±0,07	0,276±0,005	0,165±0,008	59,78±0,39
	Л ₃	3,75±0,16	1,53±0,08	0,76±0,06	49,67±0,27
	Л ₄	13,21±0,11	5,32±0,06	2,17±0,10	40,79±0,24
	Л ₅	48,73±0,23	19,51±0,13	6,08±0,12	31,16±0,16
	Итого	66,37	26,62	9,17	34,56
Контроль	Л ₂	0,65±0,10	0,244±0,005	0,137±0,009	56,14±0,32
	Л ₃	3,69±0,12	1,48±0,07	0,61±0,07	41,21±0,24
	Л ₄	12,83±0,28	5,13±0,11	1,87±0,11	36,45±0,19
	Л ₅	44,38±0,21	17,75±0,12	5,14±0,16	28,95±0,26
	Итого	61,51	24,60	7,75	31,60

Согласно данным таблицы 3.31, питание листом, обработанным дигидрофосфатом микроэлементов, почти не отражается на кормовом рационе гусениц и также улучшает утилизацию корма, но в меньшей степени, чем обработка витаминно-коферментным препаратом.

Эффективность использования пищи на прирост массы в случае обработки листа витаминно-коферментным препаратом увеличивается на 5,0% (ЭИП) и на 8,0% (ЭИУ) по сравнению с контролем (таблица 3.32).

При скармливании гусеницам листа, обработанного дигидрофосфатом микроэлементов, эти показатели также возрастают на 3,5% (ЭИП) и 4,0% (ЭИУ) по сравнению с контролем. Сравнительный анализ индексов

питания дубового шелкопряда при обработке листа березы препаратами показал, что более сильное, стимулирующее процессы питания дубового шелкопряда, воздействие оказывает витаминно-коферментный препарат.

Таблица 3.32 – Эффективность использования пищи на прирост зоомассы гусениц дубового шелкопряда под влиянием биопрепаратов

Вариант опыта	Возраст	Эффективность использования на прирост массы, %	
		потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
Витаминно-коферментный препарат	Л ₂	46,82±0,15	67,51±0,25
	Л ₃	43,88±0,27	67,47±0,36
	Л ₄	51,28±0,30	77,85±0,41
	Л ₅	32,78±0,16	83,41±0,48
	Итого	37,25	80,06
Дигидрофосфат микроэлементов	Л ₂	38,40±0,23	64,24±0,31
	Л ₃	30,72±0,21	61,84±0,45
	Л ₄	31,58±0,31	77,42±0,49
	Л ₅	24,35±0,20	78,13±0,56
	Итого	26,35	76,24
Контроль	Л ₂	27,86±0,14	49,64±0,33
	Л ₃	24,32±0,18	59,02±0,41
	Л ₄	25,72±0,12	70,56±0,39
	Л ₅	22,03±0,11	76,08±0,63
	Итого	23,04	72,91

Эффективность использования пищи на прирост зоомассы гусениц V возраста непарного шелкопряда при обработке листа березы биопрепаратами увеличивается на 4% (ЭИП) и на 6% (ЭИУ) по сравнению с контролем. Следовательно, процессы питания гусениц непарного шелкопряда стимулируются сильнее под воздействием витаминно-коферментного препарата, чем при воздействии дигидрофосфата микроэлементов (таблица 3.33).

Каталаза – один из ключевых окислительно-восстановительных организмов-аэробов, в том числе насекомых. Ее чувствительность к внешним воздействиям может быть использована как показатель степени влияния этих факторов на организм насекомых. В.П. Кубайчук [216], И.И. Чикало [217] установили, что показателем физиологического состояния насекомых может служить уровень активности тканевой каталазы. Каталаза является одним из важнейших ферментов детоксикационного механизма у гусениц и, по-видимому, выступает как антиокислительный фермент, образуя часть вторичной системы защиты от стресса [218; 219]. Активность каталазы характеризует уровень обмена веществ [220], газообмена [221], продуктивности и приспособленности к корму [222]. Н.С. Мороз и В.П. Кубайчук [222] выявили, что чем выше ее активность у гусениц дубового шелкопряда в V возрасте, тем лучше их приспособляемость к корму, выше выживаемость и продуктивность.

Таблица 3.33 – Индексы питания гусениц V возраста непарного шелкопряда в зависимости от обработки корма биопрепаратами

Вариант опыта	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, % КУ	Эффективность использования на прирост массы, %	
	сырая масса	сухая масса			потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
Витаминно-коферментный препарат	11,8±0,17	4,7±0,02	1,93±0,01	41,2±0,4	13,1±0,1	40,0±1,9
Дигидрофосфат микроэлементов	12,5±0,15	4,9±0,01	1,44±0,02	29,5±0,5	9,0±0,3	36,5±2,7
Контроль	10,3±0,2	4,1±0,01	1,37±0,001	33,6±0,5	8,6±0,5	32,1±0,6

У дубового шелкопряда в процессе развития гусениц наблюдалась четкая закономерность изменения активности тканевой каталазы, присутствующая гусеницам чешуекрылых. Максимальная активность фермента отмечалась у только что отродившихся особей. В первом возрасте она резко снижалась и оставалась сравнительно невысокой до начала V возраста, после чего наблюдалось определенное ее повышение. При этом она была максимальной в период личиночного сна и минимальной во время срока питания насекомых (рисунок 3.1).

При кормлении гусениц с первого дня жизни листом березы, обработанным биологически активными препаратами, динамика этого показателя отличалась некоторыми специфическими особенностями. Снижение активности фермента за первые 3 дня жизни у питавшихся обработанным кормом особей было несколько сильнее, чем у питавшихся необработанным кормом (рисунок 3.1). Хотя устойчивой корреляционной связи между активностью каталазы и массой насекомых в нашем опыте не проявилось, необходимо отметить, что в этот период подопытные особи по весовым показателям существенно не отличались от контрольных. В последующие 2 дня на фоне дальнейшего снижения активности тканевой каталазы при питании необработанным листом отмечалось заметное повышение ее у насекомых, питавшихся кормом, обработанным испытываемыми препаратами. Оно совпало с достоверным увеличением массы подопытных гусениц по сравнению с контрольными. В результате на 5 день I возраста этот показатель во всех вариантах был практически одинаковым. В дальнейшем наблюдалось заметное повышение активности каталазы во время сна и первой линьки. В обоих опытных вариантах она была в этот период существенно выше, чем в контроле (рисунок 3.1). В течение II возраста этот пока-

затель оставался стабильно высоким при питании гусениц листом березы, обработанным витаминно-коферментным препаратом. В варианте с обработкой корма дигидрофосфатом микроэлементов активность фермента во время питания снизилась сильнее, и к концу возраста практически не отличалась от соответствующего контрольного показателя.

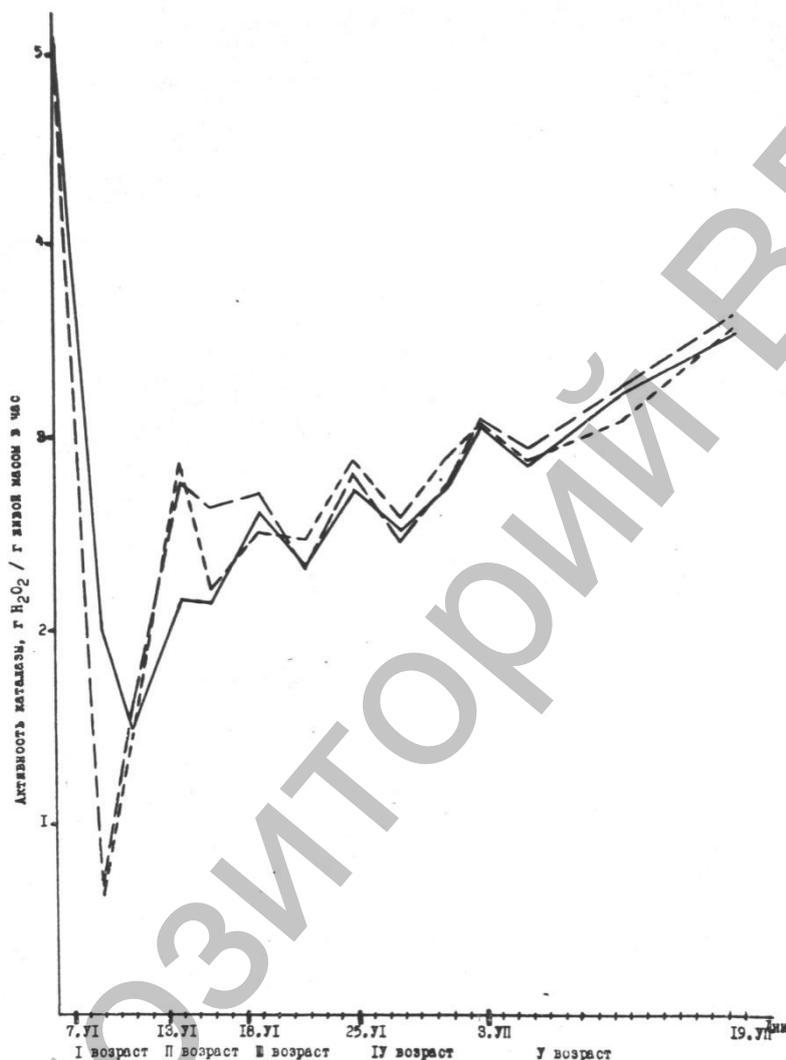


Рисунок 3.1 – Динамика активности тканевой каталазы у гусениц дубового шелкопряда при обработке корма биологически активными препаратами
 ——— контроль; --- – лист, обработанный витаминно-коферментным препаратом; ----- – лист, обработанный дигидрофосфатом микроэлементов

Таким образом, кормление гусениц шелкопряда обработанным кормом в первые дни вызывает кратковременное снижение активности тканевой каталазы без ухудшения биологических показателей насекомых. В большинстве случаев подопытные насекомые превосходили контрольных по уровню активности каталазы и сильнее – по уровню жизнеспособности и продуктивности. Это свидетельствует о существовании определенной связи между активностью тканевой каталазы и биологическими показателями шелкопряда. Она оказалась наиболее четко выраженной у гусениц V возраста.

Данные по активности аспаратаминотрансферазы гомогената гусениц V возраста при обработке листа биопрепаратами приведены в таблице 3.34.

Таблица 3.34 – Активность аспаратаминотрансферазы гомогената гусениц дубового шелкопряда V возраста под воздействием биопрепаратов (Е/л)

Кормовое растение	Препараты	
	витаминно-коферментный	дигидрофосфат микроэлементов
Дуб	30,10±0,31	26,86±0,71
Контроль	24,22±0,45	22,12±0,25
Береза	30,41±0,79	25,32±0,61
Контроль	25,16±0,39	21,01±0,24
Ива	29,70±0,55	25,43±0,39
Контроль	25,80±0,55	21,43±0,39

Следовательно, согласно полученным данным о питании и развитии насекомых, витаминно-коферментный препарат оказывает более сильное стимулирующее влияние на организм дубового и непарного шелкопрядов, чем дигидрофосфат микроэлементов.

3.6 Изучение влияния экстракта левзеи сафлоровидной на развитие и питание дубового и непарного шелкопрядов

По нашим данным (таблица 3.35), после потребления корма, обработанного экстрактом левзеи 0,001% концентрации (1 вариант), продолжительность развития гусениц составила 58 суток – на 6 суток меньше, чем в контроле. Это произошло за счет сокращения периода активного питания на 3 суток, периода сна – на 2 суток и линьки – на 1 сутки по сравнению с контролем.

Гусеницы, которые потребляли лист березы, обработанный 0,0001% экстрактом левзеи (2 вариант), развивались 57 суток – на 7 суток меньше, чем в контроле, за счет сокращения периода активного питания на 5 суток, периода сна и линьки – на 1 сутки. Сравнение темпов развития дубового шелкопряда под воздействием экстрактов 0,001% и 0,0001% концентраций показало, что в двух вариантах опыта продолжительность развития гусениц существенно не отличается. Следовательно, можно предположить, что попадание в организм дубового шелкопряда микродоз фитостероидов вместе с кормом способствует ускорению развития гусениц.

Наблюдение за питанием гусениц показало (таблица 3.36), что количество съеденного корма сырой массы в 1 варианте опыта гусеницами на 6,3 г меньше, чем в контроле. При этом отмечено повышение эффективности утилизации корма (КУ) гусеницами 3,3% по сравнению с контролем.

Таблица 3.35 – Продолжительность развития гусениц дубового шелкопряда после воздействия экстрактов левзеи сафлоровидной

Вариант опыта	Возраст гусениц	Продолжительность развития, сут.			
		Период активного питания	Сон	Линька	Всего
Опрыскивание листа березы 0,001% экстрактом	Л ₁	5,74±0,17	1,27±0,09	1,12±0,10	8,13±0,13
	Л ₂	6,12±0,19	1,15±0,08	1,23±0,07	8,50±0,10
	Л ₃	5,32±0,11	1,35±0,07	1,31±0,03	7,98±0,17
	Л ₄	9,15±0,12	1,47±0,03	1,35±0,02	11,97±0,20
	Л ₅	17,06±0,33	2,16±0,04	2,32±0,08	21,54±0,51
	Всего	43,39±0,91*	7,40±0,22	7,33±0,15	58,12±1,12*
Опрыскивание листа березы 0,0001% экстрактом	Л ₁	5,32±0,11	1,21±0,04	1,12±0,03	7,65±0,12
	Л ₂	6,17±0,13	1,44±0,03	1,32±0,03	8,93±0,19
	Л ₃	5,14±0,18	1,46±0,07	1,38±0,07	7,98±0,37
	Л ₄	8,21±0,21	1,64±0,09	1,61±0,09	11,46±0,21
	Л ₅	16,61±0,30	2,33±0,13	2,41±0,10	21,35±0,34
	Всего	41,52±0,45*	8,08±0,23	7,84±0,19	57,44±1,03*
Контроль (опрыскивание листа березы дистиллированной водой)	Л ₁	6,11±0,17	2,05±0,06	1,15±0,07	9,31±0,15
	Л ₂	6,42±0,11	1,25±0,02	1,27±0,04	8,94±0,24
	Л ₃	5,58±0,25	1,52±0,12	1,25±0,03	8,35±0,40
	Л ₄	9,71±0,04	1,77±0,07	2,30±0,15	13,78±0,22
	Л ₅	18,35±0,37	2,52±0,09	2,81±0,11	23,68±0,54
	Всего	46,17±0,81	9,11±0,36	8,78±0,16	64,06±1,12

Примечание: *P ≤ 0,05.

Таблица 3.36 – Изменение индексов питания китайского дубового шелкопряда под влиянием экстрактов левзеи сафлоровидной

Вариант опыта	Возраст гусениц	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, % (КУ)
		сырая масса	сухая масса		
Опрыскивание листа березы 0,001% экстрактом	Л ₁	0,12±0,04	0,048±0,003	0,044±0,004	91,67±0,57*
	Л ₂	0,67±0,06	0,268±0,005	0,173±0,004	64,55±0,47
	Л ₃	3,25±0,11	1,30±0,05	0,75±0,06	57,69±0,34*
	Л ₄	11,54±0,13	5,34±0,06	2,16±0,08	40,45±0,21
	Л ₅	44,38±0,21*	17,75±0,11	6,25±0,10	35,23±0,15
	Итого	59,96	24,71	9,38	37,96
Опрыскивание листа березы 0,0001% экстрактом	Л ₁	0,115±0,009	0,046±0,004	0,042±0,002	91,30±0,62*
	Л ₂	0,71±0,04	0,284±0,005	0,171±0,005	60,21±0,55
	Л ₃	3,65±0,09	1,46±0,04	0,71±0,05	48,63±0,51
	Л ₄	12,17±0,12	4,87±0,06	2,33±0,07	47,84±0,43*
	Л ₅	41,43±0,26*	16,57±0,13*	6,12±0,09	36,93±0,31
	Итого	58,08	23,23	9,37	40,34
Контроль (опрыскивание листа березы дистиллированной водой)	Л ₁	0,125±0,007	0,050±0,004	0,043±0,003	86,15±0,51
	Л ₂	0,69±0,05	0,276±0,003	0,168±0,002	60,87±0,42
	Л ₃	3,81±0,13	1,52±0,07	0,73±0,04	48,03±0,36
	Л ₄	13,41±0,17	5,36±0,09	2,12±0,05	39,55±0,27
	Л ₅	48,25±0,32	19,30±0,14	6,12±0,07	31,71±0,19
	Итого	66,29	26,51	9,18	34,63

Примечание: *P ≤ 0,05.

Количество потребленного гусеницами корма сырой массы во 2 варианте опыта на 8,2 г меньше, чем в контроле, а эффективность его утилизации (КУ) на 5,7% выше контроля. Сравнение индексов питания дубового шелкопряда в двух вариантах опыта после потребления корма, обработанного экстрактами левзеи сафлоровидной, показало, что во 2 варианте опыта (обработка листа березы 0,001% экстрактом) в течение всего периода развития гусеницы съели корма сырой массы в среднем на 2 г меньше и утилизировали его с большей эффективностью (КУ) на 2,4%, чем в 1 варианте опыта (обработка листа березы 0,0001% экстрактом).

Таблица 3.37 – Эффективность использования пищи на прирост зоомассы гусениц дубового шелкопряда под влиянием экстрактов левзеи сафлоровидной

Вариант опыта	Возраст гусениц	Эффективность использования на прирост массы, %	
		потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
Опрыскивание листа березы 0,001% экстрактом	Л ₁	56,23±0,54*	61,36±0,37*
	Л ₂	44,03±0,46	68,21±0,34
	Л ₃	39,25±0,33*	68,03±0,43
	Л ₄	34,45±0,31	85,18±0,48*
	Л ₅	28,91±0,23	82,08±0,53
	Итого	30,49±0,43*	81,34±0,78*
Опрыскивание листа березы 0,0001% экстрактом	Л ₁	64,34±0,32*	70,47±0,29*
	Л ₂	46,47±0,28	77,19±0,33*
	Л ₃	39,85±0,23*	81,69±0,45*
	Л ₄	40,64±0,41*	84,97±0,47*
	Л ₅	33,42±0,26	90,52±0,54*
	Итого	35,60±0,51*	88,26±0,81*
Контроль (опрыскивание листа березы дистиллированной водой)	Л ₁	40,07±0,45	46,51±0,25
	Л ₂	40,58±0,35	66,67±0,28
	Л ₃	31,75±0,31	65,75±0,34
	Л ₄	30,03±0,23	75,94±0,41
	Л ₅	25,75±0,15	81,21±0,48
	Итого	27,12±0,63	78,32±0,89

Примечание: *P ≤ 0,05.

Данные таблицы 3.37 отражают изменения эффективности использования корма дубовым шелкопрядом на прирост массы. При питании листом березы, обработанным экстрактом левзеи сафлоровидной 0,001% концентрации, гусеницы использовали потребленный корм на прирост массы (ЭИП) на 3,4% лучше, чем в контроле, а усвоенный корм использовали на прирост массы (ЭИУ) на 3,0% с большей эффективностью по сравнению с контролем.

При питании шелкопряда кормом, который обрабатывали 0,0001% экстрактом левзеи, отмечено повышение эффективности использования потребленного корма на прирост зоомассы (ЭИП) у гусениц на 8,5%

по сравнению с контролем, а эффективность использования усвоенного корма на прирост массы (ЭИУ) оказалась выше по сравнению с контролем на 10,0%.

Сравнение показателей питания дубового шелкопряда под воздействием 0,001% и 0,0001% экстрактов левзеи выявило, что во 2 варианте опыта в течение всего периода развития КУ на 2,4% больше, эффективность использования потребленного (ЭИП) и усвоенного (ЭИУ) корма на прирост зоомассы выше на 5,0% и 7,0% соответственно, чем в 1 варианте опыта. Из полученных данных можно сделать вывод о том, что во 2 варианте опыта (0,0001% экстракт) микродозы фитоэкдистероидов оказали наиболее положительное влияние на работу пищеварительной системы шелкопряда, что выражается в улучшении переработки и усвоения нетрадиционного для насекомого корма, о чем свидетельствуют более высокие значения индексов питания гусениц, чем в 1 варианте опыта (0,001% экстракт). Об этом говорят также данные о ходе накопления зоомассы (таблица 3.38).

Таблица 3.38 – Динамика массы гусениц дубового шелкопряда под влиянием экстрактов левзеи сафлоровидной

Масса гусениц, г										
Л ₁	Прирост	Л ₂	Прирост	Л ₃	Прирост	Л ₄	Прирост	Л ₅	Прирост	Перед окукливанием
Опрыскивание листа березы 0,001% экстрактом										
0,007± 0,001	0,048± 0,003*	0,055± 0,004*	0,201± 0,006*	0,256± 0,03	1,03± 0,07	1,29± 0,07	3,49± 0,10	4,78± 0,12	9,74± 0,21	14,52± 0,37*
Опрыскивание листа березы 0,0001% экстрактом										
0,007± 0,001	0,066± 0,002*	0,073± 0,003*	0,22± 0,003*	0,29± 0,02*	1,17± 0,08*	1,47± 0,06	3,77± 0,09	5,24± 0,11	10,54± 0,35	15,78± 0,45*
Контроль (опрыскивание листа березы дистиллированной водой)										
0,007± 0,001	0,034± 0,002	0,041± 0,004	0,179± 0,007	0,22± 0,01	0,93± 0,03	1,15± 0,04	3,14± 0,02	4,29± 0,08	9,02± 1,01	13,31± 0,47

Примечание: *P ≤ 0,05.

Согласно данным таблицы 3.38, после потребления корма, обработанного экстрактом 0,001% концентрации, масса гусениц возрастает и к концу развития примерно на 8,3% превышает контрольный показатель. А в опыте, где гусеницы питались кормом, который обрабатывали 0,0001% экстрактом, масса их увеличивается, и перед окукливанием данный показатель на 15,5% больше по сравнению с контролем. Сравнение данных о ходе накопления массы гусеницами показало, что под воздействием 0,0001% экстракта масса гусениц в конце развития на 8,0% превышает таковую под влиянием 0,001% экстракта.

Таблица 3.39 – Характеристика коконов дубового шелкопряда под влиянием экстрактов левзеи сафлоровидной

Вариант опыта	Масса коконов, г	Масса куколок, г	Шелконосность, %
Опрыскивание листа березы 0,001% экстрактом	5,92±0,16	5,27±0,36	10,97±0,15
Опрыскивание листа березы 0,0001% экстрактом	6,67±0,11*	5,92±0,17*	11,24±0,06*
Контроль (опрыскивание листа березы дистиллированной водой)	5,80±0,13	5,19±0,25	10,52±0,19

Примечание: *P ≤ 0,05.

Из данных таблицы 3.39, следует, что в 1 варианте опыта масса коконов, куколок и шелконосность мало отличается от контроля. Во 2 варианте опыта масса коконов на 13,0% выше, чем в контроле, масса куколок – на 12,3%, а шелконосность больше почти на 1% по сравнению с контролем.

Анализ полученных данных говорит о том, что 0,0001% экстракт левзеи сафлоровидной при контактно-кишечном воздействии в большей степени оказывает положительное влияние на процессы роста и развития дубового и непарного шелкопрядов, чем 0,001% экстракт, что подтверждается более высокими значениями индексов питания гусениц в течение всего периода развития (КУ больше на 2,4% ЭИП и ЭИУ выше на 5,0% и 7,0% соответственно) и достоверным увеличением биологической продуктивности насекомого [223; 224].

Следует отметить, что полифаг – непарный шелкопряд более чувствителен к изменению концентрации экстрактов левзеи сафлоровидной, показатели жизнеспособности его гусениц достоверно превышают аналогичные данные у дубового шелкопряда, следовательно, непарный шелкопряд обладает более быстрой и сильной реакцией на изменение условий питания, чем олигофаг – дубовый шелкопряд (таблица 3.40).

Таблица 3.40 – Жизнеспособность гусениц дубового и непарного шелкопрядов в зависимости от варианта обработки корма экстрактами левзеи сафлоровидной

Концентрация, %	Дубовый шелкопряд	Непарный шелкопряд
0,001	64,8±1,51	71,3±1,15
0,0001	67,0±1,33	75,0±1,25
Контроль	62,9±1,05	64,9±1,44

Наблюдается зависимость утилизации пищи от концентрации экстрактов левзеи сафлоровидной. Так, наиболее эффективно усваивается лист березы, обработанный экстрактом левзеи сафлоровидной 0,001% концентрации. Превышение этого варианта воздействия биостимулятора над контролем достигает 10,0% у непарного шелкопряда. И в данном случае полифаг – не-

парный шелкопряд лучше использует благоприятное изменение химизма корма для его утилизации, чем олигофаг – дубовый шелкопряд (таблица 3.41).

Превышение подъема жизнеспособности непарного шелкопряда над дубовым при воздействии биостимулятора экстрактов левзеи сафлоровидной обеспечивается более успешной утилизацией пищи, что позволяет еще раз отметить более быструю и сильную ответную реакцию организма полифага – непарного шелкопряда на изменение питания по сравнению с олигофагом – дубовым шелкопрядом.

Таблица 3.41 – Потребление и утилизация корма гусеницами V возраста непарного шелкопряда при его обработке экстрактами левзеи сафлоровидной

Концентрация, %	Съедено корма, г сухой массы/экз.	Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, %
0,001	19,6±0,31	7,2±0,26	36,8±0,88
0,0001	22,5±0,55	9,6±0,45	42,6±0,91
Контроль	16,3±0,25	5,0±0,21	30,7±0,67

Сравнительный анализ продолжительности развития гусениц дубового и непарного шелкопрядов под влиянием обработки экстрактами левзеи сафлоровидной различной концентрации показал, что при применении биостимулятора происходит сокращение периода выкармливания у непарного шелкопряда – на 6 дней в варианте опыта обработки корма 0,001% раствором экстрактом левзеи сафлоровидной (таблица 3.42).

Таблица 3.42 – Физиологические показатели развития непарного шелкопряда при обработке корма экстрактами левзеи сафлоровидной

Концентрация, %	Продолжительность развития гусениц, сут.	Масса гусениц перед окукливанием, г	Фактическая плодовитость, шт.
0,001	52,6±0,49	1,75±0,10	326,3±2,52
0,0001	49,4±1,24	1,95±0,07	345,7±2,70
Контроль	55,2±0,61	1,61±0,05	295,4±2,71

Наблюдается также достоверное увеличение массы тела гусениц непарного шелкопряда под воздействием экстрактов левзеи сафлоровидной. В процентном отношении, по сравнению с контролем, масса гусениц возростала на 20,1% (таблица 3.42).

Яйцепродукция непарного шелкопряда по отношению к контролю повышается на 19,0% (в варианте опыта – 0,0001%). Это согласуется с общебиологической закономерностью корреляции увеличения плодовитости с увеличением массы тела гусениц.

Таким образом, сравнительная оценка процессов развития и питания олигофага – дубового шелкопряда и полифага – непарного шелкопряда показала, что экстракт левзеи сафлоровидной в концентрации 0,0001% является аттрактантом.

~ ГЛАВА 4 ~

ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ РЕПЕЛЛЕНТОВ В РАЗВИТИИ ОЛИГО- И ПОЛИТРОФНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

4.1 Исследование репеллентных свойств препарата «Биуник-200 СЛ» при воздействии на процессы жизнедеятельности дубового и непарного шелкопряда

Наблюдение за питанием опытных гусениц непарного шелкопряда показало, что на протяжении 2 часов гусеницы активно питались. Затем их поведение изменилось. Они стали неподвижны, перестали питаться и выделять экскременты в твердом виде, у гусениц начался понос. К концу первых суток после начала опыта 60% гусениц погибло (таблица 4.1).

Оставшиеся в живых опытные гусеницы на исходе первых суток приступили к питанию. О ходе питания гусениц листом рябины, обработанным препаратом, можно судить по количеству выделившихся в течение 3-х суток экскрементов (таблица 4.2).

Анализ поведения гусениц при контакте с биуником указывает на его сильное репеллентное и токсическое действие. Процесс питания практически прекратился в первые сутки контакта с биуником. После того как инсектицид попал с пищей в организм, количество экскрементов, выделяемых гусеницами, уменьшилось по отношению к контролю в 4 раза. Одновременно наблюдалась гибель 60,0% гусениц (таблица 4.1). В последующие двое суток питание обработанным листом оказывало сильное угнетающее действие на процессы пищеварения, о чем свидетельствует ход выделения экскрементов: за вторые сутки – в 2,5 раза меньше; за третьи сутки – почти в 2 раза меньше по сравнению с контролем (таблица 4.2).

Таблица 4.1 – Смертность гусениц непарного шелкопряда под воздействием «Биуника-200 СЛ»

Вариант	Смертность гусениц по возрастам, %						За весь период, %
	Л ₁	Л ₂	Л ₃	Л ₄	Л ₅	Л ₆	
Опыт	0	0	60,0	0	0	0	60,0
Контроль	3,3	0	0	10,9	0	0	14,2

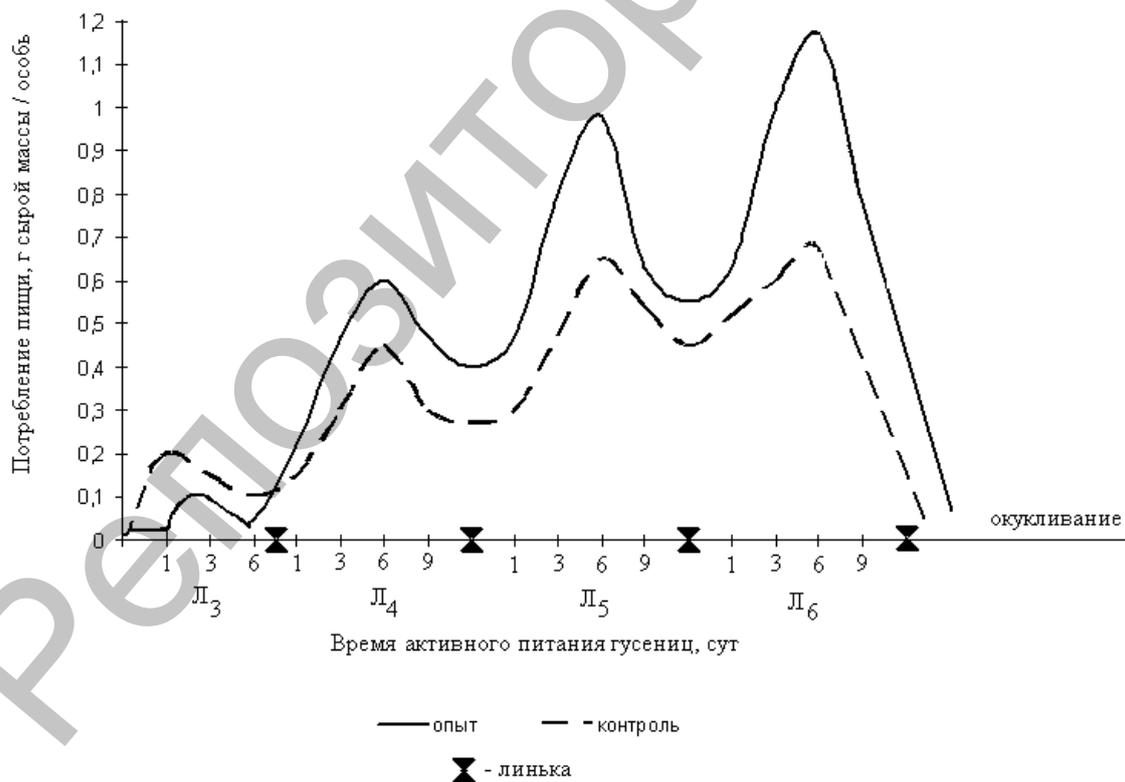
Таблица 4.2 – Интенсивность выделения экскрементов гусеницами непарного шелкопряда при питании листом, обработанным «Биуником-200 СЛ»

Вариант	Количество экскрементов, мг/особь (сырой вес)		
	1-е сутки	2-е сутки	3-и сутки
Опыт	3,7±0,1	7,4±0,1	11,8±0,2
Контроль	16,3±0,5	18,6±0,6	20,4±0,5

Об изменениях процессов питания гусениц непарного шелкопряда под воздействием биуника можно судить по ходу потребления пищи опытными и контрольными гусеницами на протяжении последующих возрастов (рисунок 4.1).

Оставшиеся в живых гусеницы III возраста, пережив шок от попадания яда в их организм, постепенно начали питаться, но съедали свежего необработанного корма в 3 раза меньше, чем в контроле. Только после линьки на IV возраст опытные гусеницы стали потреблять листовы больше, чем в контроле, и такая тенденция сохранилась до конца гусеничного периода (рисунок 4.1).

Гусеницы как бы пытались ускоренным потреблением пищи компенсировать расстройство процессов пищеварения, которое выражалось в поносе после соприкосновения с инсектицидом. Итак, питание листом, обработанным раствором биуника, привело к прекращению потребления такого листа, резкому уменьшению количества выделяемых экскрементов и 60,0%-ной гибели гусениц на начальном этапе контакта с ядом в течение первых суток. На протяжении последующих двух суток гусеницы питались обработанным кормом, но поедали его в меньшем количестве, по сравнению с контролем, и выделяли меньше экскрементов.



Динамика потребления корма (рисунок 4.1) и выделения экскрементов (таблица 4.3) указывают на возникновение пищевой адаптации у гусениц непарного шелкопряда к наличию яда в корме. Возможно, действие яда ослабело по истечении трех суток, как это наблюдалось при изучении опасности конфидора для медоносных пчел [225]. Так или иначе, но выжившие гусеницы приступили к питанию обработанным листом, а когда начали питаться необработанным, их пищевая активность резко возросла и количество потребленного корма за весь гусеничный период (кормовой рацион) превысило контроль на 40,0% (таблица 4.3).

Однако, несмотря на повышенное потребление пищи, опытные гусеницы усваивали корм хуже, чем контрольные, примерно на 18,0% (см. значение КУ, таблица 4.3). Гусеницы использовали потребленный корм на прирост массы (ЭИП) в 2,5 раза хуже, чем в контроле, а усвоенный корм на прирост массы (ЭИУ) несколько лучше, но тоже со значительно меньшей эффективностью, чем в контроле (таблица 4.3).

Таблица 4.3 – Изменение индексов питания гусениц непарного шелкопряда под воздействием препарата «Биуник-200 СЛ»

Вариант	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г-сух. массы/экз.	КУ %	Эффективность использования на прирост массы, %	
	сырая масса	сухая масса			потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
Опыт	35,1±0,9	18,6±0,5	6,1±0,2	32,8±0,7	2,4±0,1	7,4±0,2
Контроль	25,5±0,6	12,4±0,4	6,2±0,2	50,0±1,1	6,8±0,2	15,6±0,4

Более точную картину изменений процессов питания и роста гусениц непарного шелкопряда после контакта с биуником дает расчет относительной скорости потребления (ОСП) и относительной скорости роста гусениц (ОСР), приведенных в таблице 4.4. По данным сводки Ф. Слански и М. Скрайбера [22], гусеницам старших возрастов свойственны следующие границы изменчивости вышеуказанных показателей: для ОСР – от 0,03 до 0,51 мг·мг⁻¹·сутки⁻¹; для ОСП – от 0,31 до 5,02 мг·мг⁻¹·сутки⁻¹.

Таблица 4.4 – Относительные скорости потребления корма и роста гусениц непарного шелкопряда под влиянием препарата «Биуник-200 СЛ» (мг·мг⁻¹·сутки⁻¹)

Вариант	Относительная скорость	
	потребления (ОСП)	роста (ОСР)
Опыт	0,67	0,02
Контроль	0,44	0,03

Исходя из данных таблицы 4.4 следует, что относительная скорость потребления корма опытными гусеницами превышает контроль примерно

на 50,0%, относительная скорость роста уменьшается по сравнению с контролем на 34,0%. Следовательно, краткое по времени воздействие инсектицида «Биуник-200 СЛ» на гусениц непарного шелкопряда сильно изменяет ход их питания и роста.

Количество потребленного гусеницами корма после воздействия инсектицида возрастает, а эффективность его усвоения и использования на рост и развитие резко падает. Об этом свидетельствуют данные о продолжительности развития гусениц и ходе накопления их зоомассы по возрастам (таблицы 4.5, 4.6). Продолжительность развития гусениц замедляется примерно на 9 суток (таблица 4.5).

Период активного питания увеличивается примерно на 4 суток, процесс линьки удлиняется примерно на 5 суток. Согласно данным таблицы 4.6, прирост массы гусениц резко падает в третьем возрасте после обработки корма инсектицидом и уже не восстанавливается до контрольных значений на всем протяжении развития. Масса опытных гусениц перед окукливанием составляет в среднем около 60,0% от массы контрольных гусениц (таблица 4.6). Сильное отрицательное воздействие биуник оказывает также на плодовитость непарного шелкопряда (таблица 4.7).

Таблица 4.5 – Продолжительность развития гусениц непарного шелкопряда под воздействием препарата «Биуник-200 СЛ»

Месяц	Возраст гусениц	Продолжительность развития, сутки			
		период активного питания	сон	линька	всего
Контроль					
Май	L ₁ *	6,12±0,13	1,05±0,01	1,07±0,01	8,24
	L ₂	5,51±0,08	1,12±0,02	1,02±0,01	7,65
	L ₃	6,14±0,25	1,53±0,06	1,65±0,03	9,32
Июнь	L ₄	6,26±0,41	1,07±0,07	1,11±0,05	8,44
	L ₅	8,47±0,33	1,05±0,05	1,86±0,03	11,38
Июль	L ₆	9,45±0,47	1,73±0,02	2,01±0,02	13,19
	Общее	41,95	7,55	8,72	58,22
Опыт					
Май	L ₁ *	6,21±0,15	1,04±0,01	1,15±0,01	8,4
	L ₂	5,59±0,12	1,05±0,01	1,21±0,03	7,85
	L ₃ **	7,25±0,35	2,14±0,05	1,95±0,05	11,34
Июнь	L ₄	8,42±0,11	2,02±0,04	2,15±0,05	12,59
	L ₅	9,15±0,22	2,03±0,04	2,15±0,05	13,33
Июль	L ₆	9,55±0,45	2,14±0,04	2,01±0,01	13,70
	Общее	46,17	10,42	10,63	67,21

Примечания: * – активное питание гусениц первого возраста состоит из 2-х периодов: 1 – гусеницы питаются на протяжении 3 суток остатками яйца; 2 – гусеницы начинают поедать лист кормового растения; ** – начало обработки корма препаратом.

Согласно данным таблицы 4.7, плодовитость опытных бабочек в 3 раза меньше, чем контрольных. Мы проследили наличие влияния биу-

ника на развитие второго поколения непарного шелкопряда и получили очень интересные результаты, суммированные в таблице 4.5. Оказывается, препарат «Биуник-200 СЛ» обладает очень сильным и длительным последствием по отношению к непарному шелкопряду. На следующий год из перезимовавших опытных яиц у нас вылупилось почти в 2 раза меньше гусениц, чем из контрольных яиц. Масса опытных гусениц в начале развития была почти в 2 раза меньше контроля, а перед окукливанием составляла около 60,0% от массы контрольных гусениц. Выживаемость опытных гусениц за весь период развития была меньше, чем в контроле, на 37,0%. Разрыв в продолжительности развития гусениц опыта и контроля сохранился на уровне 10 суток, как и в 2015 г. (таблица 4.5), плодовитость бабочек была на 34,0% ниже контроля (таблица 4.8).

Таблица 4.6 – Динамика массы гусениц непарного шелкопряда под влиянием препарата «Биуник-200 СЛ»

Вариант	Масса гусениц по возрастам, г									
	Л ₃	Прирост	Л ₄	Прирост	Л ₅ ♂	Прирост	Л ₆ ♀	Прирост	Перед окукливанием	
									♀	♂
Опыт	0,061± 0,001*	0,034± 0,001	0,095± 0,001	0,20± 0,01	0,25± 0,01	0,30± 0,01	0,32± 0,01	0,42± 0,02	0,75± 0,04	0,55± 0,01
Контроль	0,062± 0,001*	0,078± 0,001	0,14± 0,01	0,48± 0,02	0,51± 0,01	0,52± 0,02	0,61± 0,01	0,62± 0,02	1,23± 0,03	0,95± 0,01

Примечание: * – масса гусениц третьего возраста перед началом опыта не отличается от контроля.

Таблица 4.7 – Влияние препарата «Биуник-200 СЛ» на плодовитость непарного шелкопряда

Вариант	Масса куколок, г		Фактическая плодовитость, шт.
	♂	♀	
Опыт	0,34±0,01	0,68±0,01	112,6±2,64
Контроль	0,81±0,02	1,11±0,02	300,95±4,33

Таблица 4.8 – Влияние препарата «Биуник-200 СЛ» на развитие второго поколения непарного шелкопряда (2016 г.)

Вариант	Оживление яиц, %	Масса гусениц I-го возраста, мг	Масса гусениц перед окукливанием, г	Продолжительность развития гусениц, сут.	Выживаемость гусениц, %	Фактическая плодовитость, шт.
Опыт	57,4±1,2	18,7±0,1	0,54±0,05	61,3±1,3	41,6±1,2	187,4±8,1
Контроль	97,2±0,6	31,01±0,15	0,84±0,15	52,1±1,2	79,3±1,4	295,3±7,2

Таким образом, трехсуточный контакт гусениц непарного шелкопряда с кормом, обработанным биуником, оказал серьезное влияние на процессы питания, роста и развития непарного шелкопряда.

Исходя из наших данных, биуник обладает сильным репеллентным и токсическим действием, что выразилось в отказе гусениц от пищи и увеличении смертности гусениц до 60,0% после первых суток контакта, снижении темпов потребления обработанного листа в последующий период контакта на протяжении двух суток. При переходе к питанию необработанным листом наблюдалось повышение скорости потребления пищи, которое сохранилось до конца гусеничного периода. Увеличение количества съеденного листа объясняется установленным нами ухудшением его усвоения и использования на прирост массы. Чтобы компенсировать нарушение процессов переваривания и усвоения пищи, возникших при попадании биуника в организм, и обеспечить его выживание, понадобился больший приток питательных веществ с пищей за счет увеличения скорости потребления. Это важная ответная физиологическая реакция организма непарного шелкопряда на репеллентное воздействие биуника, позволяющая преодолеть возникший физиологический стресс.

Дубовый шелкопряд – олигофаг, он не обладает такой детоксикационной системой, как полифаг – непарный шелкопряд [226]. Поэтому естественно предположить, что он будет более отрицательно реагировать на воздействие «Биуника-200 СЛ». Проведенный опыт показал, что гусеницы дубового шелкопряда полностью погибают в первые сутки после контакта с инсектицидом. Следовательно, адаптационные возможности олигофага – дубового шелкопряда по отношению к биунику практически равны нулю по сравнению с непарным шелкопрядом. Непарный шелкопряд выжил после контакта с инсектицидом и не утратил способности к размножению, хотя жизнеспособность этого насекомого значительно снизилась после контакта с биуником.

4.2 Определение влияния агонистов экдистероидов R-209 и R-211 на развитие олиго- и политрофных чешуекрылых

Существует точка зрения, согласно которой присутствие экдистероидов в растениях обусловлено их защитной функцией против поедания растительноядными насекомыми [85].

После потребления в пищу корма, обработанного агонистом экдистероидов R-209 в концентрации 0,01%, показатели продолжительности развития, смертности, массы гусениц перед завивкой и массы коконов не отличаются от таковых на контроле на двух кормовых растениях (таблица 4.9). При питании листом дуба, обработанного 0,1% раствором R-209, наблюдалась задержка развития гусениц на 9 суток по сравнению с контролем. За весь период развития погибло 30,0% особей. Масса гусениц перед завивкой в опыте на 12,0% меньше по сравнению с контролем, а масса коконов – на 30,0%.

В опыте на березе при воздействии R-209 (0,1%) на гусениц отмечено замедление развития на 5 суток по сравнению с контролем. За весь период развития погибло 48,0% гусениц.

Таблица 4.9 – Влияние агонистов экидистероидов на процессы жизнедеятельности китайского дубового шелкопряда*

Кормовое растение	Концентрация растворов, %	Продолжительность развития гусениц, сут.	Смертность гусениц, %	Масса гусениц перед завивкой, г	Масса коконов, г
R-209					
Дуб черешчатый	0,01	57,83±0,95	6,61	10,95±0,52	5,15±0,09
	0,1	66,43±1,15	30,05	10,05±0,75	3,71±0,15
	Контроль	57,04±1,05	3,30	11,41±0,85	5,31 ±0,17
Береза бородавчатая	0,01	63,78±0,89	10,09	13,15±0,34	5,93±0,11
	0,1	68,39±1,02	48,02	9,70±0,45	3,58±0,10
	Контроль	63,55±1,12	10,05	13,69±0,47	6,7±0,05
R-211					
Дуб черешчатый	0,01	57,93±1,42	6,60	10,91±0,63	5,01±0,11
	0,1	65,56±0,91	18,06	8,75±0,95	3,24±0,18
	Контроль	57,04±1,05	3,30	11,41±0,85	5,31±0,17
Береза бородавчатая	0,01	63,09±0,98	10,0	12,85±0,93	6,15±0,07
	0,1	68,35±0,91	34,06	8,53±0,28	3,71±0,10
	Контроль	63,55±1,12	10,07	13,69±0,47	6,7±0,05

Примечание: * – воздействие R-209 и R-211 производили однократно путем обработки корма и скармливали его только что отродившимся гусеницам в начале I возраста.

Потребление в пищу обработанного листа березы привело к снижению темпов накопления массы. Так, в опыте масса гусениц перед завивкой на 30,0% ниже, чем в контроле, а масса коконов – на 45,0%. Следует отметить, что в опыте на дубе продолжительность развития гусениц на 2 суток меньше, чем на березе. На дубе погибло опытных гусениц на 18,0% меньше, чем на березе, масса гусениц дубового шелкопряда на дубе в конце развития не отличается от таковой на березе. В опыте на дубе, лист которого обрабатывали раствором R-211 0,01%, продолжительность развития гусениц не отличается от таковой на контроле. Смертность в данном варианте опыта на 3,3% выше, чем на контроле, а масса гусениц перед завивкой и масса коконов также не отличаются от контроля. При питании листом дуба, обработанного раствором 0,1% концентрации, продолжительность развития гусениц больше на 8 суток, чем на контроле. В течение всего периода развития погибло особей на 15,0% больше по сравнению с контролем. К концу развития в опыте масса гусениц на 23,0% ниже, чем на контроле, а масса коконов – на 39,0%.

В опыте на березе при обработке корма 0,01% раствором R-211 показатели процессов жизнедеятельности дубового шелкопряда не отличаются

от таковых на контроле. А воздействие раствором 0,1% R-211 на организм гусениц вызвало задержку развития на 5 суток по сравнению с контролем. В течение развития в опыте погибло особей на 24,0% больше, чем на контроле. Масса дубового шелкопряда перед завивкой на 38,0% меньше по сравнению с контролем, а масса коконов – на 45,0%. Сравнение показателей процессов жизнедеятельности гусениц в процессе развития после потребления обработанного корма раствором 0,1% показало, что в опыте на дубе гусеницы закончили развитие на 3 суток раньше, чем в опыте на березе. Показатель смертности особей в данном варианте опыта на дубе меньше на 6,0%. Массы гусениц к концу развития и массы коконов в опыте на двух кормовых растениях мало отличаются друг от друга. Данные о влиянии агонистов на плодовитость дубового шелкопряда приведены в таблице 4.10.

Таблица 4.10 – Изменение плодовитости дубового шелкопряда при воздействии агонистов эктистероидов

Кормовое растение	Концентрация растворов, %	Фактическая плодовитость, шт.
R-209		
Дуб черешчатый	0,01	189,9±13,8
	0,1	147,1±9,5
	Контроль	191,7±12,1
Береза бородавчатая	0,01	208,1±13,2
	0,1	153,4±10,4
	Контроль	217,2±11,2
R-211		
Дуб черешчатый	0,01	190,5±9,6
	0,1	173,3±10,5
	Контроль	191,7±12,1
Береза бородавчатая	0,01	206,1±7,9
	0,1	195,4±10,3
	Контроль	217,2±11,2

Из данных таблицы 4.10 следует, что плодовитость бабочек под воздействием 0,1% раствора агониста R-209 в среднем (дуб, береза) снижается на 30,0–35,0%, а под воздействием 0,1% раствора R-211 плодовитость снижается примерно на 10,0% на дубе и березе. Итак, 0,1% раствор агониста R-209 обладает сильным инсектицидным действием, что выражается в возрастании смертности гусениц в среднем (дуб, береза) до 40,0% против 7,0% на контроле, снижении массы гусениц в среднем на 30,0%, массы кокона – на 35,0% и плодовитости – на 35,0% по сравнению с контролем.

Таким образом, 0,1% раствор агониста R-211 обладает несколько меньшей инсектицидной активностью, чем аналогичный раствор R-209, так как смертность гусениц дубового шелкопряда возрастает в среднем (дуб, береза) до 26,0% против 7,0% на контроле, масса гусениц снижается

в среднем на 20,0%, масса коконов – на 25,0%, плодовитость – на 10,0% по сравнению с контролем. Установлено, что кормовое растение оказывает влияние на степень инсектицидной активности R-209 и R-211. На березе смертность гусениц дубового шелкопряда на 18,0% выше, чем на дубе при воздействии R-209 и на 6,0% выше при воздействии R-211.

У гусениц непарного шелкопряда при питании листом, обработанным 0,1% раствором R-209, как и у гусениц дубового шелкопряда, отмечено увеличение продолжительности развития на дубе – на 4 суток, на березе – на 5 суток по сравнению с контролем (таблица 4.11).

Таблица 4.11 – Влияние агонистов экидистероидов на процессы жизнедеятельности непарного шелкопряда

Кормовое растение	Концентрация растворов %	Продолжительность развития гусениц, сут.	Смертность гусениц, %	Масса гусениц перед окуклив., г	Масса куколки, г	Фактическая плодовитость, шт.
R-209						
Дуб черешчатый	0,01	46,1±1,1	8,1±0,1	1,15±0,01	0,81±0,01	210,5±7,3
	0,1	49,3±0,4	8,8±0,2	0,89±0,04	0,52±0,01	176,6±8,3
	Контроль	45,2±0,6	8,9±0,1	1,21±0,10	0,83±0,01	215,2±12,1
Береза бородавчатая	0,01	50,2±0,8	11,5±0,2	1,04±0,05	0,71±0,02	180,1±10,2
	0,1	54,1±0,8	12,8±0,2	0,83±0,11	0,43±0,02	165,7±5,4
	Контроль	49,5±0,9	12,6±0,2	1,16±0,07	0,71±0,01	189,8±9,4
R-211						
Дуб черешчатый	0,01	45,7±0,9	6,5±0,1	1,17±0,06	0,82±0,01	210,5±8,1
	0,1	47,3±0,7	6,3±0,1	0,95±0,11	0,64±0,01	190,7±9,1
	Контроль	45,2±0,6	5,8±0,1	1,21±0,10	0,83±0,01	215,2±12,1
Береза бородавчатая	0,01	50,1±0,9	9,1±0,2	1,1±0,10	0,72±0,02	192,1±9,2
	0,1	52,6±0,6	9,3±0,1	0,89±0,12	0,51±0,01	170,1±7,3
	Контроль	49,5±0,9	9,5±0,2	1,16±0,07	0,71±0,01	189,8±9,4

По данным таблицы 4.11, смертность опытных гусениц непарного шелкопряда при воздействии агонистов не отличалась от контрольных. Масса гусениц снизилась на дубе и березе примерно на 24,0%, плодовитость уменьшилась на 20,0% по сравнению с контролем. Питание гусениц листом, обработанным 0,1% раствором R-211, привело к увеличению продолжительности развития на дубе на 2-е суток, на березе на 3-е суток, уменьшению массы гусениц на дубе и березе примерно на 15,0%, плодовитости на 10,0–12,0% по сравнению с контролем. Отличий смертности опытных гусениц от контрольных также не наблюдалось. Комплексным показателем успешного развития растительноядных насекомых является относительная скорость роста (ОСР). Он отражает экологи-

физиологические последствия процесса пищевой адаптации насекомого-фитофага к новому пищевому режиму. В нашем опыте обработка корма растворами агонистов R-209 и R-211 создала для гусениц непарного и дубового шелкопрядов такой новый пищевой режим. О его неблагоприятности для развития гусениц свидетельствуют данные относительной скорости роста опытных гусениц как дубового, так и непарного шелкопрядов на березе и дубе (таблица 4.12).

Таблица 4.12 – Изменение относительной скорости роста гусениц дубового и непарного шелкопрядов под воздействием агонистов экдистероидов на разных кормовых растениях ($\text{мг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$)

Кормовое растение	R-209			R-211		
	0,01%	0,1%	контроль	0,01%	0,1%	контроль
дубовый шелкопряд						
Дуб	0,048	0,031	0,052	0,05	0,038	0,052
Береза	0,047	0,028	0,048	0,047	0,033	0,048
непарный шелкопряд						
Дуб	0,033	0,028	0,037	0,033	0,030	0,037
Береза	0,032	0,027	0,036	0,032	0,030	0,036

При воздействии 0,1% раствора R-209 относительная скорость роста гусениц дубового шелкопряда снижается как на дубе, так и на березе примерно на 40,0%, а относительная скорость роста гусениц непарного шелкопряда примерно на 24,0%. При воздействии 0,1% раствора R-211 относительная скорость роста гусениц дубового и непарного шелкопрядов снижается у дубового – на 27,0%, непарного – на 19,0% по сравнению с контролем на дубе. На березе соответственно у дубового – на 30,0%, у непарного – на 19,0%. Относительная скорость роста (ОСР) полифага – непарного шелкопряда определенно ниже скорости роста олигофага – дубового шелкопряда, как в опыте, так и в контроле. Но непарный шелкопряд в меньшей степени снижает темп накопления зоомассы, чем дубовый шелкопряд при воздействии агонистов, что является важной пищевой адаптацией непарного шелкопряда, обусловленной более совершенной детоксикационной системой его как полифага, приспособленной к обезвреживанию токсикантов многих видов растений и поэтому более эффективно нейтрализующей отрицательное воздействие на организм растворов агонистов. Исходя из полученных нами данных (таблица 4.12) об относительной скорости роста гусениц дубового и непарного шелкопрядов при воздействии на них агонистов можно сделать вывод о том, что агонист R-209 обладает более сильной инсектицидной активностью, чем агонист R-211.

В немногочисленной литературе по изучению влияния агонистов экидистероидов из группы диацилгидрозинов на развитие насекомых отмечена токсичность галофенозида, метоксифенозина и RH-5992 для личинок колорадского жука, божьей коровки, гусениц тутового шелкопряда, которая выражалась в гибели части личинок, прекращении питания и преждевременной линьке [63; 64]. Установлено отрицательное влияние тебуфенозида на секреторную функцию средней кишки листовертки *Choristoneura fumiferana* [66]. Н.В. Ковганко и С.К. Ананич [59] в своем обзоре указывают, что агонисты экидистероидов, созданные и испытанные на насекомых в последнее время, при кишечном способе применения приводят к преждевременной аномальной и летальной линьке, сильному снижению плодовитости и выживаемости потомства. Но могут и не проявлять активности, особенно в отношении полужесткокрылых. Антифидантное действие агонистов отмечается лишь при кишечном воздействии тебуфенозида, галофенозида, метоксифенозида против гусениц совок. Нет сравнительного анализа воздействия агонистов экидистероидов на чешуекрылых различной трофической специализации. Работ по изучению влияния агонистов на процессы потребления и усвоения пищи насекомыми в доступной нам литературе не обнаружено. Поэтому при изучении влияния новейших агонистов экидистероидов R-209 и R-211, созданных в лаборатории синтеза экидистероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси под руководством доктора биологических наук Н.В. Ковганко, на развитие дубового и непарного шелкопряда мы взяли их в качестве модельных ксенобиотиков.

Проведенный нами ранее анализ действия агонистов экидистероидов R-209 и R-211 на организм шелкопряда позволил сделать вывод, что биологическая активность исследуемых веществ зависит от трофической специализации насекомых-фитофагов. Биологическая активность агонистов снижается при воздействии на организм непарного шелкопряда по сравнению с дубовым шелкопрядом. Об этом свидетельствует то, что гусеницы непарного шелкопряда сохраняют жизнеспособность, а 1/3 гусениц дубового шелкопряда гибнет, относительная скорость роста гусениц непарного шелкопряда под воздействием агонистов снижается на 24,0%, а гусениц дубового шелкопряда – на 40,0%, что приводит к падению плодовитости дубового шелкопряда на 20,0% по сравнению с непарным шелкопрядом. Итак, агонист R-209 является более сильным токсикантом как для дубового, так и для непарного шелкопряда, по сравнению с агонистом R-211. Кормовое растение оказывает коррелирующее влияние при воздействии агонистов на процессы жизнедеятельности олигофага – дубового шелкопряда. Питание листом дуба ослабляет отрицательное воздействие агонистов, питание листом березы его несколько усиливает (таблица 4.13).

Таблица 4.13 – Изучение индексов питания гусениц V возраста дубового шелкопряда под влиянием агонистов R-209 и R-211

Кормовое растение	Концентрация, %	Период активного питания, сут.	Прирост массы, г/экз.		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)
R-209										
Дуб	0,01	17,87±0,43	7,94±0,21	4,18±0,09	38,69±0,32	15,48±0,02	4,95±0,01	31,97±0,27	26,98±0,41	84,44±0,56
	0,1	20,55±0,53	7,42±0,25	3,91±0,11	42,18±0,21	16,87±0,01	4,89±0,02	28,97±0,32	23,16±0,53	79,96±0,61
	Контроль	18,24±0,06	8,11±0,22	4,27±0,10	39,41±0,25	15,76±0,01	5,13±0,03	32,55±0,45	27,09±0,57	83,24±0,92
Береза	0,01	18,38±0,34	10,07±0,41	5,31±0,11	50,39±0,51	20,16±0,03	5,97±0,02	29,61±0,21	26,28±0,45	88,77±0,84
	0,1	21,15±0,45	8,31±1,09	4,37±0,23	55,48±0,65	22,19±0,07	5,36±0,05	24,16±0,26	19,69±0,34	81,52±1,21
	Контроль	18,75±0,37	10,29±0,11	5,42±0,06	51,24±0,06	20,49±0,04	6,07±0,04	29,62±0,60	26,44±0,49	89,29±0,81
R-211										
Дуб	0,01	18,74±0,28	7,85±0,17	4,13±0,08	38,15±0,16	15,26±0,05	5,24±0,06	34,32±0,31	27,05±0,42	78,81±0,45
	0,1	16,83±0,15	6,37±0,12	3,35±0,03	36,21±0,12	14,48±0,06	4,45±0,04	30,73±0,25	23,29±0,23	75,28±0,51
	Контроль	18,24±0,06	8,11±0,22	4,27±0,10	39,41±0,25	15,76±0,01	5,13±0,03	32,55±0,45	27,09±0,57	83,24±0,92
Береза	0,01	18,35±0,13	10,11±0,12	5,32±0,07	52,17±0,36	15,76±0,13	6,24±0,08	29,89±0,32	25,48±0,44	85,25±0,74
	0,1	14,25±0,21	6,64±0,14	3,49±0,07	41,53±0,25	20,87±0,07	5,17±0,07	31,12±0,37	21,01±0,38	67,50±0,51
	Контроль	18,75±0,37	10,29±0,11	5,42±0,06	51,24±0,47	20,49±0,04	6,07±0,04	29,62±0,60	26,44±0,49	89,29±0,81

Это выражается в возрастании смертности гусениц дубового шелкопряда при питании листом березы по сравнению с питанием листом дуба. Влияния кормового растения при воздействии агонистов на процессы жизнедеятельности непарного шелкопряда не обнаружено. Исходя из приведенных выше результатов исследования воздействия агонистов на ход развития шелкопрядов и корреляции этого воздействия в зависимости от трофической специализации шелкопрядов, рассмотрим данные о процессах потребления и усвоения пищи, обработанной растворами агонистов 0,01% и 0,1% концентраций, гусеницами дубового шелкопряда (таблица 4.13).

Согласно данным таблицы 4.13, гусеницы дубового шелкопряда за V возраст съели листа дуба, обработанного 0,1% раствором агониста R-209, на 7,0% больше, чем в контроле, но усвоили его несколько хуже, КУ уменьшилось на 3,5%, а на прирост массы гусеницы затратили ЭИП на 4,0% меньше и ЭИУ на 3,0% меньше, чем в контроле. На березе эффект влияния R-209 на индексы питания проявился сильнее, чем на дубе. Так, кормовой рацион гусениц увеличился на 9,0%, КУ снизился на 5,0%, а ЭИП уменьшился на 5,0%, ЭИУ на 8,0% по сравнению с контролем при воздействии 0,1% концентрации R-209. Обработка листа дуба и березы раствором агониста R-209 в концентрации 0,01% не оказала существенного влияния на потребление и усвоение пищи у гусениц дубового шелкопряда по сравнению с контролем. Данные об относительной скорости потребления гусеницами листа дуба и березы, обработанных растворами агониста R-209, уточняют и дополняют сведения, приведенные в таблице 4.12 о величине кормового рациона (таблица 4.14).

Таблица 4.14 – Относительная скорость потребления корма гусеницами V возраста дубового шелкопряда под влиянием агонистов R-209 и R-211 ($\text{мг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$)

Кормовое растение	Концентрация, %	Относительная скорость потребления (ОСП)
R-209		
Дуб	0,01	0,17
	0,1	0,17
	Контроль	0,17
Береза	0,01	0,18
	0,1	0,19
	Контроль	0,18
R-211		
Дуб	0,01	0,17
	0,1	0,19
	Контроль	0,17
Береза	0,01	0,19
	0,1	0,28
	Контроль	0,18

Так, согласно данным таблицы 4.14, лишь на березе потребление листа достоверно возрастает при 0,1% концентрации агониста R-209 по сравнению с контролем. Следовательно, агонист экдистероид R-209 при попадании в кишечник гусениц вместе с листом березы практически не влияет на скорость потребления листа дуба и несколько увеличивает скорость потребления листа березы, но в том и другом случае приводит к снижению процессов усвоения и использования съеденной пищи на прирост массы гусениц дубового шелкопряда.

Изучение воздействия агониста R-211 на процессы потребления и усвоения листа дуба и березы гусеницами дубового шелкопряда в тех же концентрациях (таблицы 4.13, 4.14) показало, что скорость потребления листа дуба и березы, обработанных растворами агониста, не отличается от контроля, а усвоение (КУ) при концентрации 0,1% снижается у гусениц на дубе примерно на 2,0%, на березе – на 2,0%. Использование пищи на прирост массы гусениц снижается на дубе – ЭИП на 4,0%, ЭИУ на 8,0%; на березе – ЭИП на 4,5%, ЭИУ на 22,0%. Таким образом, действие агониста R-211 при контактно-кишечном способе применения не оказывает влияния на процесс потребления листа дуба и березы в изученном диапазоне концентраций, но приводит к ухудшению утилизации пищи и использования ее на процессы роста гусениц только при концентрации раствора агониста 0,1% как на дубе, так и на березе.

Следует отметить, что на березе эффективность использования усвоенного корма на прирост массы на 8,0% меньше, чем на дубе. Сравнение воздействия агонистов R-209 и R-211 на питание гусениц V возраста дубового шелкопряда показало: во-первых, что при 0,01% концентрации растворов агонистов не отмечено отличий от контроля в скорости потребления и усвоении пищи; во-вторых, при увеличении концентрации растворов агонистов в 10 раз (0,1%) количество съеденного корма практически не отличается от контроля, кроме увеличения потребления листа березы под воздействием R-209, что указывает на более сильное влияние агониста R-209 на питание гусениц, чем агониста R-211, которое проявляется в первую очередь на неоптимальном кормовом растении; в-третьих, антифидажное действие агониста R-209 (0,1%) выражено более сильно, чем агониста R-211, на что указывает большая степень подавления процессов утилизации корма – падение КУ на 4,0% под влиянием R-209, против 2,0% под влиянием R-211.

Снижение пищевой активности гусениц дубового шелкопряда под воздействием агонистов в большей степени проявляется при питании листом березы, чем дуба, что подтверждается падением значений ЭИП и ЭИУ на березе, соответственно на 2,0% и 8,0% по сравнению с дубом.

Таблица 4.15 – Изменение индексов питания гусениц V возраста непарного шелкопряда под влиянием агонистов R-209 и R-211

Кормовое растение	Концентрация, %	Период активного питания, сут.	Прирост сухой массы, г/экз.	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, % (КУ)	Эффективность использования на прирост массы, %	
				сырая масса	сухая масса			потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
R-209									
Дуб	0,01	14,5	0,60	11,4	6,4	1,6	25,0	9,3	37,5
	0,1	15,1	0,50	11,3	6,3	1,1	17,5	7,9	45,4
	Контроль	14,4	0,62	11,5	6,5	1,5	23,1	9,5	41,3
Береза	0,01	15,8	0,56	15,0	8,7	1,9	21,8	6,4	29,5
	0,1	16,3	0,45	14,9	8,5	1,6	18,8	5,3	28,1
	Контроль	15,6	0,55	15,2	8,9	2,0	22,6	6,2	27,5
R-211									
Дуб	0,01	14,5	0,61	11,3	6,3	1,5	23,8	9,6	40,6
	0,1	15,1	0,57	11,3	6,3	1,2	19,0	9,0	47,5
	Контроль	14,4	0,62	11,5	6,5	1,5	23,2	9,5	41,3
Береза	0,01	15,8	0,55	15,1	8,6	1,9	22,1	6,4	28,9
	0,1	16,3	0,52	14,9	8,6	1,8	20,0	6,1	27,4
	Контроль	15,6	0,55	15,2	8,9	2,0	22,5	6,2	27,5

Рассмотрим, как влияют агонисты экдистероидов на питание полифага – непарного шелкопряда при введении их в организм вместе с пищей. Согласно данным, приведенным в таблице 4.15, агонист R-209 обнаруживает свое влияние лишь при концентрации раствора 0,1%.

Оно выражается ухудшением усвоения листа дуба (КУ) на 6,5%, листа березы на 5% по сравнению с контролем. ЭИП в равной степени снижается как на дубе, так и на березе по сравнению с контролем, ЭИУ не отличается от контроля. Относительная скорость потребления (ОСП) опытных гусениц не отличается от ОСП контрольных (таблица 4.16).

Таблица 4.16 – Относительная скорость потребления корма гусеницами V возраста непарного шелкопряда под влиянием агонистов R-209 и R-211 ($\text{мг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$)

Кормовое растение	Концентрация, %	Относительная скорость потребления (ОСП)
R-209		
Дуб	0,01	0,74
	0,1	0,79
	Контроль	0,73
Береза	0,01	0,98
	0,1	1,06
	Контроль	1,03
R-211		
Дуб	0,01	0,73
	0,1	0,71
	Контроль	0,73
Береза	0,01	1,01
	0,1	0,98
	Контроль	1,03

Таким образом, агонист R-209 не влияет на количество съеденной гусеницами непарного шелкопряда пищи на обоих предложенных кормовых растениях и несколько ухудшает усвоение и использование пищи на создание зоомассы в равной степени на дубе и березе. Следовательно, вид кормового растения не усиливает и не ослабляет воздействия агониста R-209 на питание гусениц непарного шелкопряда в отличие от гусениц дубового.

Влияние агониста R-211 также проявляется лишь при концентрации раствора 0,1% и выражается снижением значений КУ в среднем на 3,0% на обоих кормовых растениях, данные по ЭИП и ЭИУ практически не отличаются от контроля. Следовательно, изучение процессов потребления и усвоения листа дуба и березы гусеницами непарного шелкопряда подтверждает вывод о более сильном токсичном и антифидантном воздействии агониста R-209 по сравнению с агонистом R-211, которое согласуется

с данными о скорости роста, продолжительности развития и плодовитости непарного шелкопряда, приведенными выше. Кроме этого, следует отметить, что агонист R-209 в меньшей степени угнетает процессы переваривания пищи у полифага – непарного шелкопряда, чем у олигофага – дубового шелкопряда. У дубового шелкопряда R-209 увеличивает потребление листа неоптимального кормового растения – березы и в большей степени снижает коэффициенты усвоения и использования пищи на рост и развитие гусениц, чем у непарного шелкопряда. Антифидантное воздействие R-209 и R-211 усиливается при питании гусениц дубового шелкопряда листом березы, тогда как гусеницам непарного шелкопряда все равно, каким листом питаться – березовым или дубовым, обработанным одними и теми же ксенобиотиками. Следует подчеркнуть, что более сильное антифидантное воздействие агониста R-209 по сравнению с воздействием R-211 проявляется у обоих шелкопрядов при питании как листом дуба, так и листом березы. Адаптации насекомых и других животных к изменению пищевых условий сопровождаются изменениями энергозатрат на поддержание жизнедеятельности [21; 227]. Оценку энергозатрат гусениц при изменении кормового режима или энергетическую ценность физиологической адаптации насекомого можно определить путем расчета энергетического баланса насекомого. Для расчета энергобалансов необходимо знать калорийность пищи, экскрементов и тела гусениц. Эти данные представлены нами в таблице 4.17.

Таблица 4.17 – Калорийность пищи, экскрементов и гусениц непарного шелкопряда в зависимости от воздействия агонистов R-209 и R-211 (ккал/г)

Кормовое растение	Вид образца	Концентрация, %		Контроль
		0,01	0,1	
R-209				
Дуб	корм	3,80	3,80	3,80
	экскременты	2,90	3,51	2,90
	гусеницы	3,50	3,0	3,50
Береза	корм	5,28	5,28	5,28
	экскременты	3,0	3,50	3,0
	гусеницы	4,70	3,75	4,75
R-211				
Дуб	корм	3,80	3,80	3,80
	экскременты	2,90	3,50	2,90
	гусеницы	3,0	3,70	3,0
Береза	корм	5,28	5,28	5,28
	экскременты	3,0	3,50	3,0
	гусеницы	4,70	3,75	4,47

Таблица 4.18 – Сравнительная характеристика энергетических балансов непарного шелкопряда под воздействием агонистов R-209 и R-211 на разных кормовых растениях (кДж/экз.)

Кормовое растение	Концентрация, (%)	Потребленная пища, (С)	Экскременты, (F)	Усвоенная пища, (A)		Траты на обмен веществ, (R)		Траты на прирост массы, (P)	
				кДж	%	кДж	%	кДж	%
R-209									
Дуб	0,01	269,29	162,65	106,64	39,60	50,64	47,48	55,52	52,52
	0,1	295,48	228,65	66,83	22,62	36,79	55,05	30,04	44,95
	Контроль	251,57	130,52	121,05	48,12	58,28	48,16	62,77	51,85
Береза	0,01	490,91	224,21	175,19	35,69	112,76	64,36	62,43	35,63
	0,1	111,29	38,49	52,80	47,44	44,04	83,4	8,76	16,6
	Контроль	453,32	130,02	323,30	71,32	215,41	66,62	107,89	33,37
R-211									
Дуб	0,01	231,16	134,88	96,28	41,65	48,56	50,43	47,72	49,57
	0,1	207,19	118,41	88,78	42,85	46,21	52,10	42,57	47,9
	Контроль	251,57	130,52	121,05	48,12	58,28	48,16	62,77	51,84
Береза	0,01	367,47	115,98	251,49	68,44	189,52	75,35	61,97	24,63
	0,1	431,86	147,32	284,54	65,89	216,91	76,23	67,63	23,77
	Контроль	453,32	130,02	323,30	71,32	215,41	66,23	107,89	33,37

Из данных таблицы 4.17 следует, что калорийность листа березы выше, чем калорийность листа дуба. Калорийность гусениц, питающихся листом, обработанным агонистом R-209 концентрации 0,1%, понижается в большей степени, чем калорийность гусениц, питающихся листом, обработанным агонистом R-211 той же концентрации. Сделанный нами расчет энергетических балансов гусениц непарного шелкопряда на дубе и березе при обработке листа кормовых растений агонистами R-209 и R-211 дал интересные результаты (таблица 4.18).

Поток энергии, поступающий в организм гусениц с листом, обработанным 0,1% раствором агониста R-209, уменьшается на дубе на 16,0% и березе на 10,0% по сравнению с контролем. У гусениц непарного шелкопряда очень высокий уровень энергетического обмена. На оптимальном кормовом растении – дубе они затрачивают около 80,0% на энергетический обмен и около 20,0% на пластический обмен. На березе, неоптимальном кормовом растении, наблюдаются возрастание уровня энергетического обмена до 90,0% и снижение энергозатрат на прирост массы до 10,0%.

Вышеуказанная закономерность распределения усвоенной энергии нарушается у непарного шелкопряда при питании листом березы, траты энергии на создание массы несколько уменьшаются, а на обмен веществ возрастают по сравнению с контролем, что указывает на большую токсичность агониста R-209, которая в худших кормовых условиях проявляется сильнее, по сравнению с агонистом R-211, где такого эффекта не наблюдается.

Агонист R-211 также уменьшает поток энергии, поступающей в организм непарного шелкопряда, на дубе на 13,0%, на березе – 8,0% по сравнению с контролем. Но распределение оставшейся энергии на нужды организма как на березе, так и на дубе у опытных гусениц не отличается от контрольных.

Таким образом, влияние агонистов R-209 и R-211 на баланс энергии в организме гусениц непарного шелкопряда проявляется в значительном уменьшении потока энергии, поступающего в организм с пищей за счет ухудшения ее перевариваемости, причем в случае с R-209 энергии в организм гусениц поступает в среднем на дубе и березе на 4,0% меньше, чем при воздействии R-211. Агонист R-211 не влияет на перераспределение энергии в организме гусениц, агонист R-209 оказывает влияние на перераспределение энергии только листа березы в сторону увеличения энергозатрат на энергетический обмен и снижение затрат на пластический обмен (таблица 4.19).

Итак, агонист R-209 оказывает более сильное влияние на энергетический баланс гусениц непарного шелкопряда, чем агонист R-211, что выражается в уменьшении общего потока энергии, поступающей в организм гусениц, на 5,0% и уменьшении количества энергии на прирост массы с увеличением энергозатрат на обмен веществ в случае питания листом бе-

резы под воздействием R-209. Данные о калорийности пищи, экскрементов и тела гусениц V возраста дубового шелкопряда представлены в таблице 4.19.

Таблица 4.19 – Калорийность пищи, экскрементов и гусениц дубового шелкопряда в зависимости от воздействия агонистов R-209 и R-211 (ккал/г)

Кормовое растение	Вид образца	Концентрация, %		Контроль
		0,01	0,1	
R-209				
Дуб	корм	3,81	3,81	3,81
	экскременты	3,24	3,72	2,93
	гусеницы	3,39	2,94	3,51
Береза	корм	5,28	5,28	5,28
	экскременты	3,18	7,31	3,0
	гусеницы	3,41	1,82	4,75
R-211				
Дуб	корм	3,81	3,81	3,81
	экскременты	3,21	3,20	2,93
	гусеницы	3,40	3,31	3,51
Береза	корм	5,28	5,28	5,28
	экскременты	2,42	2,57	2,15
	гусеницы	4,24	4,16	4,75

Расчет энергетических балансов гусениц дубового шелкопряда на дубе и березе при обработке листа кормовых растений растворами агонистов R-209 и R-211 0,01-0,1% концентраций приведен в таблице 4.20.

Из данных таблицы 4.20 следует, что энергозатраты гусениц дубового шелкопряда на обмен веществ (R) под влиянием агонистов R-209 и R-211 возрастают в варианте обработки корма раствором 0,1% концентрации и соответственно уменьшаются на прирост массы или пластический обмен (P).

На березе траты энергии на обмен веществ под воздействием агониста R-209 (0,1%) увеличиваются на 17,0% по сравнению с контролем, на дубе – на 7,0% по сравнению с контролем. Под воздействием R-211 сдвиг энергетического баланса в пользу трат на обмен веществ равен 4,0% на дубе и 10,0% на березе, что указывает на более сильную реакцию организма дубового шелкопряда на воздействие R-209, чем R-211, что согласуется с вышеприведенными данными по показателям роста, развития и питания опытных гусениц и свидетельствует о большей токсичности R-209 по сравнению с R-211 в отношении дубового шелкопряда, усиливающейся при питании листом березы.

Полученные данные по активности каталазы суммированы в таблицу 4.21. Каталаза – важнейший окислительный фермент, отражающий уровень обмена веществ и реагирующий на состав кормового субстрата.

Таблица 4.20 – Сравнительная характеристика энергетических балансов дубового шелкопряда под воздействием агонистов R-209 и R-211 на разных кормовых растениях (кДж/экз.)

Кормовое растение	Концентрация, %	Потребленная пища, С	Экскременты, F	Усвоенная пища, А		Траты на обмен веществ, R		Траты на прирост массы, P	
				кДж	%	кДж	%	кДж	%
R-209									
Дуб	0,01	269,29	162,65	106,64	39,60	50,64	47,48	55,52	52,52
	0,1	295,48	228,65	66,83	22,62	36,79	55,05	30,04	44,95
	Контроль	251,57	130,52	121,05	48,12	58,28	48,16	62,77	51,85
Береза	0,01	490,91	224,21	175,19	35,69	112,76	64,36	62,43	35,63
	0,1	111,29	38,49	52,80	47,44	44,04	83,4	8,76	16,6
	Контроль	453,32	130,02	323,30	71,32	215,41	66,62	107,89	33,37
R-211									
Дуб	0,01	231,16	134,88	96,28	41,65	48,56	50,43	47,72	49,57
	0,1	207,19	118,41	88,78	42,85	46,21	52,10	42,57	47,9
	Контроль	251,57	130,52	121,05	48,12	58,28	48,16	62,77	51,84
Береза	0,01	367,47	115,98	251,49	68,44	189,52	75,35	61,97	24,63
	0,1	431,86	147,32	284,54	65,89	216,91	76,23	67,63	23,77
	Контроль	453,32	130,02	1323,3	71,32	215,41	66,23	107,89	33,37

Из данных таблицы 4.21 следует, что уровень активности каталазы у опытных гусениц ниже, чем у контрольных, как при воздействии R-209, так и R-211, что является еще одним подтверждением понижения уровня обмена веществ у дубового шелкопряда под воздействием агонистов экидистероидов, согласно всем вышеприведенным характеристикам жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда.

Таблица 4.21 – Изменение активности каталазы гусениц V возраста дубового шелкопряда под воздействием агонистов экидистероидов на дубе

Агонисты экидистероидов	Вариант опыта	Активность каталазы, мкмоль/л
R-209	Контроль	0,39±0,03*
	0,1%	0,28±0,06
R-211	Контроль	0,24±0,01*
	0,1%	0,18±0,02

Примечание: * – достоверность различий $P < 0,05$.

Полученные нами данные о ферментативной активности γ -глутамилтрансферазы, аспаратаминотрансферазы, аланинаминотрансферазы, панкреатинамилазы под воздействием агонистов экидистероидов на процессы развития и биологическую продуктивность дубового шелкопряда, имеют самостоятельную научную ценность. Данные об активности вышеуказанных ферментов гемолимфы куколок шелкопряда приведены в таблице 4.22. Впервые сделанное нами определение активности γ -глутамилтрансферазы в гемолимфе куколок дубового шелкопряда само по себе важно, а прослеживание изменений ее активности под воздействием агонистов экидистероидов повышает научную ценность полученных результатов. Итак, в гемолимфе диапаузирующих куколок дубового шелкопряда γ -глутамилтрансфераза есть и она сохраняет свою довольно высокую активность. При варианте R-209 активность фермента γ -глутамилтрансферазы понижается на 9,6 ед/л по сравнению с контролем, при воздействии R-211 – на 11,3 ед/л.

Таблица 4.22 – Активность некоторых ферментов гемолимфы куколок дубового шелкопряда в зависимости от воздействия агонистов экидистероидов на дубе

Агонисты экидистероидов	Вариант опыта	Активность ферментов			
		γ -глутамил- трансфераза, ед/л	аланинамино- трансфераза, ед/л	аспарат- аминотранс- фераза, ед/л	панкреатин- амилаза, ммоль/л
R-209	Контроль	39,61±1,21*	61,25±3,71*	76,46±7,13*	19,52±2,08*
	0,1%	30,0±1,42	42,63±5,29	53,28±5,21	13,61±0,97
R-211	Контроль	32,56±1,23*	38,28±4,48*	39,37±2,52*	17,71±0,91*
	0,1%	21,19±1,51	21,54±2,80	22,73±1,95	14,15±0,77

Примечание: * – достоверность различий $P < 0,05$.

Агонист R-209 в меньшей степени угнетает процессы переваривания пищи у полифага – непарного шелкопряда, чем у олигофага – дубового шелкопряда. У дубового шелкопряда R-209 увеличивает потребление листа неоптимального кормового растения – березы и в большей степени снижает коэффициенты усвоения и использования пищи на рост и развитие гусениц, чем у непарного шелкопряда.

Влияние агонистов R-209 и R-211 на баланс энергии в организме гусениц непарного и дубового шелкопрядов проявляется в значительном уменьшении потока энергии, поступающего в организм с пищей за счет ухудшения ее перевариваемости, причем в случае с R-209 энергии в организм гусениц поступает в среднем на дубе и березе на 4,0% меньше, чем при воздействии R-211. Агонист R-211 не влияет на перераспределение энергии в организме гусениц непарного шелкопряда, агонист R-209 оказывает влияние на перераспределение энергии только листа березы в сторону увеличения энергозатрат на энергетический обмен и снижение затрат на пластический обмен. У дубового шелкопряда сдвиг энергетического баланса в сторону затрат на обмен веществ выражен сильнее, чем у непарного шелкопряда, и проявляется как на дубе, так и на березе, но на березе траты на обмен веществ увеличиваются на 28,0% (R-209) и на 24,0% (R-211) по сравнению с дубом.

Кормовое растение оказывает коррелирующее влияние при воздействии агонистов на процессы жизнедеятельности только олигофага – дубового шелкопряда. Питание листом дуба ослабляет отрицательное воздействие агонистов на рост и развитие дубового шелкопряда, питание листом березы его несколько усиливает.

4.3 Скорость развития и жизнеспособность дубового шелкопряда при экзогенном воздействии агонистов экдистероидов

Сведения об экзогенном воздействии гормоноподобных веществ на стадию яйца насекомых в доступной нам литературе отсутствуют. Поэтому выявление степени влияния новейших агонистов экдистероидов, синтезированных в лаборатории экдистероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси под руководством доктора химических наук Н.В. Ковганко, на процессы развития гусениц, полученных из обработанных биологически активными веществами данной группы, представляет научный и практический интерес.

После проведения исследований по изучению контактно-кишечного способа воздействия агонистов экдистероидов на рост и развитие гусениц дубового шелкопряда мы провели серию опытов по экзогенному влиянию биологически активных веществ данной группы на поведение и развитие насекомого на всех стадиях развития (яйцо, гусеница, куколка, имаго).

При изучении физиологической активности органических соединений первостепенное значение имеет разработка соответствующих стандартных тестов, характеризующихся быстротой, надежностью и простотой исполнения. Действие экдистероидов как гормонов линьки и метаморфоза насекомых оценивается в настоящее время по нескольким тестам. Наиболее простым в исполнении является метод окунания, при котором личинки рисовой огневки *Chilo suppressalis* на 5 сек погружаются в метанольный раствор испытуемых соединений [228]. Последствия погружения личинок насекомых в растворы экдистероидов зависят от вида насекомого, его возраста, структуры и концентрации экдистероида. Так, при погружении личинок колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* в 4% раствор 20 E отмечена гибель 64% животных, а при скармливании или инъекции – 30–40% [59]. Для личинок III возраста *Chilo suppressalis* летальным является погружение в 0,5% метанольный раствор понастерона A и 20 E, а для личинок последнего возраста – в 0,0025% растворы этих экдистероидов. Для личинок III возраста *Culex pipiens* тотальная гибель наблюдается при погружении в 0,001% водный раствор понастерона A и 0,005% водный раствор 20 E, а для личинок последнего возраста достаточно 0,0003% понастерона A [229]. Погружение гусениц *Ephestia kühniella* последнего возраста в растворы экдистероидов разной концентрации, выделенных из надземной части *Serratula coronata* L., приводило к многообразию эффектов, зависящих как от природы экдистероида и его концентрации, так и от природы растворителя. В результате погружения экдистероиды проявляли три конкурирующих эффекта – токсический, адаптогенный и гормональный. Высокий процент гибели гусениц свидетельствует о слабом адаптогенном влиянии этих экдистероидов [122].

Полученные нами данные подтверждают вышеуказанные проявления физиологической активности агонистов экдистероидов у гусениц дубового шелкопряда после экзогенного действия на них. В результате эксперимента по изучению экзогенного воздействия R-209, R-210 и R-211 разных концентраций на только отродившихся гусениц получены интересные данные.

Изучение процессов жизнедеятельности дубового шелкопряда после экзогенного воздействия агонистов экдистероидов на яйца, гусениц, куколок и имаго показало, что биологически активные вещества выявили достаточно сильный инсектицидный эффект по отношению к насекомому. Согласно данным рисунка 4.2, самый высокий процент смертности отмечен после окунания гусениц в раствор R-209 в двух вариантах концентрации. Погружение гусениц в 0,1% раствор уже на 12-е сутки вызвал гибель 100% особей, тогда как на контроле за весь период развития (64 сут.) смертность гусениц составила всего 6%.

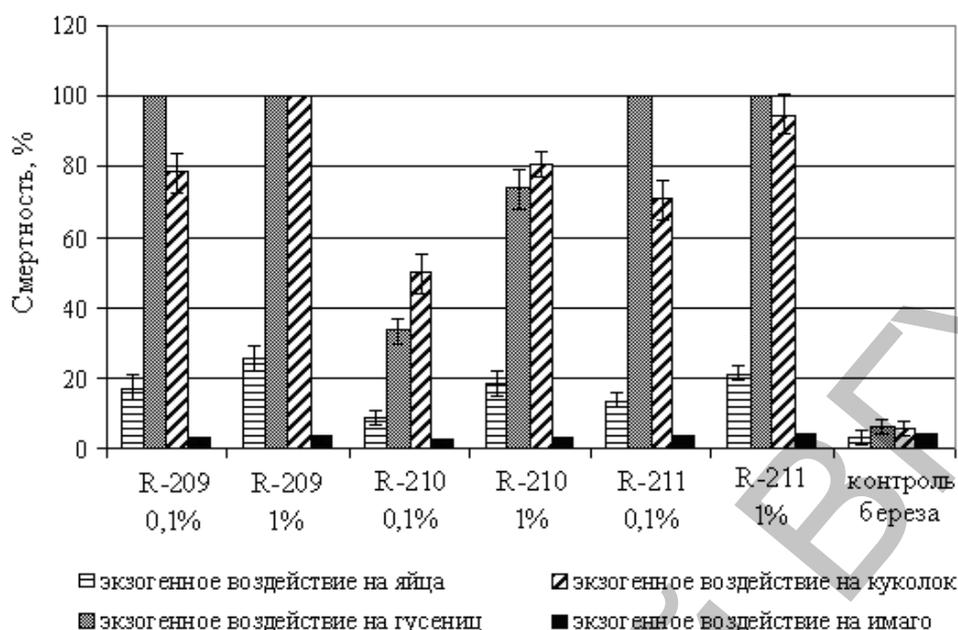


Рисунок 4.2 – Инсектицидная активность агонистов экдистероидов по отношению к дубовому шелкопряду при экзогенном воздействии на яйца, гусениц, куколок и имаго

В варианте с 1% раствором R-209 в первые сутки после закладки опыта погибло 92% гусениц, а на 6-е сутки – 100% по сравнению с контролем. Сравнение темпов гибели дубового шелкопряда под воздействием R-209 в концентрации 0,1% и 1% показывает, что более сильное влияние на гусениц имел 1% раствор, так как в данном варианте опыта все гусеницы погибли в 2 раза быстрее, чем при воздействии 0,1% раствора. Воздействие растворов R-211 разной концентрации на гусениц китайского дубового шелкопряда оказалось тоже достаточно сильным. Так, после погружения гусениц в 0,1% раствор агониста в первые сутки опыта погибло на 40% особей больше, чем в контроле, на 6-е сутки отмечена гибель 87%, а на 12-е сутки с начала эксперимента погибло 100% гусениц. В варианте с 1% раствором R-211 в первые сутки после закладки опыта погибло 68% гусениц – на 55% больше, чем в контроле, а на 6 сутки отмечена гибель 100% особей. Из полученных данных видно, что влияние 1% раствора R-211 на организм гусениц оказалось значительно сильнее, так как все гусеницы погибли в 2 раза быстрее по сравнению с 0,1% раствором. Наименее токсичным для гусениц китайского дубового шелкопряда оказался раствор R-210. Так, после погружения гусениц в 0,1% раствор этого агониста за весь период развития погибло 33% гусениц, что на 27% больше, чем в контроле. Воздействие 1% раствора R-210 на дубового шелкопряда оказалось сильнее – в опыте смертность особей составила 73%, что на 67% выше по сравнению с контролем. В данном случае под воздействием R-210 гусеницы гибли в течение I – в начале II возраста, но к концу II возраста гусеницы смогли адаптироваться к воздействию растворов R-210 как 0,1%, так 1%-ной концентраций, потому что смертности гусениц до конца разви-

тия больше не наблюдалось. В этот период гусеницы были жизнеспособны, в конце развития завилы коконы.

Таким образом, растворы 0,01% соединений не оказали отрицательного влияния на выживаемость гусениц шелкопряда. Вещества R-209 и R-211 в концентрации 0,1 и 1% проявили сильный токсический эффект по отношению к дубовому шелкопряду и вызвали 100% гибель особей. Но под воздействием 1% растворов этих агонистов гибель всех гусениц наступила значительно быстрее, чем при воздействии 0,1% растворов. К воздействию R-210 в концентрации 0,1 и 1% гусеницы оказались менее чувствительными по сравнению с R-209 и R-211, что выразилось в более низких темпах гибели дубового шелкопряда и адаптации к R-210 к концу II возраста, о чем свидетельствует отсутствие смертности гусениц до конца развития. Следует отметить, что воздействие раствора R-210 в концентрации 1% на организм гусениц оказалось более сильным, гусеницы погибли в 2 раза быстрее по сравнению с действием агониста в концентрации 0,1%.

При экзогенном действии агонистов экидистероидов в концентрации 0,1% и 1% на куколок отмечена гибель 80% и 100% особей под воздействием R-209, 50% и 80% под воздействием R-210, 70% и 95% под воздействием R-211. Такая реакция, вероятно, вызвана изменением функциональной активности нейроэндокринной системы при избыточном поступлении в тело агонистов экидистероидов и введением насекомого в цикл метаморфоза, к которому оно физиологически не готово.

Минимальное инсектицидное действие агонистов экидистероидов по отношению к дубовому шелкопряду проявилось при экзогенном воздействии на грену. После воздействия R-209 0,1% погибло 17% гусениц, что на 14% больше, чем в контроле, воздействие 1% раствора соединения вызвало гибель 25% особей за такой же период против 3% в контроле. Экзогенное воздействие R-210 0,1% и 1% растворов на грену шелкопряда вызвало гибель 8% и 18% гусениц соответственно, что на 5% и 15% больше, чем в контроле. После обработки грены 0,1% и 1% растворами R-211 смертность гусениц составила 13% и 20%, что на 10% и 17% больше, чем в контроле. Из данных рисунка 4.2 видно, что токсический эффект агонистов по отношению к вышедшим из обработанной грены гусеницам сохранялся достаточно длительное время, о чем свидетельствует гибель особей на протяжении I–II возрастов, но к началу III возраста произошла адаптация к неблагоприятному фактору, что подтверждается отсутствием смертности до конца развития.

Следует отметить, что после экзогенного воздействия агонистов экидистероидов на имаго дубового шелкопряда их гибели не наблюдалось.

Наряду с гибелью вышедших из обработанной грены гусениц и обработанных гусениц наблюдалось и увеличение продолжительности их развития. Согласно данным таблицы 4.23, под воздействием R-209 0,1% и 1% гусеницы развивались на 4 и 5 суток дольше по сравнению с контролем

за счет увеличения периода активного питания. Продолжительность развития гусениц после влияния R-210 0,1% не отличается от контроля, а под воздействием 1% увеличилась на 2 суток по сравнению с контролем за счет увеличения периода активного питания на 3 суток и сокращения периода сна на 1 сутки. Воздействие R-211 0,1% и 1% концентраций на грену шелкопряда привело к замедлению развития гусениц на 2 и 3 суток по сравнению с контролем за счет увеличения периода активного питания.

Таблица 4.23 – Влияние агонистов экидистероидов на продолжительность развития гусениц дубового шелкопряда при экзогенном воздействии на яйца и гусениц по возрастам, сут.

Вариант опыта	Концентрация, %	Продолжительность развития, сут.			
		Период активного питания	Сон	Линька	Всего
Экзогенное воздействие на грену	R-209				
	0,01	44,53±0,25	9,51±0,17	9,15±0,14	63,19±1,02
	0,1	46,95±0,16*	9,59±0,14	10,22±0,12	66,76±0,65*
	1	48,30±0,41*	9,21±0,12	10,13±0,14	67,64±0,53*
	Контроль	43,49±0,34	9,27±0,10	9,29±0,12	62,05±1,12
	R-210				
	0,01	43,58±0,31	9,14±0,13	8,78±0,18	61,50±0,86
	0,1	44,01±0,46	8,75±0,16	9,07±0,15	61,83±0,46
	1	46,90±0,51*	8,65±0,10	9,10±0,14	64,65±0,96*
	Контроль	43,49±0,34	9,27±0,10	9,29±0,12	62,05±1,12
	R-211				
	0,01	43,67±0,24	8,67±0,17	9,12±0,13	61,46±0,87
	0,1	44,31±0,45	9,87±0,13	10,22±0,19	64,40±0,54*
	1	46,66±0,53*	9,70±0,18	9,59±0,12	65,95±0,45*
	Контроль	43,49±0,34	9,27±0,10	9,29±0,12	62,05±1,12
	Экзогенное воздействие на гусениц	R-209			
0,01		44,35±0,42	9,13±0,17	8,57±0,25	63,23±0,65
0,1		9,16±0,15*	3,57±0,08*	–	12,73±0,14*
1		6,72±0,06*	–	–	6,72±0,06*
Контроль		44,01±0,34	9,49±0,12	9,61±0,17	64,11±0,38
R-210					
0,01		45,75±0,48	8,72±0,15	9,03±0,17	63,50±0,53
0,1		44,69±0,25	8,65±0,15	9,20±0,09	62,81±0,32
1		55,59±0,23*	11,00±0,15*	12,48±0,17*	79,07±0,31*
Контроль		44,01±0,34	9,49±0,12	9,61±0,17	64,11±0,38
R-211					
0,01		45,69±0,51	8,69±0,18	8,84±0,19	63,22±0,65
0,1		8,69±0,27*	2,98±0,13*	–	11,67±0,21*
1		3,25±0,09*	–	–	3,25±0,09*
Контроль		44,01±0,34	9,49±0,12	9,61±0,17	64,11±0,38

Примечание: * – $P \leq 0,05$.

Сравнение продолжительности развития дубового шелкопряда после обработки грены агонистами экидистероидов R-209, R-210 и R-211 установило, что растворы 0,01% соединений не оказали отрицательного влияния на продолжительность развития гусениц, растворы препаратов 0,1% и 1% концентраций вызвали замедление темпов развития, причем R-209 и R-211 в большей степени, чем R-210 тех же концентраций, что подтверждается увеличением сроков развития. Под воздействием растворов соединений в концентрации 1% длительность развития гусениц больше по сравнению с воздействием 0,1% растворов.

Погружение гусениц китайского дубового шелкопряда в растворы агонистов экидистероидов разной концентрации оказало влияние на продолжительность их развития, кроме раствора 0,01% концентрации во всех вариантах опыта (таблица 4.23). В варианте с раствором R-209 1% концентрации продолжительность развития гусениц составила почти 7 сут. В течение этого периода гусеницы были малоактивны и на 7-е сутки погибли все. В результате воздействия агониста R-209 в концентрации 0,1% гусеницы развивались 12 сут. по сравнению с контролем (64 сут.). Период активного питания в I возрасте увеличился на 3 сут. по сравнению с контролем, период сна – на 1 сут., во время которого 100% гусениц погибло. Под воздействием R-210 0,1% концентрации гусеницы развивались на 2 сут. меньше по сравнению с контролем. В варианте опыта с R-210 1% концентрации продолжительность развития гусениц составила 79 сут. – на 15 сут. дольше, чем в контроле. Это произошло за счет увеличения периода активного питания на 11 суток, периода сна – почти на 2 сут. и периода линьки – на 3 сут. по сравнению с контролем. После погружения гусениц в 0,1% раствор R-211 их продолжительность развития составила лишь 11 сут. по сравнению с контролем (64 сут.). При этом период активного питания в I возрасте длился на 2 сут. дольше, чем в контроле, а во время периода сна все гусеницы погибли. В опыте с 1% раствором R-211 гусеницы развивались всего 3 сут., после чего все погибли. Таким образом, экзогенное воздействие растворов R-209 и R-211 в концентрациях 0,1 и 1% на гусениц привело к отклонениям в их развитии – процесс линьки у гусениц резко нарушился и сопровождался массовой гибелью. Экзогенное воздействие раствора R-210 1% концентрации привело к значительному увеличению продолжительности развития дубового шелкопряда.

Экзогенное воздействие на грену и гусениц шелкопряда агонистов экидистероидов R-209, R-210 и R-211 привело к снижению скорости весового роста и снижению зоомассы гусениц в течение всего периода развития, кроме растворов соединений в концентрации 0,01%, которые не оказали отрицательного влияния на ход накопления массы шелкопрядом (таблица 4.24).

Таблица 4.24 – Изменение массы гусениц дубового шелкопряда после экзогенного воздействия агонистов экдистероидов на грену и гусениц

Вариант опыта	Концентрация, %	Масса гусениц по возрастам, г					
		I возраст	II возраст	III возраст	IV возраст	V возраст	Перед окукливанием
Экзогенное воздействие на грену	R-209						
	0,01	0,007±0,001	0,040±0,005	0,21±0,04	1,07±0,06	4,18±0,16	13,29±0,39
	0,1	0,007±0,001	0,032±0,003*	0,18±0,06*	0,87±0,09*	3,86±0,12*	10,31±0,42*
	1	0,007±0,001	0,022±0,006*	0,12±0,05*	0,66±0,06*	3,13±0,08*	9,17±0,51*
	Контроль	0,007±0,001	0,049±0,006	0,25±0,03	1,15±0,06	4,55±0,09	13,42±0,67
	R-210						
	0,01	0,007±0,001	0,043±0,005	0,23±0,06	1,11±0,09	4,43±0,17	13,29±0,39
	0,1	0,007±0,001	0,038±0,003*	0,21±0,04	1,05±0,07	4,20±0,12	12,42±0,25
	1	0,007±0,001	0,026±0,004*	0,19±0,07*	0,83±0,06*	3,81±0,09*	10,33±0,55*
	Контроль	0,007±0,001	0,049±0,006	0,25±0,03	1,15±0,06	4,55±0,09	13,42±0,67
	R-211						
	0,01	0,007±0,001	0,039±0,004	0,21±0,04	1,09±0,07	4,20±0,15	13,32±0,37
	0,1	0,007±0,001	0,035±0,002*	0,19±0,05*	0,93±0,08	3,98±0,10	11,73±0,32*
1	0,007±0,001	0,024±0,005*	0,16±0,04*	0,75±0,05*	3,73±0,09*	9,87±0,61*	
Контроль	0,007±0,001	0,049±0,006	0,25±0,03	1,15±0,06	4,55±0,09	13,42±0,67	
Экзогенное воздействие на гусениц	R-209						
	0,01	0,007±0,001	0,036±0,004	0,19±0,05	1,03±0,07	4,25±0,12	13,21±0,12
	0,1	0,007±0,001	–	–	–	–	–
	1	0,007±0,001	–	–	–	–	–
	Контроль	0,007±0,001	0,039±0,007	0,21±0,04	1,08±0,05	4,60±0,11	13,51±0,48
	R-210						
	0,01	0,007±0,001	0,037±0,003	0,20±0,04	1,09±0,08	4,35±0,16	13,32±0,32
	0,1	0,007±0,001	0,028±0,002*	0,17±0,06*	0,92±0,09	3,85±0,12	11,86±0,42*
	1	0,007±0,001	0,020±0,005*	0,15±0,05*	0,88±0,07*	3,32±0,08*	10,14±0,55*
	Контроль	0,007±0,001	0,039±0,007	0,21±0,04	1,08±0,05	4,60±0,11	13,51±0,48
	R-211						
	0,01	0,007±0,001	0,035±0,005	0,20±0,07	1,07±0,09	4,29±0,19	13,26±0,27
	0,1	0,007±0,001	–	–	–	–	–
1	0,007±0,001	–	–	–	–	–	
Контроль	0,007±0,001	0,039±0,007	0,21±0,04	1,08±0,05	4,60±0,11	13,51±0,48	

Примечание: * – P ≤ 0,05.

Так, после воздействия экзогенного воздействия R-209 0,1% и 1% концентраций на грену отмечено снижение массы гусениц перед завивкой, в конце V возраста соответственно на 25% и 30% по сравнению с контролем. Раствор соединения в концентрации 1% вызвал снижение массы гусениц на 12% по сравнению с 0,1% раствором. В варианте опыта с R-210 в концентрации 0,1% и 1% масса гусениц в конце развития ниже соответственно на 8% и 20% по сравнению с контрольными показателями. После воздействия 1% раствора агониста на грену масса гусениц перед завивкой на 15% меньше, чем после воздействия 0,1% раствора. Обработка грены 0,1% и 1% растворами R-211 привела к снижению массы гусениц в течение развития, и перед окукливанием она была ниже на 13% и 25% соответственно по сравнению с контролем. Влияние соединения в концентрации 1% привело к снижению темпов накопления массы гусениц в течение всего периода развития в большей степени, чем 0,1% раствор, о чем свидетельствует падение значений на 16%.

После обработки гусениц агонистом экистероидов R-210 0,1% и 1% концентраций растворов их масса к концу развития была на 27% и 36% меньше, чем в контроле (таблица 4.24). Экзогенное воздействие агониста в концентрации 1% оказало более сильное влияние на ход накопления массы в течение всего периода развития по сравнению с воздействием 0,1% раствора, что подтверждается снижением массы гусениц к концу развития на 15%. Такую адаптивную реакцию организма на воздействие поражающего фактора можно трактовать как защитную реакцию на ухудшение условий существования.

Удельная скорость роста дубового шелкопряда после экзогенного воздействия на грену R-209 0,1% и 1% у гусениц на 27% и 40% ниже, чем в контроле. Интенсивность роста шелкопряда после воздействия 1% раствора в большей степени снижается по сравнению с 0,1% раствором у гусениц за весь период развития в среднем на 17% (рисунок 4.3). После обработки грены агонистом R-210 0,1% и 1% концентраций растворов интенсивность роста гусениц за весь период развития ниже контрольных показателей в среднем на 13% и 20% (рисунок 4.4). R-210 в концентрации 1% оказал более сильное отрицательное влияние на скорость роста шелкопряда, чем 0,1% раствор, о чем свидетельствует падение значений у гусениц за весь период развития на 20%.

После обработки грены растворами R-211 0,1% и 1% концентраций интенсивность роста гусениц за весь период развития ниже контроля в среднем на 17% и 35% (рисунок 4.5). Интенсивность роста шелкопряда после воздействия на грену R-211 в концентрации 1% ниже у гусениц за весь период развития в среднем на 17% по сравнению с воздействием 0,1% раствора агониста.

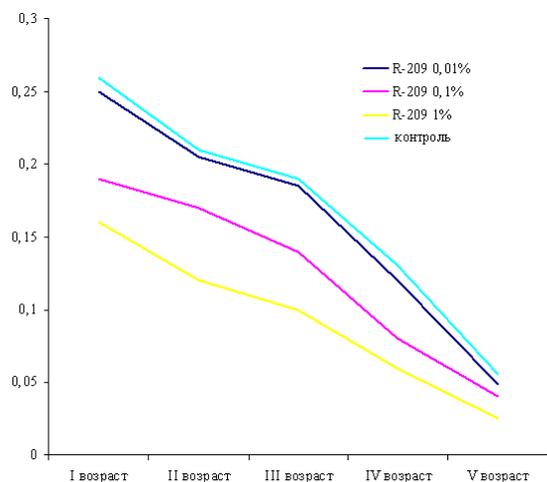


Рисунок 4.3 – Удельная скорость роста гусениц дубового шелкопряда на березе после обработки яиц агонистом экдистероидов

R-209

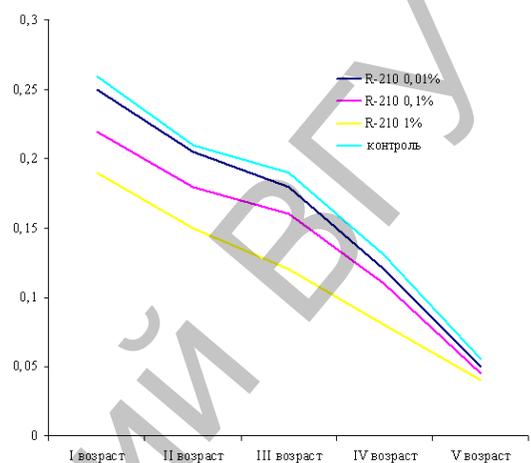


Рисунок 4.4 – Удельная скорость роста гусениц дубового шелкопряда на березе после обработки яиц агонистом экдистероидов

R-210

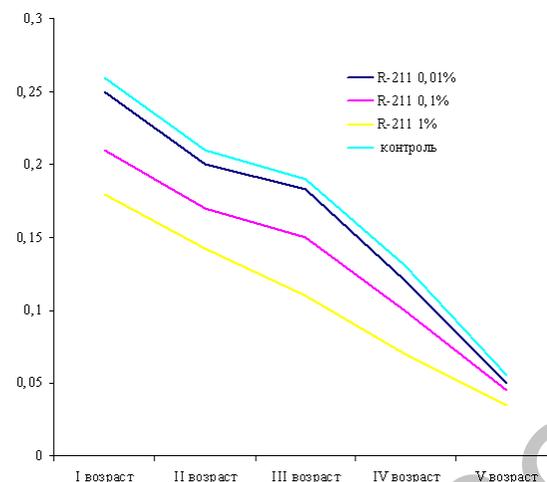


Рисунок 4.5 – Удельная скорость роста гусениц дубового шелкопряда на березе после обработки яиц агонистом экдистероидов

R-211

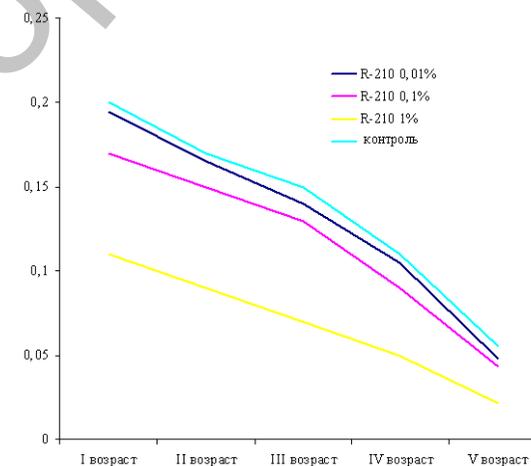


Рисунок 4.6 – Удельная скорость роста гусениц китайского дубового шелкопряда после обработки их агонистом экдистероидов

R-210

Сравнительный анализ по влиянию обработки грены агонистами экдистероидов R-209, R-210 и R-211 на удельную скорость роста шелкопряда показал, что агонисты R-209 и R-211 в концентрации 0,1% и 1% в большей степени вызвали снижение интенсивности роста шелкопряда. Это подтверждается падением значений удельной скорости роста после воздействия R-209 0,1% и 1% концентраций у гусениц за весь период развития в среднем на 10% и 14% соответственно по сравнению с воздействием R-210 тех же концентраций, а после воздействия R-211 0,1% и 1% – на 5% и 9% соответственно.

Скорость удельного роста у гусениц после обработки их 0,1% и 1% растворами R-210 ниже в среднем на 9% и 45% по сравнению с контролем (рисунок 4.6).

Полученные данные о более высоких темпах снижения удельной скорости роста гусениц дубового шелкопряда под воздействием растворов агонистов экдистероидов в концентрации 1% по сравнению с влиянием 0,1% раствора на организм гусениц согласуются с данными о наиболее высокой смертности опытных гусениц, обработанных 1% раствором и усилением токсичности R-210 в данной концентрации.

Обобщая вышесказанное следует отметить, что агонисты экдистероидов R-209, R-210 и R-211 в концентрации 0,01% не оказали отрицательного влияния на удельную скорость роста дубового шелкопряда после экзогенного воздействия на грену и гусениц. Агонисты R-209 и R-211 в концентрации 0,1% и 1% в большей степени оказали негативное влияние на процессы роста шелкопряда, чем R-210 тех же концентраций, о чем свидетельствуют более низкие темпы роста насекомого. При этом увеличение концентрации растворов с 0,1% до 1% вызывало снижение темпов роста гусениц. Проведенными исследованиями установлено, что агонисты экдистероидов R-209, R-210 и R-211 в концентрации 0,01% не вызвали существенных нарушений в развитии дубового шелкопряда при экзогенном воздействии на грену. Соединения R-209 и R-211 0,1% и 1% концентраций в большей степени оказали токсическое воздействие на грену и вышедших из нее гусениц по сравнению с R-210 тех же концентраций, что подтверждается более высоким уровнем смертности подопытных особей. Причем инсектицидная активность возрастала при увеличении концентрации растворов агонистов с 0,1% до 1% во всех вариантах опыта. Полученные результаты говорят о том, что агонисты экдистероидов в концентрации 0,1% и 1% вызывают отсроченные эффекты, которые проявляются на более поздних стадиях развития после проведения обработки.

Механизм адаптации в наших опытах имеет все приведенные ранее признаки [122; 230]. Первая стадия – реакция тревоги сопровождается смертностью обработанных особей (рисунок 4.2). Вторая стадия – адаптации, которая в нашем случае проявляется в отсутствии гибели опытных особей до конца развития. Стадия истощения повторяет стадию тревоги и

в нашем случае отражает нарушения в развитии куколок, полученных из гусениц после экзогенного воздействия на грену агонистов экидистероидов 0,1% и 1% концентраций (таблица 4.25).

Таблица 4.25 – Влияние агонистов экидистероидов на дубового шелкопряда после экзогенного воздействия на грену

Показатели	Концентрация, %	R-209	R-210	R-211
Экзогенное воздействие на грену				
Образование куколок, %	0,01	95,74±0,65	96,12±0,55	95,93±0,36
	0,1	93,21±0,43*	94,65±0,91	94,12±0,24
	1	90,35±0,82*	92,21±0,83*	90,78±0,97*
	Контроль	96,54±0,76		
Выживаемость куколок, %	0,01	90,85±0,36	91,64±0,29	90,48±0,55
	0,1	89,15±0,65	90,48±0,42	89,76±0,48
	1	86,45±0,87*	88,21±0,75*	86,93±0,69*
	Контроль	92,31±0,48		
Выход имаго, %	0,01	87,65±0,95	88,93±1,12	87,15±0,85
	0,1	84,31±1,03*	87,63±1,25	86,38±0,97
	1	75,12±1,24*	81,16±1,34*	79,52±1,35*
	Контроль	89,25±1,15		
Экзогенное воздействие на гусениц				
Образование куколок, %	0,01	95,83±0,75	96,15±0,94	95,61±0,55
	0,1	0	72,34±1,25*	0
	1	0	41,56±1,38*	0
	Контроль	97,62±0,52		
Выживаемость куколок, %	0,01	91,72±0,34	93,12±0,57	92,53±0,74
	0,1	0	0	0
	1	0	0	0
	Контроль	93,45±0,35		
Выход имаго, %	0,01	87,12±0,85	88,51±0,91	88,24±1,12
	0,1	0	0	0
	1	0	0	0
	Контроль	90,26±1,05		
Экзогенное воздействие на куколок				
Выживаемость куколок, %	0,01	93,65±0,54	94,15±0,37	93,86±0,44
	0,1	21,45±0,75*	50,17±0,43*	29,13±0,85*
	1	0	19,53±0,52*	5,63±0,61 [†]
	Контроль	94,21±0,55		
Выход имаго, %	0,01	90,35±0,75	91,05±1,11	90,54±1,18
	0,1	15,43±1,25*	31,24±0,87*	20,63±1,42*
	1	0	0	0
	Контроль	91,16±1,05		

Примечание: * – $P \leq 0,05$.

Из данных таблицы 4.25 следует, что R-209 и R-211 в концентрации 0,1% и 1% проявили более сильный гормональный эффект по отношению

к шелкопряду, чем R-210 тех же концентраций, что выражается в снижении образования куколок из гусениц, уменьшении выживаемости куколок и выхода имаго. Наблюдается прямая зависимость развития куколок от вида соединения и концентрации их растворов – увеличение концентрации агонистов вызывает уменьшение образования куколок и снижение их выживаемости. Экзогенное воздействие агонистов на грену оказало влияние и на выход имаго из выживших куколок. Из данных таблицы 4.25 видно, что выход имаго в варианте с 0,01% растворами соединений составил от 87 до 88%, что сопоставимо с контрольными данными (89%). При увеличении концентрации в 10 раз (0,1%) и 100 раз (1%) во всех вариантах опыта выход имаго снижается по сравнению с контролем. Также наблюдается, что образовавшиеся из обработанных гусениц куколки оказались нежизнеспособными, и выхода имаго из них не произошло. Таким образом, к экзогенному воздействию агонистов R-209, R-210 и R-211 на гусениц реакция адаптации у дубового шелкопряда наблюдалась только в случае с R-210. Растворы соединений 0,01% концентрации не оказали отрицательного влияния на выживаемость гусениц и скорость роста дубового шелкопряда.

Исследования по экзогенному воздействию агонистов экидистероидов R-209, R-210 и R-211 на куколок дубового шелкопряда показали, что после погружения куколок в 0,01% растворы соединений нарушений в имагинальном развитии не произошло, и из обработанных куколок выходили нормальные бабочки, которые активно спаривались, откладывали яйца. Более высокие дозы препаратов вызывали гибель куколок (таблица 4.25).

Так, при воздействии R-209 0,1% и 1% концентрации погибло 80% и 100% куколок соответственно. R-210 тех же концентраций вызвал гибель 50% и 80% куколок. В результате обработки куколок 0,1% и 1% растворами R-211 отмечена гибель 70% и 95% куколок соответственно. Сравнение полученных данных показывает, что R-209 и R-211 оказывают сильный токсический эффект на куколок шелкопряда по сравнению с R-210 тех же концентраций, что подтверждается высоким процентом их гибели.

Следует отметить, что в вариантах опыта с 0,1% концентрацией агонистов наблюдался выход имаго с деформированными крыльями, низкой половой активностью. А при дозах 1% происходило ненормальное развитие, и имаго не могло выйти из кокона. Следовательно, агонисты экидистероидов при дозах 0,1% и 1% оказывают сильное токсическое и гормональное воздействие на куколок и развивающихся из них имаго. Одно из возможных объяснений токсичности агонистов экидистероидов по отношению к куколкам состоит в том, что они изменяют функциональную активность нейроэндокринной системы и вводят насекомое в цикл метаморфоза, к которому оно физиологически не готово. Полученные нами данные согласуются с результатами ряда исследований [68; 72; 74; 75; 231] по воздействию дифлубензурана, флуциклоксурона, галофенозида и тебуфенози-

да на куколок *Tenebri omolitor*, *Manduca sexta*, *Hyposoter didymator*, согласно которым биологически активные вещества вызывали токсический эффект и нарушения дальнейшего развития у куколок и имаго насекомых.

Доказано, что под контролем экидистероидов находится большинство процессов, связанных с размножением и дифференцировкой клеток. Фитоэкидистероиды, попадая в организм насекомых, вызывают ряд серьезных нарушений процессов их развития. Например, экзогенные экидистероиды вызывают у ряда насекомых гонадотропные эффекты [88; 232]. Ряд авторов [77; 80–82; 83; 233; 234] указывает на овоцидную и ларвицидную активность агонистов экидистероидов из ряда диацилгидразинов. Они отрицательно влияют на половое поведение имаго чешуекрылых, сильно снижают плодовитость и вызывают накопление вителлогенина в гемолимфе.

Исследования по изучению экзогенного воздействия агонистов экидистероидов на имаго дубового шелкопряда показали, что при топическом нанесении 0,01% растворов соединений на среднегрудь только вышедших из коконов самцов и самок не наблюдалось нарушений в их развитии и половом поведении. При воздействии 0,1% растворов R-209, R-210 и R-211 отмечено у самцов снижение призывного поведения в присутствии самок по сравнению с контролем. Такое поведение наиболее ярко выражено при воздействии R-209 и R-211. Обработка самок и самцов шелкопряда растворами 1% концентрации оказала в большей степени отрицательное воздействие на половое поведение самцов, чем 0,1% растворы, о чем свидетельствует ярко выраженная пассивность имаго по отношению друг к другу.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о последствии агонистов экидистероидов, которое проявляется на более поздних стадиях развития после проведенной обработки. Сравнение полученных данных показало, что R-209 и R-211 в концентрации 0,1% и 1% проявили в большей степени отсроченное воздействие на процессы жизнедеятельности шелкопряда, чем R-210 тех же концентраций, что подтверждается снижением образования куколок из гусениц, уменьшением выживаемости куколок и выхода имаго.

Суммируя полученные данные по экзогенному воздействию агонистов экидистероидов R-209, R-210 и R-211 на яйца, гусениц, куколок и имаго дубового шелкопряда, можно сказать, что растворы соединений в концентрации 0,01% после обработки не вызвали нарушений в развитии шелкопряда. Растворы препаратов в концентрации 0,1% и 1% оказали сильное отрицательное воздействие на дальнейшее развитие насекомого после обработки разных стадий онтогенеза, которое возрастало при увеличении концентрации препаратов с 0,1% до 1%. По силе воздействия агонисты экидистероидов располагаются в следующем порядке: R-209 > R-211 > R-210. Механизм экзогенного действия на разные стадии развития дубового шелкопряда выражается в проявлении токсического, адаптогенного и гормо-

нального эффектов, причем во всех случаях наблюдается прямая зависимость эффектов от вида соединения, концентрации раствора и стадии развития, на которой была проведена обработка. Так, сильный токсический эффект агонисты экдистероидов в концентрации 0,1% и 1% проявили при экзогенном воздействии на гусениц и куколок шелкопряда, что подтверждается гибелью значительного количества подопытных особей. Адаптогенный и гормональный эффекты к воздействию препаратов наблюдались при обработке яиц и имаго, а также при обработке гусениц R-210. Следовательно, по чувствительности к воздействию агонистов экдистероидов 0,1% и 1% концентрации стадии онтогенеза дубового шелкопряда расположились в следующем порядке: куколки > гусеницы > имаго > яйца. Следует отметить, что во всех вариантах опыта наблюдались отсроченные эффекты после воздействия соединений, которые проявлялись на более поздних стадиях развития после проведения обработки и выражались в различных нарушениях развития.

Проведенными исследованиями установлено, что изученные агонисты экдистероидов R-209, R-210 и R-211 в сублетальных концентрациях (0,1% и 1%) угнетают процессы жизнедеятельности дубового шелкопряда. Биологическая активность агонистов экдистероидов определялась стадией развития насекомого и кормовым растением. Наиболее чувствительными к воздействию соединений были гусеницы и куколки, наиболее устойчивыми – имаго и яйца. Активность агонистов экдистероидов была более заметна при питании гусениц листом березы, чем дуба. При этом степень воздействия препаратов зависит от вида соединения, его концентрации и способа воздействия. По силе воздействия при 10-кратном увеличении концентрации препаратов с 0,1 до 1% агонисты экдистероидов расположились в следующем порядке: R-209 > R-211 > R-210.

Выявлено проявление токсического эффекта по отношению к дубовому шелкопряду при разных способах обработки. Так, после контактно-кишечного воздействия на гусениц соединений R-209, R-210 и R-211 отмечена гибель особей (дуб, береза) до 65%, 32% и 45% соответственно; при экзогенном воздействии на яйца – до 26%, 18% и 21% гусениц; при экзогенном воздействии на гусениц – до 100%, 73% и 100%; при экзогенном воздействии на куколок – до 100%, 80% и 95%, а при экзогенном воздействии на имаго гибели опытных особей не наблюдалось.

Обнаружено увеличение продолжительности развития гусеничной фазы дубового шелкопряда под влиянием R-209, R-210 и R-211 после контактно-кишечного воздействия (дуб, береза) на 10, 4 и 9 сут., после экзогенного воздействия на яйца – на 5, 2 и 3 сут., после экзогенного воздействия на гусениц R-210 сроки развития гусениц увеличились на 15 сут, а после воздействия R-209 и R-211 длительность развития составила всего 12 сут.

4.4 Влияние агонистов экдистероидов на биохимические показатели непарного и дубового шелкопрядов

Пища животных должна, как правило, содержать не только ряд органических молекул (витаминов, незаменимых аминокислот), которые организм животного синтезировать не в состоянии, но также должна включать в сбалансированном соотношении питательные вещества трех главных классов: углеводов, жиров, белков. Глюкоза обычно лишь в малых дозах присутствует в крови насекомых. Она найдена в заметном количестве в крови некоторых мух и, как следовало ожидать, в очень высоких концентрациях (около 3 г на 100 мл) в крови рабочих пчел, занятых сбором меда. Хотя у большинства, если не у всех животных, имеются механизмы для взаимного превращения трех названных классов веществ, они недостаточно активны, чтобы обеспечить оптимальное развитие организма, когда какие-либо из этих веществ отсутствуют в пище. Одной из причин ускорения процессов углеводного и белкового обменов насекомых, по мнению многих ученых [105; 235], следует считать высокое содержание растворимых углеводов в кормовом растении. Поэтому определение реакции организма насекомых-фитофагов (олигофага – дубового и полифага – непарного шелкопрядов) на обработку корма ксенобиотиками – агонистами экдистероидов является весьма актуальным, так как способствует накоплению фактического материала для решения вопросов трофобиологии как полезных, так и вредных насекомых. В результате проведенных исследований установлено, что содержание глюкозы и триглицеридов в гомогенате гусениц непарного и дубового шелкопрядов достоверно снижается под воздействием растворов агонистов R-209 и R-211 0,1%-ной концентрации как на дубе, так и на березе (таблицы 4.26, 4.27). Аналогичная картина наблюдается при исследовании гомогената куколок этих насекомых (таблицы 4.28, 4.29). Следовательно, исследуемые агонисты экдистероидов оказывают отрицательное влияние на процессы углеводного и жирового обменов как дубового, так и непарного шелкопрядов, что согласуется с нашими данными об ухудшении усвоения листа кормовых растений гусеницами при попадании агонистов в организм с пищей [236].

Таблица 4.26 – Биохимические показатели гомогената гусениц V возраста непарного шелкопряда под воздействием агонистов R-209 и R-211 на разных кормовых растениях

Кормовое растение	Концентрация, %	Глюкоза (GLU), ммоль/л	Мочевая кислота (UA), микромоль/л	Триглицериды (TG), ммоль/л	Амилаза АМγL, Е/л	HDLP, ммоль/л	Холестерол (CHOL), ммоль/л	Аспаргатаминотрансфераза ALT (GPT), Е/л	γ-Глутамилтрансфераза GGT, Е/л	К разбавл. в 5 раз, ммоль/л
R-209										
Дуб	0,01	1,83±0,18	485,76±35,17	2,21±0,05	50,49±3,31	–	–	75,83±4,45	–	14,53±2,43
	0,1	1,53±0,21*	337,15±29,43*	1,86±0,01*	34,61±3,94*	–	–	70,28±5,50	–	14,18±2,60
	Контроль	1,79±0,22	490,33±37,71	2,22±0,07	51,20±3,23	–	–	78,43±2,53	–	14,51±1,40
Береза	0,01	1,80±0,25	486,18±33,10	3,12±0,01	50,71±5,26	–	–	76,25±2,82	–	13,65±2,15
	0,1	1,41±0,25*	351,45±26,14*	2,46±0,01*	32,53±6,33*	–	–	73,86±3,43	–	13,81±2,44
	Контроль	1,81±0,23	483,51±35,25	3,15±0,07	52,11±3,12	–	–	76,75±5,35	–	13,76±3,92
R-211										
Дуб	0,01	1,84±0,15	488,94±37,53	2,18±0,01	50,87±2,14	–	–	76,54±5,35	–	14,52±1,15
	0,1	1,51±0,16*	361,25±41,15*	1,71±0,04*	37,55±5,25*	–	–	71,92±2,12	–	14,31±1,47
	Контроль	1,79±0,22	490,33±37,71	2,22±0,07	51,20±3,23	–	–	78,43±2,53	–	14,51±1,40
Береза	0,01	1,85±0,21	481,31±33,41	2,89±0,02	50,90±3,15	–	–	77,81±2,45	–	13,91±2,16
	0,1	1,43±0,22*	375,83±38,56*	2,31±0,01*	34,18±6,11*	–	–	75,35±7,82	–	13,32±2,15
	Контроль	1,81±0,23	483,51±35,25	3,15±0,07	52,11±3,12	–	–	76,75±5,35	–	13,76±3,92

* Достоверность отличий при $P \leq 0,05$.

Таблица 4.27 – Биохимические показатели гомогената гусениц V возраста дубового шелкопряда под воздействием агонистов R-209 и R-211 на разных кормовых растениях

Кормовое растение	Концентрация, %	Глюкоза (GLU), ммоль/л	Мочевая кислота (UA), микромоль/л	Триглицериды (TG), ммоль/л	Амилаза АМγL, Е/л	HDLP, ммоль/л	Холестерол (CHOL), ммоль/л	Аспаратами-нотрансфераза ALT (GPT), Е/л	γ-Глутамил-трансфераза GGT, Е/л	К разбавл. в 10 раз, ммоль/л
R-209										
Дуб	0,01	1,08±0,12	1045,16±45,93	2,19±0,25	90,17±3,45	–	–	30,10±0,31	–	9,45±0,36
	0,1	0,71±0,13*	831,61±47,72*	1,34±0,15	75,25±4,17	–	–	30,41±0,79	–	9,25±0,76
	Контроль	0,06±0,18	1031,0±97,86	2,21±0,41	90,71±9,62	–	–	29,70±0,55	–	9,64±0,86
Береза	0,01	1,31±0,21	1405,78±37,31	3,91±0,12	96,91±4,12	–	–	26,86±0,71	–	9,81±0,32
	0,1	0,83±0,15*	917,12±31,22*	2,15±0,11*	84,03±4,25*	–	–	25,32±0,61	–	9,73±0,43
	Контроль	1,26±0,25	1405,45±78,35	3,89±0,15	99,48±4,15	–	–	25,43±0,39	–	10,05±0,37
R-211										
Дуб	0,01	1,11±0,15	1029,15±57,12	2,25±0,05	91,05±3,86	–	–	30,22±0,45	–	9,79±0,39
	0,1	0,93±0,07	870,91±25,47*	1,73±0,12	82,44±2,62	–	–	31,16±0,39	–	9,35±0,41
	Контроль	1,06±0,18	1031,0±97,86	2,21±0,41	90,71±9,62	–	–	29,80±0,55	–	9,64±0,86
Береза	0,01	1,28±0,21	1410,18±59,63	3,81±0,17	100,11±6,13	–	–	25,12±0,25	–	10,15±0,25
	0,1	0,96±0,15*	879,42±49,36*	2,35±0,13	81,15±5,17*	–	–	26,01±0,24	–	9,83±0,21
	Контроль	1,26±0,25	1405,45±78,35	3,89±0,15	99,48±4,15	–	–	25,43±0,39	–	10,05±0,37

* Достоверность отличий при $P \leq 0,05$.

Таблица 4.28 – Биохимические показатели гомогената куколок непарного шелкопряда под воздействием агонистов R-209 и R-211 на разных кормовых растениях

Кормовое растение	Концентрация, %	Глюкоза (GLU), ммоль/л	Мочевая кислота (UA), микромоль/л	Триглицериды (TG), ммоль/л	Холестерол (CHOL), ммоль/л	γ-Глутамил-трансфераза GGT, Е/л	Аспаргатамино-трансфераза (GPT), Е/л	Белок, % сухой массы
R-209								
Дуб	0,01	4,37±0,13	108,31±6,13	4,21±0,13	5,11±0,19	91,42±3,09	120,63±11,21	13,89±0,35
	0,1	3,15±0,14*	73,93±8,39*	3,18±0,09*	5,14±0,15	76,13±4,50*	118,81±12,10	11,19±0,71*
	Контроль	4,52±0,21	110,76±9,50	4,47±0,07	5,04±0,27	90,56±5,36	121,11±8,23	13,47±0,37
Береза	0,01	4,51±0,18	113,83±7,18	4,59±0,07	5,07±0,16	92,15±4,21	118,76±10,46	12,40±0,69
	0,1	3,21±0,16*	70,01±7,79*	3,25±0,05*	5,12±0,15	70,49±4,18*	117,65±9,23	10,14±0,34
	Контроль	4,57±0,26	115,21±7,43	4,71±0,14	5,15±0,22	92,03±4,24	119,93±12,25	12,26±0,26
R-211								
Дуб	0,01	4,40±0,16	107,21±11,42	4,52±0,05	5,09±0,15	90,44±4,55	120,49±7,43	13,37±0,56
	0,1	3,41±0,15*	82,55±7,12*	3,81±0,05*	5,15±0,10	82,11±4,79	119,71±7,53	12,59±0,43
	Контроль	4,52±0,21	110,76±9,50	4,47±0,07	5,04±0,27	90,56±5,36	121,11±8,23	13,47±0,37
Береза	0,01	4,49±0,16	113,26±10,12	4,39±0,09	5,01±0,16	91,83±3,76	120,61±10,52	12,52±0,12
	0,1	3,56±0,15*	79,39±5,45*	3,80±0,11*	4,95±0,12	80,13±4,89	116,22±9,46	11,26±0,29
	Контроль	4,57±0,26	115,21±7,43	4,71±0,14	5,15±0,22	92,03±4,24	119,93±12,25	12,26±0,26

* Достоверность отличий при $P \leq 0,05$.

Таблица 4.29 – Биохимические показатели гомогената куколок дубового шелкопряда под воздействием агонистов R-209 и R-211 на разных кормовых растениях

Кормовое растение	Концентрация, %	Глюкоза (GLU), ммоль/л	Мочевая кислота (UA), микромоль/л	Триглицериды (TG), ммоль/л	Холестерол (CHOL), ммоль/л	γ-Глутамил-трансфераза GGT, Е/л	Аспаргатамино-трансфераза (GPT), Е/л	Белок, % сухой массы
R-209								
Дуб	0,01	2,83±0,10	231,10±31,26	6,49±0,15	3,51±0,09	60,72±2,93	160,53±17,41	10,5±0,3
	0,1	2,17±0,12*	186,16±25,32*	5,17±0,21*	3,49±0,19	48,18±1,45*	131,39±15,16	9,3±0,2*
	Контроль	2,89±0,12	230,0±16,75	6,86±0,21	3,48±0,28	60,20±2,52	161,52±11,25	10,6±0,4
Береза	0,01	3,48±0,11	500,25±24,43	6,61±0,18	3,67±0,12	31,01±0,63	78,31±3,93	10,0±0,2
	0,1	2,72±0,10*	359,14±29,71*	5,34±0,24*	3,45±0,32	20,49±0,81*	59,65±2,32*	9,1±0,2*
	Контроль	3,53±0,13	502,18±24,15	6,67±0,37	3,71±0,16	30,0±1,75	77,50±4,37	10,1±0,2
R-211								
Дуб	0,01	3,01±0,15	231,63±21,73	6,75±0,12	3,52±0,26	60,25±0,32	159,78±15,63	10,1±0,1
	0,1	2,53±0,12*	192,49±31,77*	5,89±0,15*	3,38±0,16	52,25±1,64*	149,73±10,51	9,9±0,3
	Контроль	2,89±0,12	230,0±16,75	6,86±0,21	3,48±0,28	60,20±2,52	161,52±11,25	10,6±0,4
Береза	0,01	3,51±0,08	499,15±30,45	6,61±0,17	3,76±0,16	29,81±2,49	77,25±2,87	10,2±0,2
	0,1	2,95±0,09*	417,56±34,40*	5,91±0,21*	3,67±0,21	24,96±2,50	64,17±2,19*	9,6±0,2
	Контроль	3,53±0,13	502,18±24,15	6,67±0,37	3,71±0,16	30,0±1,75	77,50±4,37	10,1±0,2

* Достоверность отличий при $P \leq 0,05$.

Получены данные об изменении содержания мочевой кислоты в организме шелкопрядов под воздействием агонистов. Ее количество в гомогенате гусениц уменьшается при увеличении концентрации растворов агонистов с 0,01% до 0,1% примерно на 25–30 ммоль/л у непарного шелкопряда на обоих кормовых растениях, на 50 ммоль/л на дубе и 140 ммоль/л на березе – у дубового шелкопряда (таблицы 4.26, 4.27). У дубового шелкопряда мочевой кислоты в гомогенате гусениц содержится в 2 раза больше, чем у непарного шелкопряда, если сравнивать контрольные показатели. Такая же закономерность наблюдается и у куколок (таблицы 4.28, 4.29). Уменьшение содержания мочевой кислоты в гомогенате гусениц шелкопрядов под влиянием агонистов экдистероидов, возможно, свидетельствует об ухудшении усвоения белка пищи. На это косвенно указывает снижение содержания белка и мочевой кислоты в куколках дубового и непарного шелкопрядов (таблицы 4.28, 4.29).

Следует отметить, что агонист R-209 оказывает на белковый обмен более сильное отрицательное воздействие, чем агонист R-211, так как снижение содержания белка у куколок в опыте с R-211 незначительно по сравнению с контролем и различие статистически не подтверждается. Такая большая разница содержания мочевой кислоты в теле гусениц и куколок дубового по сравнению с непарным шелкопрядом, возможно, объясняется разными путями выведения мочевой кислоты из организма. У непарного шелкопряда преобладает вывод вредных веществ через экскреты, а у дубового – второй путь избавления организма от вредных азотистых веществ – путь накопления мочевой кислоты в уратных клетках жирового тела и покровах.

Активность амилазы опытных гусениц дубового и непарного шелкопрядов достоверно снижается при увеличении концентрации растворов агонистов с 0,01% до 0,1%, что согласуется с данными о снижении содержания глюкозы в гомогенате гусениц соответствующих вариантов опыта по сравнению с контролем (таблицы 4.26, 4.27).

Фермент γ -глутамилтрансфераза у гусениц V возраста непарного и дубового шелкопрядов не обнаружен, а у куколок этот фермент имеется (таблицы 4.26–4.29) в значительных количествах. Детальный анализ содержания γ -глутамилтрансферазы в онтогенезе был осуществлен в организме тутового шелкопряда [213]. Пики активности фермента наблюдались в период зарождения тканей, накануне линьки, в период полового созревания. Очевидно, γ -глутамилтрансфераза служит для создания фонда определенных аминокислот в виде их γ -глутамилпроизводных, которые необходимы организму для реализации последующих стадий развития. У дубового и непарного шелкопрядов активность этого фермента исследуется впервые. У куколок непарного шелкопряда активность этого фермента выше в 1,5 раза по сравнению с дубовым шелкопрядом и в меньшей степени изменяется под воздействием агонистов, чем у дубового шелкопряда.

Так, содержание γ -глутамилтрансферазы достоверно уменьшается у куколок непарного шелкопряда только под воздействием агониста R-209. У дубового шелкопряда активность γ -глутамилтрансферазы снижается под воздействием обоих ксенобиотиков, и на березе активность данного фермента у дубового шелкопряда в 2 раза ниже, чем на дубе, а у непарного шелкопряда такого различия не наблюдается. Вероятно, олигофаг – дубовый шелкопряд, согласно данным об изменении активности такого важного фермента белкового обмена, как γ -глутамилтрансфераза, более чувствителен к воздействию агонистов экдистероидов, чем полифаг – непарный шелкопряд. Возможно, здесь другие механизмы ответной реакции организма на воздействие ксенобиотиков. Активность аспартатаминотрансферазы у гусениц непарного шелкопряда в 2,5 раза выше, чем у гусениц дубового шелкопряда. Аспартатаминотрансфераза – фермент синтеза аспарагиновой кислоты, он играет важную роль в обмене аминокислот, осуществляет связь через α -кетоглутаровую кислоту между белковым, углеводным и жировым обменами. Чем выше активность аспартатаминотрансферазы, тем интенсивнее идут процессы обмена веществ в организме насекомого [211].

Следовательно, более высокий уровень активности аспартатаминотрансферазы у гусениц непарного шелкопряда указывает на более высокий уровень обмена веществ в их организме, что согласуется с нашими данными о более высоких затратах энергии пищи на обменные процессы в организме гусениц непарного шелкопряда по сравнению с дубовым шелкопрядом [237]. У куколок шелкопрядов в содержании данного фермента такой большой разницы нет, как у гусениц. У куколок непарного шелкопряда, полученных при питании гусениц листом дуба и березы, различий в активности этого фермента не обнаружено, не выявлено также различие активности аспартатаминотрансферазы под воздействием агонистов R-209 и R-211. У куколок дубового шелкопряда на дубе активность аспартатаминотрансферазы выше, чем у куколок непарного шелкопряда – на 40 Е, а на березе ниже – на 23 Е (сравнение данных с контролем). Куколки дубового шелкопряда накапливают в 5 раз больше жиров, чем куколки непарного шелкопряда в связи с зимовкой в состоянии диапаузы, возможно, поэтому на оптимальном кормовом растении (дубе) активность аспартатаминотрансферазы куколок дубового шелкопряда выше, чем непарного. Если сравнить активность данного фермента у куколок и гусениц дубового шелкопряда на дубе и березе, то ясно видно, что на березе активность данного фермента снижается, что согласуется с нашими данными о замедлении скорости роста и уменьшении затрат энергии пищи на обменные процессы в организме дубового шелкопряда на данном кормовом растении [57]. Дубовый шелкопряд на березе оказывается более чувствительным к отрицательному воздействию агонистов экдистероидов, чем на дубе, на что указывают данные таблицы 4.29, показывая достоверное снижение активности аспартатаминотрансферазы под влиянием агонистов R-209 и R-211 именно

на этом кормовом растении. Витамин холестерол насекомые синтезировать не могут и получают его с пищей. У гусениц как непарного, так и дубового шелкопрядов мы холестерол не обнаружили, вероятно, он тут же усваивается организмом. У куколок обоих шелкопрядов холестерол накапливается, причем у куколок непарного шелкопряда его несколько больше, чем у дубового. Различий в содержании холестерола в зависимости от кормового растения и воздействия агонистов экдистероидов у куколок дубового и непарного шелкопрядов нами не обнаружено. Липопротеины высокой плотности определялись только в гусеницах и не были обнаружены. Минеральный элемент калий играет важную роль в построении калий-гистидин-глутаминовой системы в гемолимфе насекомых [38], поддерживающей гомеостаз организма. Поэтому мы определили содержание калия в гусеницах дубового и непарного шелкопрядов (таблицы 4.26, 4.27). Установлено, что калия в гусеницах дубового шелкопряда содержится в 1,5 раза больше, чем в гусеницах непарного шелкопряда. Изменений в содержании калия на разных кормовых растениях и в зависимости от воздействия агонистов экдистероидов у гусениц дубового и непарного шелкопрядов не обнаружено.

Установлено, что агонисты экдистероидов R-209 и R-211 оказывают отрицательное влияние на содержание глюкозы, триглицеридов и белка в гусеницах и куколках дубового и непарного шелкопрядов, а также приводят к снижению содержания мочевой кислоты, что, возможно, указывает на нарушения процессов усвоения белков пищи. Активность ферментов амилазы, γ -глутамилтрансферазы и аспартатаминотрансферазы в гусеницах и куколках непарного и дубового шелкопрядов достоверно снижается под воздействием агонистов экдистероидов, причем у дубового шелкопряда в большей степени, чем у непарного, особенно на нетрадиционном кормовом растении – березе повислой. Изменений в содержании холестерола и калия под воздействием агонистов экдистероидов и в зависимости от кормового растения не обнаружено.

~ ГЛАВА 5 ~

ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕГО РАЗВИТИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ И ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Обработка растений некоторыми биологически активными веществами повышает иммунитет растений и уменьшает их поедаемость насекомыми – это одно из перспективных и экономичных направлений борьбы с насекомыми-вредителями. Нами проводятся подобные эксперименты с положительным эффектом и готовятся материалы для патентования результатов исследований. Организм гусениц обладает уникальными детоксикационными системами, которые обезвреживают растительные яды, нейтрализуют токсичное действие тяжелых металлов, и изучение составляющих детоксикационной системы гусениц также имеет очень большое теоретическое и практическое значение. Изменение трофических свойств растений под воздействием препаратов обуславливает подъемы и падения численности популяций насекомых и оказывает решающее влияние на процессы симпатрического видообразования, вызывает необходимость изучения закономерностей их воздействия на процессы жизнедеятельности насекомых-фитофагов. Этот аспект взаимоотношений в системе дерево–насекомое недостаточно изучен и требует дальнейшего накопления новых экспериментальных данных для оценки влияния химизма корма на динамику численности популяций. Разработанный на кафедре зоологии способ выкармливания гусениц шелкопряда (авторское свидетельство СССР Кл. А.01.К. 67/04 № 1015874) с успехом применяется для разведения чешуекрылых в культуре, а культуры насекомых можно использовать в разработке методов оценки резистентности членистоногих к инсектицидам, для оценки активности био- и минеральных препаратов и гормональных препаратов в борьбе с вредными членистоногими. Влияние на питание, рост и развитие чешуекрылых позволяет идентифицировать эти соединения в зависимости от действия на организм как аттрактанты, репелленты. Аттрактанты можно использовать для разведения практически ценных видов насекомых, например, мы получили патент № 1941 Республики Беларусь по стимулированию продуктивности дубового шелкопряда.

Репелленты применяются для организации безопасной борьбы с насекомыми-вредителями. Это направление исследований очень перспективно и активно разрабатывается в настоящее время сотрудничеством экологов и биохимиков. Изучение минерального питания насекомых, выявление роли макро- и микроэлементов в их жизнедеятельности находится в начальной стадии, привлекая внимание все большего числа ученых во всем мире. За разработку способов повышения жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда

получены патенты: «Способ выращивания дубового шелкопряда», патент № 1941 РБ «Способ стимулирования продуктивности дубового шелкопряда», 1998 г., патент № 1942 РБ, 1998 г., патент № 25133 «Спосіб вирощування дубового шовкопряда», 2007 г., патент № 24791 «Спосіб вирощування дубового шовкопряда», 2007 г., патент № 25134 «Спосіб обробки грени шовкопряда», 2007 г., патент № 34395 «Спосіб вигодування дубового шовкопряда», 2008 г., патент № 33812 «Спосіб вигодування дубового шовкопряда», 2008 г., патент № 33813 «Спосіб вигодування дубового шовкопряда», 2008 г., патент № 53250 «Спосіб обробки корму дубового шовкопряда» 2010 г., патент № 53251 «Спосіб вирощування дубового шовкопряда», 2010 г.; патент № 52463 «Спосіб обробці корму дубового шовкопряда», 2010 г., патент № 53402 «Спосіб фунгіцидної і бактерицидної обробці грени дубового шовкопряда», 2011 г., патент № 53403 «Способ стимуляции жизнеспособности дубового шелкопряда», 2010 г., патент № 77130 «Способ прогнозирования влияния физико-химических и биологических факторов на организм животных», 2013 г.

Биологически устойчивые, высокопродуктивные, селекционные популяции березовой и дубовой кормовых линий китайского дубового шелкопряда, созданные на кафедре зоологии Витебского госуниверситета, могут служить высококонцентрированным сырьем для микрохирургии в качестве шовного материала. На стадии куколки, для зимовки, шелкопряд накапливает очень большое количество холестерина – это прекрасный антиоксидант, концентрация которого в куколке превышает концентрацию в листьях березы и дуба в 25 раз. В куколке имеются большое количество триглицеридов, глюкозы, уникальный набор ферментов, макро- и микро-элементов. Наши исследования могут служить основой для разработки технологий производства пищевых добавок с антиоксидантными и антиканцерогенными свойствами из куколок дубового шелкопряда. Кроме этого, куколок можно использовать как сырье для получения биологически активных добавок к пище сельскохозяйственных животных. Культуру китайского дубового шелкопряда допустимо применять для оценки действия ксенобиотиков на эукариотический организм, а куколки шелкопряда могут являться объектом биологического мониторинга химического загрязнения окружающей среды. Поэтому дальнейшее развитие проекта возможно как в фундаментальных, так и прикладных исследованиях до достижения получения ферментов, адсорбентов, антиоксидантов и радиопротекторов, необходимых для создания препаратов по выведению радионуклидов из организма человека, повышения его иммунитета и предупреждения развития онкологических заболеваний на основе куколок дубового шелкопряда, а также для создания новых биотехнологий выращивания культур насекомых, которые можно использовать для изучения механизмов резистентности вредителей к инсектицидам и в качестве моделей для тестирования препаратов, необходимых в биологической борьбе с насекомыми-вредителями и для повышения жизнеспособности и продуктивности полезных зоокультур.

~ ЗАКЛЮЧЕНИЕ ~

Впервые исследовано воздействие био- и минеральных препаратов на развитие олиго- и политрофных чешуекрылых в Беларуси.

Установлено, что полифаг – непарный шелкопряд использует повышение питательности корма при его обработке 0,1% раствором KMnO_4 различной концентрации эффективней, чем олигофаг – дубовый шелкопряд, что выражается в более высоком уровне подъема жизнеспособности (86,8% против 78,6% у дубового шелкопряда), более высоких темпах развития (сокращение продолжительности развития гусениц непарного шелкопряда на 6 дней, у дубового – на 4 дня), ускорении процессов потребления и утилизации корма. Все это, наряду со значительным увеличением плодовитости под воздействием растворов KMnO_4 , приводит к более быстрому росту численности популяции непарного шелкопряда, по сравнению с популяцией дубового шелкопряда, и дает полифагу выигрыш в конкурентной борьбе за один и тот же источник пищи – кормовое растение в природе. Полифаг – непарный шелкопряд обладает более интенсивной и подвижной реакцией на изменение минерального состава кормового растения, чем олигофаг – дубовый шелкопряд. Следовательно, 0,1% раствор KMnO_4 можно считать аттрактантом по показателям развития шелкопрядов.

На протяжении четырех лет скормливания гусеницам листа березы, обработанного 0,0001% раствором 3-хлорфталевого ангидрида, наблюдался устойчивый положительный эффект возрастания продуктивности и жизнеспособности шелкопрядов. Следовательно, данное вещество можно считать биостимулятором и рекомендовать в качестве средства, улучшающего экономические показатели выкормок дубового шелкопряда без особых трудоемких затрат и для оптимизации культуры непарного шелкопряда в лабораторных популяциях.

Выявлено, что содержимое куколок дубового шелкопряда имеет спектр свободных аминокислот, близкий к биологически полноценным белкам. Спектр свободных аминокислот содержимого куколок зависит от вида скормливаемого гусеницам растения. Применение водного экстракта 10,0–15,0% концентрации из куколок дубового шелкопряда для обработки корма при выкормке гусениц дубового и непарного шелкопрядов на кормовых растениях – дубе, березе и иве в Беларуси показало высокую активность комплекса биологических веществ экстракта, что выражается в повышении плодовитости и жизнеспособности насекомых. Таким образом, биопрепарат антерин является сильным аттрактантом для дендрофильных чешуекрылых. Обработка грены дубового и непарного шелкопрядов экстрактом почек березы 20-минутной экспозиции эффективна, так как приводит к увеличению выживаемости шелкопрядов и возрастанию их продуктивности на нетрадиционных кормовых растениях – березе и иве, поэтому данный экстракт тоже можно считать аттрактантом.

Установлено положительное влияние витаминно-коферментного препарата и дигидрофосфата микроэлементов на развитие и продуктивность дубового и непарного шелкопрядов на разных кормовых растениях. Применение биостимуляторов обеспечило значительное увеличение выживаемости гусениц, массы и шелконосности коконов, плодовитости имаго. Сравнительный анализ показателей жизнеспособности и продуктивности шелкопрядов, активности ферментов гусениц и эффективности использования обработанного препаратами корма на прирост биомассы гусениц показал, что витаминно-коферментный препарат является более сильным биостимулятором, чем дигидрофосфат микроэлементов.

Определено, что препарат «Биуник-200 СЛ» обладает сильным инсектицидным действием на организм непарного шелкопряда, которое выражается в значительном возрастании смертности, замедлении развития и скорости роста гусениц не только при контакте с препаратом, но и в последующем поколении. Он отрицательно воздействует на репродукцию непарного шелкопряда, потому что количество отложенных опытными бабочками яиц сокращается почти в 3 раза при непосредственном контакте с препаратом и в 1,5 раза в последующем поколении. «Биуник-200 СЛ» оказался смертельным для олигофага – дубового шелкопряда. Следовательно, «Биуник-200 СЛ» является очень сильным репеллентом. Сравнительный анализ действия агонистов экдистероидов R-209 и R-211 на организм полифага – непарного шелкопряда и олигофага – дубового шелкопряда позволяет сделать вывод о том, что биологическая активность исследуемых веществ зависит от трофической специализации насекомых-фитофагов. Биологическая активность агонистов снижается при воздействии на организм непарного шелкопряда по сравнению с дубовым шелкопрядом. Об этом свидетельствует то, что гусеницы непарного шелкопряда сохраняют жизнеспособность, несмотря на воздействие агонистов, а 1/3 гусениц дубового шелкопряда гибнет. Агонист R-209 является более сильным токсиантом как для дубового, так и для непарного шелкопрядов, по сравнению с агонистами R-210, R-211. Таким образом, агонисты экдистероидов R-209, R-210 и R-211 обладают репеллентными свойствами по отношению к дубовому и непарному шелкопрядам.

Выявлено, что жизнеспособность гусениц, продолжительность их развития, утилизация пищи и накопление зоомассы перед окукливанием достоверно превышают контрольные показатели под воздействием экстракта левзеи сафлоровидной (концентрация 0,0001%) как у олигофага – дубового, так и у полифага – непарного шелкопрядов. Причем на основные показатели развития непарного шелкопряда биостимулятор воздействует более эффективно, чем на аналогичные показатели развития дубового шелкопряда, поэтому экстракт левзеи сафлоровидной является биостимулятором процессов жизнедеятельности олиго- и политрофных чешуекрылых.

В результате исследований впервые опробовано действие биологически активных веществ на развитие непарного и дубового шелкопрядов. Из 11 исследуемых препаратов (раствор $KMnO_4$, антерин, экстракт почек березы, экстракт левзеи сафлоровидной, витаминно-коферментный препарат, 3-хлорфталевый ангидрид, дигидрофосфат микроэлементов, «Биуник-200 СЛ», агонисты экистероидов R-209, R-210 и R-211) аттрактантными свойствами по отношению к дендрофильным чешуекрылым обладают 7 соединений (0,1% раствор $KMnO_4$, антерин, экстракт почек березы, экстракт левзеи сафлоровидной, витаминно-коферментный препарат, 3-хлорфталевый ангидрид, дигидрофосфат микроэлементов), репеллентными – 4 соединения: «Биуник-200 СЛ», агонисты экистероидов R-209, R-210 и R-211. На основании анализа особенностей развития насекомых установлено, что репелленты оказывают более сильное отрицательное влияние на развитие олигофага – дубового шелкопряда по сравнению с полифагом – непарным шелкопрядом. Аттрактанты ускоряют и улучшают течение всех процессов развития полифага по сравнению с олигофагом.

Установлено, что агонисты экистероидов R-209 и R-211 оказывают отрицательное влияние на содержание глюкозы, триглицеридов и белка в гусеницах и куколках дубового и непарного шелкопрядов, а также приводят к снижению содержания мочевой кислоты, что, возможно, указывает на нарушения процессов усвоения белков пищи. Активность ферментов амилазы, γ -глутамилтрансферазы и аспартатаминотрансферазы в гусеницах и куколках непарного и дубового шелкопрядов достоверно снижается под воздействием агонистов экистероидов, причем у дубового шелкопряда в большей степени, чем у непарного, особенно на нетрадиционном кормовом растении – березе повислой. Изменений в содержании холестерина и калия под воздействием агонистов экистероидов и в зависимости от кормового растения не обнаружено.

~ ЛИТЕРАТУРА ~

1. Шапиро, И.Д. Проблемы защиты растений от вредителей в условиях интенсификации и специализации сельскохозяйственного производства / И.Д. Шапиро, К.В. Новожилов // В кн.: Чтения памяти Н.А. Холодковского. – Л.: Наука, 1979. – С. 3–50.
2. 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.
3. 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.
4. Fordyce, J.A. Specialist weevilm, *Rhyssomatus 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.
5. 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.
6. Шмидт-Нильсен, К. Физиология животных. Приспособление и среда. Книга 1: пер. с англ. / К. Шмидт-Нильсен // пер. М.Д. Гроздовой, Г.И. Рожковой; под ред. и с предисл. Е.М. Крепса. – М.: Мир, 1982. – 416 с.
7. Кузнецов, Н.Я. Основы физиологии насекомых: в 2 т. / Н.Я. Кузнецов. – М.: Изд-во АН СССР, 1948. – Т. 1. – 380 с.
8. 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.
9. Радкевич, В.А. Плодовитость дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) моновольгинной породы «Полесский тассар» в зависимости от физиологического состояния кормовых растений / В.А. Радкевич, С.И. Денисова. – Минск: Известия АН БССР, Сер. биол. наук, 1980. – № 6. – С. 124.
10. Радкевич, В.А. Особенности роста дубового шелкопряда моновольгинной породы «Полесский тассар» на разных кормовых растениях / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова. – Минск: Журнал «Известия АН БССР», Сер. биол. наук, 1979. – № 6. – С. 104–107.
11. 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.

12. 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. – Л., 1980. – № 5. – С. 8–10.
13. 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.
14. 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.
15. 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.
16. 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.
17. 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.
18. 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.
19. 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.
20. 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.
21. Баранчиков, Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых / Ю.Н. Баранчиков. – Красноярск, 1987. – 170 с.
22. Slansky, F. Selected bibliography and summary og quantitative food utilization by immature insects / F. Slansky, J.M. Scriber // Entomol. Soc.. Am. Bull. – 1982. – Vol. 28, № 1. – P. 43–55.
23. Шеин, В.В. Особенности питания начальных возрастов гусениц сибирского шелкопряда на пихте сибирской / В.В. Шеин // Сиб. экол. ж. – 2002. – № 1, Т. 9. – С. 43–48.
24. 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. angrew. Zool. – 1981. – Vol. 68, № 1. – P. 13–37.

25. Злотин, А.З. Экология популяций и культур насекомых / А.З. Злотин, В.А. Головкин. – Харьков: РИП «Оригинал», 1998. – 232 с.
26. De Weerd, H. Evolution of altruistic of altruistic punishment in heterogeneous populations [Electronic resource] / H. De Weerd, R. Verbrugge // Mode of access: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21903100>. – 2011. – Vol. 290. – P. 88–103.
27. Маркина, Т.Ю. Механизмы поддержания гомеостаза в лабораторных популяциях насекомых / Т.Ю. Маркина, Г.В. Беньковская. – М.: Экология, 2015. – № 4. – С. 294–299.
28. 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.
29. Нідзвецький, К.Г. Вплив мікроелементної недостатності на клінічний стан і обмін речовин у корів / К.Г. Нідзвецький, К.А. Сухін, В.Ф. Сербін // Вісник Білоцерківського ДАУ. – 1998. – Вип. 5, ч. 1. – С. 214–217.
30. Самохин, В.Т. Гипомикроэлементозы и здоровье животных / В.Т. Самохин // Экологические проблемы патологии, фармакологии и терапии животных. – Воронеж, 1997. – С. 12–17.
31. Грибан, В.Г. Ефективність застосування гідрогумату для корекції обміну речовин у глибокотільних корів і профілактики післяродових захворювань / В.Г. Грибан, Д.М. Масюк, В.М. Сухін, В.В. Вакулик // Вісник Дніпропетровського ДАУ. – 1998. – № 1–2. – С. 83–86.
32. Хмельницький, Г.О. Ветеринарна фармакологія / Г.О. Хмельницький, В.С. Хоменко, О.І. Канюка. – Харків, 1995. – С. 325–435.
33. Vijver, M. Impact of metal pools and soil properties on metal accumulation in *Folsomia Candida* (Collembola) / M. Vijver, T. Jager, L. Posthumma, W. Peijnenburg // Environ Toxicol and Chem. – 2001. – Vol. 20, № 4. – P. 712–720.
34. Еремеева, Н.И. Развитие листогрызущих чешуекрылых вблизи металлургических предприятий / Н.И. Еремеева // Лесное хозяйство. – 1992. – № 10. – С. 19–20.
35. 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.
36. Ballan-Dufirancais, C. Localization of metals in cells of pterigote insects / C. Ballan-Dufirancais // Microsc. Res. And Techn. – 2002. – Vol. 56, № 6. – P. 403–420.
37. 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.

38. Генсицкий, И.П. Олигомеризация буферных систем организма личинок некоторых чешуекрылых / И.П. Генсицкий // Значение процессов метаболизма некоторых чешуекрылых. – Киев, 1977. – С. 20–25.
39. 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.
40. Проссер, Л. Сравнительная физиология животных / Л. Проссер. – М.: Мир, 1977. – Т. 1. – 608 с.
41. Чернавина, И.А. Физиология и биохимия микроэлементов / И.А. Чернавина. – М.: Высшая школа, 1970. – 312 с.
42. Нанотехнологія у ветеринарній медицині / за ред. В.Б. Борисевича, В.Г. Каплуненка. – К.: Поліграфцент Ліра, 2009. – 231 с.
43. Корбридж, Д. Фосфор: Основы химии, биохимии, технологии / Д. Корбридж. – М.: Мир, 1982. – 650 с.
44. Каназава, Т. Неорганические фосфатные материалы / Т. Каназава. – К.: Наукова думка, 1998. – 298 с.
45. 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.
46. Lafont, R. Practical uses for ecdysteroids in mammals including humans: an update / R. Lafont, L. Dinan // Journal of Insect Science. – 2003. – Vol. 3, № 7. – P. 30.
47. Rees, H.H. Ecdysteroid biosynthesis and inactivation in relation to function / H.H. Rees // Europ. J. Entomol. – 1995. – Vol. 92, № 1. – P. 9–39.
48. Butenandt, A. Über die Isolierung eines metamorphose – hormone der insecten in kristallisierter form / A. Butenandt, P. Karlson // Naturforschung. – 1954. – Bd. 9B. – № 6. – P. 389–391.
49. Galbraith, M.N. An Insect-moulting hormone from a plant / M.N. Galbraith, D.H.S. Horn // J. Chem. Soc. Chem. Commun. – 1966. – Vol. 24. – P. 905–906.
50. Jizba, J. Isolation of ecdysterone (crustecdysone) from *Polipodium vulgare* L. Rhizomes / J. Jizba, V. Herout, F. Sorm // Tetrahedron Lett. – 1967. – Vol. 18. – P. 1689–1691.
51. Nakanishi, K. Insect hormones. 1. The structure of Ponasteron A, an Insect-moulting hormone from the leaves of *Podocarpus nakaii* Haj / K. Nakanishi [et al.] // J. Chem. Soc. Chem. Commun. – 1966. – Vol. 24. – P. 915–917.
52. Takemoto, T. Isolation of the moulting hormones of insects from *Achyranthes radix* / T. Takemoto, S. Ogawa, N. Nishimoto // Yakugaku Zasshi. – 1967. – Vol. 87. – P. 325–327.

53. Ахрем, А.А. Экдизоны – стероидные гормоны насекомых / А.А. Ахрем, И.С. Левина, Ю.А. Титов. – Минск: Наука и техника, 1973. – 232 с.
54. Ахрем, А.А. Экдистероиды: химия и биологическая активность / А.А. Ахрем, Н.В. Ковганко. – Минск: Наука и техника, 1989. – 327 с.
55. Kozlova, T. Steroid regulation of postembryonic development and reproduction in *Drosophila* / T. Kozlova, C.S. Thummel // Trends in Endocrinology and Metabolism. – 2000. – Vol. 11, № 7. – P. 276–280.
56. Smits, S. Small Brain Neuropeptides / S. Smits // Trends in Endocrinology and Metabolism. – 1998. – № 9. – P. 301–302.
57. Денисова, С.И. Теоретические основы разведения китайского дубового шелкопряда в Беларуси / С.И. Денисова. – Минск: УП «Технопринт», 2002. – 234 с.
58. Гормональная регуляция развития насекомых / отв. ред. В.И. Тобиас, В.Н. Буров. – Ленинград: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. – 182 с.
59. Ковганко, Н.В. Агонисты экдистероидов группы 1,2-диацил-1-алкилгидразинов / Н.В. Ковганко, С.К. Ананич // Биоорганическая химия. – 2004. – Т. 30. – № 6. – С. 563–581.
60. Oberlander, H. Non-Steroidal Ecdysteroid Agonists: Tools for the Study of Hormonal Action / H. Oberlander, D.L. Silhacek, P. Porcheron // Arch. Insect Biochem. Physiol. – 1995. – Vol. 28. – P. 209–223.
61. Wing, K.D. RH 5849 Nonsteroidae Ecdysone Agonist: Effects on Larval Lepidoptera / K.D. Wing, R.A. Slaveski, G.K. Carlson // Science. – 1988. – Vol. 24. – P. 470–472.
62. Wing, K.D. RH 5849, a Nonsteroidal Ecdysone Agonist: Effects on a *Drosophilla* Cell Line / K.D. Wing // Science. – 1988. – Vol. 241. – P. 467–469.
63. Kumar, V.S. RH-5992 – an ecdysone agonist on model system of the silkworm *Bombyx mori* / V.S. Kumar, M. Santhi, M. Krishnan // Indian J. Exp. Biol. – 2000. – Vol. 38, № 2. – P. 137–144.
64. Carton, B. Toxicity of two ecdysone agonists, halofenozide and methoxyfenozide, against the multicoloured Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Col., Coccinellidae) / B. Carton, G. Smagghe, L. Tirry // J. Appl. Entomol. – 2003. – Vol. 127, № 4. – P. 240–242.
65. Ichinose, R. Ecdysone mimic insecticide, chromafenozide: Field efficacy against the apple tortrix / R. Ichinose [et al.] // Sankyo kenkyujo nenpo = Annu. Rept. Sankyo Res. Lab. – 2000. – Vol. 52. – P. 59–62.
66. Hu, Wengi. Morphological and molecular effects of 20-hydroxyecdysone and its agonist tebufenozide on CF-203, a midgut-derived cell line from the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* / Hu Wengi [et al.] // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 2004. – № 2. – P. 68–78.

67. Oberlander, Herbert. Interactions of ecdysteroid and juvenoid agonists in *Plodia interpunctella* (Hubner) / Herbert Oberlander, Donald L. Silhacek, Clarence E. Leach // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 1998. – Vol. 38, № 2. – P. 91–99.
68. Smagghe, Guy. Effects of the non-steroidal ecdysteroid mimic tebufenozide on the tomato looper *Chrysodeixis chalcites* (Lepidoptera: Noctuidae): An ultrastructural analysis / Guy Smagghe [et al.] // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 1997. – Vol. 35, № 1–2. – P. 179–190.
69. Jagannadh, V. Moulting and morphogenetic aberrations by diflubenzuron in *Spodoptera maurita* / V. Jagannadh, V.S.K. Nair // Proc. Indian Nat. Sci. Acad. B. – 1997. – Vol. 63, № 4. – P. 281–287.
70. Smagghe, Guy. Significance of absorption, oxidation, and binding to toxicity of four ecdysone agonists in multi-resistant cotton leafworm / Guy Smagghe [et al.] // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 2001. – Vol. 46, № 3. – P. 127–139.
71. Pszczolkowski, M.A. Effect of 20-hydroxyecdysone agonist, tebufenozide, on pre- and post-diapause larvae of *Dendrolimus pini* (L.) (Lep., Lasiocampidae) / M.A. Pszczolkowski, G. Smagghe // J. Appl. Entomol. – 1999. – Vol. 123, № 3. – P. 151–157.
72. Sielezniew, M. Effects of ecdysteroid agonist RH-5849 on pupal diapause of the tobacco hornworm (*Manduca sexta*) / M. Sielezniew, B. Cymborowski // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 1997. – Vol. 35, № 1–2. – P. 191–197.
73. Smagghe, G. Tebufenozide: Effects of a nonsteroidal ecdysone agonist in the oriental cockroach *Blatta orientalis* / G. Smagghe [et al.] // Parasitica. – 1996. – Vol. 52, № 2. – P. 53–59.
74. Schneider, M.I. Toxicidad topica del Tebufenocida, Spinosad y Azadiractina sobre pupas del parasitoide *Hyposoter didymator* (Thunberg, 1822) / M.I. Schneider [et al.] // Bol. sanit. veg. Plagas. – 2000. – Vol. 26, № 4. – P. 465–473.
75. Soltani, N. Activity of RH-0345 on ecdysteroid production and cuticle secretion in *Tenebrio molitor* pupae in vivo and in vitro / N. Soltani [et al.] // Pestic. Biochem. and Physiol. – 2002. – Vol. 72, № 2. – P. 83–90.
76. Du, Yu-Zhe. Действие нового типа нестероидного агониста эктистероидов на формирование кутикулы у гусениц *Helicoverpa armigera* / Du Yu-Zhe [et al.] // Kunchong xuebao = Actaentomol. sin. – 2002. – № 6. – P. 748–752.
77. Raina, A.K. Ecdysone agonist halofenozide affects corpora allata and reproductive physiology of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* / A.K. Raina, Y.I. Park, Z. Hruska // J. Insect Physiol. – 2003. – № 7. – P. 677–683.
78. Черній, А.М. Биологичне обґрунтування застосування регуляторів життєдіяльності комах для обмеження їх чисельності: автореф. дис. ... д-ра сільськогосподарських наук / А.М. Черній. – Київ, 2004. – 43 с.

79. Черныш, С.И. Геропротекторное действие адаптогенов на имаго комнатной мухи / С.И. Черныш // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. XLIV. – № 4. – С. 521–527.
80. Sun, X. Effects of ecdysone agonists on the expression of EcR, USP and other specific proteins in the ovaries of the codling moth (*Cydia pomonella* L.) / X. Sun, Q. Song, B. Barrett // Insect Biochem. and Mol. Biol. – 2003. – Vol. 33, № 8. – P. 829–840.
81. Sun, Xiaoping. Effect of ecdysone agonists on vitellogenesis and the expression of EcR and USP in codling moth (*Cydia pomonella*) / Xiaoping Sun, Qisheng Song, Bruce Barrett // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 2003. – Vol. 52, № 3. – P. 115–129.
82. Wawrzyniak, M. Influence of methoxyphenozide on feeding and development of large cabbage white butterfly (*Pieris brassicae* L.) / M. Wawrzyniak // Pestycydy. – 2004. – № 3–4. – P. 63–68.
83. Hoelscher, Jennifer A. Effects of methoxyfenozide-treated surfaces on the attractiveness and responsiveness of adult leafrollers / Jennifer A. Hoelscher, Bruce A. Barrett // Entomol. exp. et appl. – 2003. – Vol. 107, № 2. – P. 133–140.
84. Барбье, М. Введение в химическую экологию / М. Барбье. – М.: Мир, 1978. – 229 с.
85. Ковганко, Н.В. Стероиды: Экологические функции / Н.В. Ковганко, А.А. Ахрем. – Минск: Наука и техника, 1990. – 224 с.
86. Харборн, Дж. Введение в экологическую биохимию / Дж. Харборн. – М.: Мир, 1985. – 311 с.
87. Lafont, R.D. The Ecdysone / R.D. Lafont, I.D. Wilson // Handbook. – 2nd ed. – Nottingham: The Chromatographic Society, 1996. – 525 p.
88. Behens, W. Function of ecdysteroids in adult insects / W. Behens, K.H. Hoffman // Acta endocrinol. – 1982. – № 246. – P. 31–32.
89. Иванова, А.Н. Фитогормоны и использование их для защиты растений и охраны окружающей среды / А.Н. Иванова, М.В. Павлючук // Проблемы энтомологии Северо-Кавказского региона: материалы 1 Регион. науч.-практ. конф., Ставрополь, 2005 г. / Ставропольское отделение Русского энтомологич. о-ва; редкол.: О.Г. Шабалдас [и др.]. – Ставрополь: Изд-во СтГАУ, 2005. – С. 131–136.
90. Торопов, В.А. Эффективность препаратов растительного происхождения против вредителей на яровой пшенице и картофеле / В.А. Торопов // Биологические препараты растительного происхождения и их применение в технологии возделывания сельскохозяйственных культур: материалы конф., Бердск, 2004 г. / Ин-т цитол. и генет. СО РАН. – Новосибирск, 2004. – С. 48–49.

91. Cen, Yi-jing. Спиртовые экстракты 26 непредпочитаемых растений как репелленты откладки яиц у *Phyllocnistis citrella* / Yi-jing Cen [et al.] // Huanan nongye daxue xuebao. Ziran kexue ban = J.S. China Agr. Univ. Natur. Sci. Ed. – 2003. – № 3. – P. 27–29.
92. Huang, Jun-hai. Исследование инсектицидной активности 13 видов Celastraceae / Jun-hai Huang // Xibei zhiwu xuebao = Acta Bot. Boreali-Occident. Sin. – 2004. – № 4. – P. 688–692.
93. Jiang, Shuang-lin. Предварительное исследование источников растительных инсектицидов на востоке провинции Ганьсу, КНР / Shuang-lin Jiang // Xibei zhiwu xuebao = Acta Bot. Boreali-Occident. Sin. – 1999. – № 6. – P. 209–211.
94. Yano An-Qing. Биологическая активность и фотоактивация неочищенных экстрактов из растения *Celastrus* sp. в отношении *Pieris rapae* / Yano An-Qing // Kunchong zhishi = Entomol. Knowl. – 2005. – № 2. – С. 196–198.
95. Gao Zhan-lin. Инсектицидная активность некоторых экстрактов растений в отношении тлей и ко-токсичность химическими инсектицидами / Gao Zhan-lin [et al.] // H. nongye daxue xuebao = J. Agr. Univ. Hebei. – 2004. – № 4. – С. 67–70.
96. Khanuja Suman Preet Singh. Process of its application against lepidopteran insects using *Albizzia lebeck* plant extract and *Bacilus Thuriengiensis* delta-endotoxin / Khanuja Suman Preet Singh // Council of Scientific and Industrial Research. – 2002. – № 09/923586.
97. Sun, Zhi-tan. Биологическое влияние экстрактов из семейства против *Spodopteralitura* / Zhi-tan Sun, Mei-yin Hu, Guo-hua Zhong // Guangxi nongye sheng. kexue = J. Guangxi Agr. and Biol. Sci. – 2004. – № 2. – P. 118–121.
98. Zhou, Wei-guo. Действие экстрактов из *Sabina vulgaris* на *Leucania separate* и *Sitophilus zeamais* / Zhou Wei-guo [et al.] // Yunnan daxue xuebao. Ziran kexue ban = J. Yunnan Univ. Natur. Sci. – 2002. – № 1. – С. 70–72.
99. Carias, M.J. Effects of crude plant extracts and mineral oil on reproductive performance of the codling moth *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) / M.J. Carias, A.A. Ferrero, T. Stadler // Bol. sanid. veg. Plagas. – 2003. – № 3. – P. 471–479.
100. Zabel, A. Effect of neem extract on *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) and *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Coleoptera: Chrysomelidae) / A. Zabel [et al.] // Anz. Schadlingsk. – 2002. – № 1. – P. 19–25.
101. Syed Tajwer Sultana. Effect of crude extracts form plants on the oviposition behavior of diamondback moth / Syed Tajwer Sultana, Lu Yong-yue, Liang Guang-wen // Huanan nongye daxue xuebao. Ziran kexue ban = J.S. China Agr. Univ. Natur. Sci. Ed. – 2003. – № 3. – С. 87–92.

102. Zhao Boguang. Влияние экстрактов Нима на яйцекладку и вылупление усача *Apriona germari* / Zhao Boguang, Li Xiaoping, Cheng Xiaoping // *Linye kexue = Sci. silv. sin.* – 2001. – № 1. – С. 96–100.
103. Злотин, А.З. Разработка и биологическое обоснование приемов повышения жизнеспособности и продуктивности насекомых при разведении на примере *Bombyx mori* L., *Ocnieria dispur* L., *Sitotroga cerealella* Oliv: автореф. ... дис. д-ра биол. наук: 03.00.09 / А.З. Злотин. – Ленинград, 1977. – 50 с.
104. Тамарина, И.А. Основы технической энтомологии / И.А. Тамарина. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 205 с.
105. Тыщенко, В.П. Основы физиологии насекомых. Ч. 1: Физиология метаболических систем / В.П. Тыщенко. – Ленинград: Изд-во Ленинградского ун-та, 1976. – С. 25–26, 219–256.
106. Алексеницер, М.Л. Використання водних екстрактів листя і кори дуба при вирощуванні дубового шовкопряда на грабі / М.Л. Алексеницер, Т.Б. Аретинська // Шовківництво. – 2001. – Вип. 23. – С. 85–90.
107. Алексеницер, М.Л. Использование водных экстрактов биомассы дуба при выращивании дубового шелкопряда на нетрадиционном корме / М.Л. Алексеницер, И.Т. Покозий // *Изв. Харьк. энтомол. об-ва.* – 1999. – Т. 7. – С. 105–109.
108. Спосіб обробки грени шовкопряду: а. с. № 1780674 СССР. Кл. А01К67/04 / Т.Б. Аретинська, М.Л. Алексеницер. – № 94086564; заявл. 08.08.94, опубл. 28.02.97 // Бюл. 1.
109. Mehlhorn, H. Выращивание личинок и куколок *Lucilia*, *Phormia*, *Sarcophaga* и *Calliphora* на экстрактах из растений / H. Mehlhorn [et al.]. – № 10328102.9. – 2005.
110. Yi Hui-lian. Влияние экстрактов *Ganoderma lucidum* на биологические параметры *Drosophila melanogaster* / Yi Hui-lian, Gao Cui-lian // *Shanxi daxue xuebao. Ziran kexue ban = J. S. Univ. Natur. Sci. Ed.* – 2000. – № 3. – С. 254–256.
111. Холодова, Ю.Д. Фитоэкдизоны – биологически активные полигидроксилированные стероиды / Ю.Д. Холодова // *Украинский биохимический журнал.* – 1979. – Т. 51, № 5. – С. 560–573.
112. Merker, E. Welche Ursachen hat die Schädigung der Insekten durch Düngung im Walde? / E. Merker // *Allgem. Forst und jagdzeitung.* – 1961. – Vol. 132, № 3. – P. 73–82.
113. Тимофеев, Н.П. Промышленные источники получения экдистероидов. Часть 1. Ponasterone и muristerone / Н.П. Тимофеев // *Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты: сб. науч. тр. / РАН.* – М., 2003. – С. 64–68.
114. Camps, F. Insect allelochemicals from Aynga plants / F. Camps, I. Coll // *Phytochem.* – 1993. – Vol. 32, № 6. – P. 1361–1370.

115. Dinan, L. Phytoecdysteroids in *Kochia scoparia* (burning bush) / L. Dinan // I. Chromatograph. – 1994. – Vol. 658. – P. 69–76.
116. Dinan, L. A strategy towards the elucidation of the contribution made by phytoecdysteroids to the deterrence of invertebrate predators on plants / L. Dinan // Rus I. Plant Physiol. – 1998. – Vol. 45, № 3. – P. 347–359.
117. Bergamasco, R. The biological activities of ecdysteroids and ecdysteroid analogues / R. Bergamasco, D.H.S. Horn // Developments in endocrinology. Vol. 7: Progress in ecdysone research / Ed. by I.A. Hoffman. – Amsterdam, 1980. – P. 299–324.
118. Bergamasco, R. Distribution and role of insect hormones in plants / R. Bergamasco, D.H.S. Horn // Invertebrate endocrinology. Vol. 1: Endocrinology of insects / Ed. by R.G.H. Downer, H.N.Y. Laufer, A.R. Liss. – New York, 1983. – P. 627–654.
119. Kubo, I. Isolation of phytoecdysones as insect ecdysis inhibitors and feeding deterrents / I. Kubo, I.A. Kloske // Plant resistance to insects / Ed. by P.A. Hedin. – Washington, 1983. – P. 329–346 (Amer. Chem. Soc. Ser. 208).
120. Slama, K. Ecdysteroids insect hormones, plant defence or human medicine / K. Slama // Phytoparasitica. – 1993. – Vol. 21. – P. 3–8.
121. Уфимцев, К.Г. Действие экидстероидов *Serratula coronata* L. на поведение и развитие личинок некоторых видов насекомых-фитофагов / К.Г. Уфимцев, Т.И. Ширшова, А.П. Якимчук, В.В. Володин // Растительные ресурсы. – 2001. – Т. 37. – Вып. 3. – С. 23–33.
122. Уфимцев, К.Г. Гормональное, токсическое и адаптогенное влияние экидстероидов *Serratula coronata* L. на личинок *Ephestia küniiella* Zell. / К.Г. Уфимцев, Т.И. Ширшова, А.П. Якимчук, В.В. Володин // Растительные ресурсы. – 2002. – Т. 38. – Вып. 2. – С. 29–39.
123. Уфимцев, К.Г. Действие экидстероидов *Serratula coronata* L. на развитие гусениц хлопковой совки / К.Г. Уфимцев, Т.И. Ширшова, В.В. Володин // Растительные ресурсы. – 2003. – Т. 39. – Вып. 4. – С. 134–142.
124. Уфимцев, К.Г. Фитоэкидстероиды как детерrentы насекомых-фитофагов: действие растения серпухи венценосной *Serratula coronata* L. – продуцента экидстероидов на египетскую хлопковую совку *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) / К.Г. Уфимцев, Т.И. Ширшова, В.В. Володин // Успехи современной биологии. – 2009. – Т. 129, № 3. – С. 271–285.
125. Мороз, М.С. Воздействие фитоэкидстероидов на продуктивность *Lymantria dispar* L. и *Malacosoma neustria* в условиях температурного стрессового эффекта / М.С. Мороз // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2000. – Т. 8, № 2. – С. 166–170.

126. Мороз, М.С. Вплив екдістерону на активність множинних форм ацетилхолінестерази жирового тіла *Antheraea pernyi* G.-M. (Lepidoptera, Saturniidae) / М.С. Мороз, Н.Л. Кіндрок // Науковий вісник Національного аграрного університету. – 1999. – № 15. – С. 37–40.
127. Мороз, М.С. Післядія фітоекдістероїдів на продуктивність дубового шовкопряда в умовах температурного стрессового ефекту / М.С. Мороз // Шовківництво. – 2001. – Вип. 3. – С. 79–84.
128. Мороз, М.С. Фітоекдістероїди як регулятори розвитку і продуктивності шовкопрядів / М.С. Мороз // Вестник зоології. – 2000. – № 1. – С. 115–121.
129. Аретинська, Т.Б. Виробництво та використання коконів дубового шовкопряда поліський тасар / Т.Б. Аретинська, В.О. Трокоз, Т.М. Єфіменко, Н.В. Трокоз. – Київ, 2005. – С. 20–22.
130. Kawagushi, Y. Induction of larger eggs by 20-hydroxyecdysone in giant egg mutant phenotypes in the silkworm, *Bombyx mori* / Y. Kawagushi [et al.] // J. Sericult. Sci. jap. – 1994. – Vol. 63, № 6. – P. 443–448.
131. Балтаев, У.А. Фитоекдистероиды *Rhaponticum carthamoides* / У.А. Балтаев, Н.К. Абубакиров // Химия природных соединений. – 1987. – № 5. – С. 681–684.
132. Зеленков, В.Н. Выявление биологической активности для водных экстрактов листовой части левзеи сафлоровидной на модели in vitro / В.Н. Зеленков, Н.П. Тимофеев, О.П. Колесникова, О.Т. Кудаева // Актуальные проблемы инноваций в создании фитопродуктов на основе нетрадиционных растительных ресурсов и их использование в фитотерапии: материалы I Рос. науч.-практ. конф. / РАЕН. – М., 2001. – С. 59–62.
133. Ганиев, Ш.Г. Экдизонсодержащие растения родов *Serratula* L., *Rhaponticum* Ludw. Узбекистана и прилегающих районов: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Ш.Г. Ганиев; Ун-т им. В.И. Ленина. – Ташкент, 1980. – С. 28.
134. Бойценок, Л.И. Эпибрассинолид и развитие семей / Л.И. Бойценок, С.В. Антимиров // Пчеловодство. – 2000. – № 8. – С. 20–21.
135. Бойценок, Л.И. Эпибрассинолид: результаты и перспективы / Л.И. Бойценок // Пчеловодство. – 2001. – № 3. – С. 35–36.
136. Аретинская, Т.Б. Препараты для обработки корма дубового шелкопряда / Т.Б. Аретинская [и др.] // Укр. с-х. академия № 469457/15. – Бюл. открытия и изобретения. – № 28. – 1991.
137. Синицкий, Н.Н. Стимулирование продуктивности шелкопрядов / Н.Н. Синицкий, Н.С. Мороз // Интегрированная защита растений от вредителей и болезней сельскохозяйственных культур / Н.Н. Синицкий, Н.С. Мороз. – Киев, 1983. – С. 70–71.
138. Черныш, С.И. Средство для повышения продуктивности тутового шелкопряда / С.И. Черныш // Шелк. – 1982. – № 45. – С. 45.

139. Арсеньев, А.Ф. Дубовый шелкопряд / А.Ф. Арсеньев. – М., 1951. – С. 263–278.
140. Barker, J.S. Development of green Peach Aphid as affected by Nutrient Deficiencies in a Host, Nasturtium / J.S. Barker, O.E. Tauber // J. Eco. Ent. – 1951. – Vol. 44, № 1. – P. 125.
141. Watson, T.F. Influence of host plant condition on population increase of *Tetranychus telarius* L. (Acarina, tetranychidae) / T.F. Watson // Hilgardia. – 1964. – Vol. 35, № 11. – P. 273–322.
142. Bakke, A. The effect of forest fertilization on the larval weight and larval density of *Laspeyresia strobliella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) in cones of Norway spruce / A. Bakke // Zeitr. Für angewandte Entomologie (Hamburg). – 1969. – Vol. 63, № 4. – P. 451–453.
143. Cannon, W.N. Studies of *Ostrinia nubilalis* larvae (Lepidoptera, Pyraustidae) on corn plants supplied with various amounts of nitrogen and phosphorus. 1. Survival / W.N. Cannon, C.A. Ortega // Annals of the Ent. Soc. of America (Baltimore). – 1966. – Vol. 59, № 4. – P. 631–638.
144. Rodrigues, J.G. Mineral nutrition of the two-spotted spider mite *Tetranychus telarius* Harvey / J.G. Rodrigues // Ann. Ent. Soc. America. – 1951. – № 44. – P. 511–526.
145. Luginbüll, P. Effect of fertilizers on the resistance of certain winter and spring wheat varieties to the wheat stem sawfly / P. Luginbüll, F.N. MacNeal // Agron. J. – 1954. – Vol. 46, № 2. – P. 570–573.
146. Singh, U.B. Incidence of stem borer in Maize under different fertility levels / U.B. Singh, G.S. Shekhawat // Indian J. Agron. – 1964. – Vol. 9, № 1. – P. 48–50.
147. Percins, Marc C. Dietary phosphorus affects the growth of larval *Manduca sexta* / Marc C. Percins [et al.] // Arch. Insect Biocchem and Physiol. – 2004. – Vol. 55, № 3. – P. 153–168.
148. Sarnacka, S. Bodania nad wplywem zroznicowanego nawozenia azotowo-potasowego na lisci mormy I ich przydatnosc do wychowu jedwabnilow / S. Sarnacka // Prace Lab. Jedwabin nature. – 1968. – Vol. 13, № 21. – P. 5–21.
149. Satoshi, J. Effects de la composition minerale des fevilles de muriers sur la crois sance des vers a soie avec etude particulüre du role du potassium / J. Satoshi // Fertilite. – 1969. – Vol. 33. – P. 3–18.
150. Струков, В.Г. Удобрения как эффективный агротехнический прием в борьбе с вредителями полевых культур / В.Г. Струков. – М., 1963. – С. 135–139.
151. Michel, E. Note sur l'elevage du puceron *Myzus persicae* au laboratoire application a sa fecondite on fonction de la nutrition minerale de la plante de tabac / E. Michel, J. Choutean // Compt. rend. Acad. Agric. France. – 1963. – Vol. 49, № 11. – P. 962–966.

152. Wooldridge, A.W. Effects of soil fertility on abundance of green peach aphids on Maryland tobacco / A.W. Wooldridge, F.P. Harrison // J. Econ. Ent. Baltimore. – 1968. – Vol. 61, № 2. – P. 387–391.
153. Xydias, G.K. Weevil infestation in relation to fertilization of White pine / G.K. Xydias, A.L. Leaf // Forest Sci. – 1964. – Vol. 10, № 4. – P. 428–431.
154. 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.
155. Hoyle, G. Changes in blood potassium concentration of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* G. et F.) during food deprivation and effect on neuromuscular activity / G. Hoyle // J. Exp. Biol. – 1954. – Vol. 31. – P. 260–270.
156. Chapman, R.F. A field study on the potassium concentration in the blood of red locust *Nomadacris septemfasciata* (Serv.) in relation to its activity / R.F. Chapman // Animal Behavior (London). – 1958. – Vol. 6, № 1–2. – P. 60–67.
157. Персин, С.А. О влиянии минеральных удобрений на плодовитость вредной черепашки / С.А. Персин // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 69. – Вып. 10. – С. 1580–1582.
158. Афонина, В.М. Привлекательность и пищевая ценность растений для тлей: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / В.М. Афонина. – М., 1980. – 26 с.
159. Бобинская, С.Г. Значение минерального питания растений в развитии капустной тли / С.Г. Бобинская // Энтомол. обозр. – 1953. – Т. 33. – С. 47–49.
160. Мегалов, В.А. Защита капусты от тли и капустной белянки внекорневой подкормкой в условиях Тамбовской области / В.А. Мегалов // Доклады Моск. с.-х. академии им. К.А. Тимирязева. – 1963. – Вып. 89. – С. 414–419.
161. Носырев, В.И. Минеральное питание и размножение тлей / В.И. Носырев, Г.И. Крамаренко. – М., 1969. – С. 36–39.
162. El-Tigani. Der Einfluß der Mineraldüngung der Pflanzen auf Entwicklung und Vermehrung von Blättaußen / El-Tigani, M. El-Amin // Wiss. Z. Univ. – 1962. – Vol. 11, № 2. – P. 307.
163. Zahng, Guozheng. Влияние некоторых микроэлементов в искусственной диете на молодых гусениц *Bombyx mori* / Guozheng Zahng // Canye kexue = Acta sericol. Sin. – 1996. – Vol. 22, № 3. – P. 145–149.
164. Grosh, Mrinal K. Effect of ammonium sulphate on leaf constituents of *Quercus serrata* and its correlation with oak – tasar silkworm (*Antheraea proylei* J.) / Mrinal K. Grosh, Ramesh C. Srivastava // Nat. Acad. Sci. Lett. – 1996. – Vol. 19, № 3. – P. 53–58.

165. Singvi, N.R. Influence of seriboost foliar application on leaf yield and leaf protein content in mulberry (*Morus spp.*), in relation to silkworm cocoon production / N.R. Singvi, A. Sarkar, R.K. Datta // Plant Arch. – 2001. – Vol. 1, № 1. – P. 105–109.
166. Prince, W.S.P.H. Cadmium toxicity in mulberry plants with special reference to the nutritional quality of leaves / W.S.P.H. Prince // Plant Nutr. – 2002. – Vol. 25, № 4. – P. 689–700.
167. Ахмедов, Н.М. О влиянии селенита натрия на продуктивность тутового шелкопряда / Н.М. Ахмедов // Шелк. – 1976. – № 1. – С. 17.
168. Бакиров, М.Я. Стимулятор роста тутового шелкопряда / М.Я. Бакиров, Ю.Г. Шукюров // Шелк. – 1981. – № 2. – С. 13.
169. Сулейманов, А.Ш. Влияние фосфорорганических соединений на тутового шелкопряда / А.Ш. Сулейманов, Н.А. Рзаева // Шелк. – 1980. – № 1. – С. 14–15.
170. Мирзакасимов, Х. Воздействие хлорно-кислого магния на тутового шелкопряда / Х. Мирзакасимов, И.Х. Халматов // Шелк. – 1994. – № 3–4. – С. 24–25.
171. Литвин, В.М. Новые возможности повышения жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) / В.М. Литвин [и др.] // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2000. – Т. 8, № 1. – С. 162–165.
172. Маркина, Т.Ю. Премиксы – новые биостимуляторы жизнеспособности культур насекомых / Т.Ю. Маркина, О.В. Галанова // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2000. – Т. 8. – № 2. – С. 164–166.
173. Маркина, Т.Ю. Комплексный биостимулятор жизнеспособности и продуктивности тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) / Т.Ю. Маркина, В.Н. Кандыба, А.З. Злотин // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 1998. – Т. 6, № 2. – С. 121–124.
174. Маркина, Т.Ю. Оптимизация культуры непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) по жизнеспособности с использованием витаминного микро- и макроэлементного комплекса / Т.Ю. Маркина // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 1999. – Т. 7, № 1. – С. 121–126.
175. Мельник, В.Н. Препараты-стимуляторы для пчел / В.Н. Мельник, А.И. Муравская, Н.В. Мельник // Пчеловодство. – 2006. – № 3. – С. 22–24.
176. Мухина, О.Ю. К вопросу оптимизации разведения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (*Lepidoptera: Lymantriidae*) на искусственных питательных средах / О.Ю. Мухина, Ю.П. Максимова // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2000. – Т. 8, № 2. – С. 170–171.
177. Петрова, Н.В. Новые способы стимулирования жизнеспособности и продуктивности тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) / Н.В. Петрова // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 1999. – Т. 7, № 2. – С. 139–141.

178. Савченко, С.Ф. Влияние витамин-экдистеронового стимулятора на продуктивность пчел. Производство продуктов животноводства в Западной Сибири / С.Ф. Савченко. – 1999. – С. 51–54.
179. Gakhokidze, R. The effect of Biorad on technological indices of mulberry silkworm cocoon / R. Gakhokidze, E. Kimutsadze, Z. Putkaradze // Georg. Acad. Sci. – 2004. – Vol. 169, № 1. – P. 164–165.
180. Mladenovic, M. Effects of a vitamin-mineral preparation on development and productivity of bee colonies / M. Mladenovic, V. Mladan, Nada Dugalic-Vrncic // Acta vet. – 1999. – Vol. 49, № 2–3. – P. 177–184.
181. Saha Birendo Nath. Effect of dietary supplementation of vitamins and minerals on the growth and development of *Bombyx mori* L. / Saha Birendo Nath, Khan Aatur Rahman // Bangladesh J. Zool. – 1996. – Vol. 24, № 2. – P. 125–131.
182. Спосіб вигододування дубового шовкопряда / Т.Б. Аретинська, С.І. Денісова, Н.М. Антрапцева, В.О. Трокоз, І.Г. Пономарьова, С.М. Седловська. – № 33812 А01К67/04 (2008.01); заявл. 17.03.08; № заявки u2008 03297; опубл. 10.07.08 // Бюл. № 13.
183. Спосіб вигододування дубового шовкопряда / С.І. Денісова, В.О. Трокоз, Т.Б. Аретинська, С.М. Седловська. – № 34395 А01К67/04 (2008.01); заявл. 11.03.08; № заявки u2008 03016; опубл. 11.08.08 // Бюл. № 15.
184. Спосіб вигододування дубового шовкопряда / С.І. Денісова, Т.Б. Аретинська, В.О. Трокоз, Н.М. Антрапцева, І.Г. Пономарьова, С.М. Седловська. – № 33813 А01К67/04 (2008.01); заявл. 17.03.08; № заявки u2008 03298; опубл. 10.07.08 // Бюл. № 13.
185. Синицкий, Н.Н. Разведение дубового шелкопряда / Н.Н. Синицкий, С.М. Гершензон, П.О. Ситько, Е.В. Карлаш. – Киев: Изд-во АН УССР, 1952. – 170 с.
186. Литвенков, А.А. Особенности развития гусениц дубового шелкопряда моновольтинной породы «Полесский тассар» на иве серой в условиях БССР / А.А. Литвенков // Научные труды УСХА. – Киев, 1981. – С. 66–68.
187. Krieger, R.J. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? / R.J. Krieger, P.P. Feeny, C.F. Wilkinson // Science. – 1971. – Vol. 197. – P. 579–581.
188. Кожанчиков, И.В. Фауна СССР / И.В. Кожанчиков. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 12 : Волнянки (Orgyidae). – 582 с.
189. Кожанчиков, И.В. Отряд Чешуекрылые или Бабочки / И.В. Кожанчиков // Вредители леса. Справочник. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 1. – С. 35–285.
190. Forbush, E.H. The gypsy moth / E.H. Forbush, C.H. Fernald. – Boston: Whidht & Potter Pr. Co., 1986. – 495 p.

191. Ильинский, А.И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним / А.И. Ильинский. – М.: Гослесбумиздат, 1959. – 69 с.
192. Кондаков, Ю.П. Непарный шелкопряд (*Ocneria dispar* L.) в лесах Красноярского края / Ю.П. Кондаков // Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 30–77.
193. Воронцов, А.И. Некоторые итоги изучения непарного шелкопряда / А.И. Воронцов // Насекомые-вредители лесов Башкирии: сб. науч. ст. – Уфа: БФАИСССР, 1977. – С. 5–21.
194. Киреева, И.М. Экология и физиология непарного шелкопряда / И.М. Киреева. – Киев: Наукова думка, 1983. – 128 с.
195. Бенкевич, В.И. Массовые появления непарного шелкопряда в Европейской части СССР / В.И. Бенкевич. – М.: Наука, 1984. – 143 с.
196. Рубцов, В.В. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом / В.В. Рубцов, Н.Н. Рубцова. – М.: Наука, 1984. – 182 с.
197. Падутов, А.Е. Динамика численности непарного шелкопряда и факторы его смертности на разных стадиях развития в Лоевском очаге вредителя / А.Е. Падутов, Г.М. Емельянчик, Н.А. Падутова, О.В. Короцевич // Сб. науч. тр. – Ин-т леса НАН Беларуси, 2001. – № 53. – С. 334–337.
198. Waldbauer, G.P. The consumption and utilization of food by insects / G.P. Waldbauer // Adv. Insect Physiol. – 1968. – Vol. 5. – P. 254–288.
199. Slansky, F. Food consumption and utilization / F. Slansky, J.M. Scriber // Compr. insect physiol. biochem. pharmacol. – Oxford: Plenum, 1985. – Vol. 4. – P. 87–164.
200. Филиппович, Ю.Б. Практикум по общей биохимии / Ю.Б. Филиппович, Т.А. Егорова, Г.А. Севастьянова. – М.: Просвещение, 1983. – 318 с.
201. Николаев, Л.А. Общая и неорганическая химия / Л.А. Николаев. – М.: Просвещение, 1974. – 624 с.
202. Кудрявцев, Г.П. Способ стимулирования роста растений / Г.П. Кудрявцев, О.С. Аранская, Н.С. Брысов, С.Ю. Буслович // Бюллетень открытий и изобретений. – 1981. – № 13. – С. 43–45.
203. Способ приготовления корма для дубового шелкопряда: а. с. СССР, кл. А.01 К 67/04 / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова, З.Н. Соболев. – № 1015874; заявл. 27.10.81; № 3349456, опубл. 07.05.1983.
204. Михайлов, Е.Н. Шелководство / Е.Н. Михайлов. – М.: Госиздат сельскохозяйственной литературы, 1950. – 495 с.
205. Aratani, Y. Role of Myeloperoxidase in the Host Defense against Fungal Infection / Y. Aratani // Nippon Ishinkin Gakkai Zasshi. – 2006. – Vol. 47, № 3. – P. 195–199.

206. Карусевич, А.А. Идентификация и количественное определение 20-гидроксиэкдизона в листьях левзеи сафлоровидной методом ВЭЖХ / А.А. Карусевич, Д.В. Моисеев, Г.Н. Бузук // Вестник фармации. – 2007. – № 3. – С. 55–59.
207. Андрианова, Н.С. Влияние качества корма на рост гусениц дубового шелкопряда / Н.С. Андрианова // Культура дубового шелкопряда. – М., 1948. – С. 64–90.
208. Радкевич, В.А. Экология листогрызущих насекомых / В.А. Радкевич. – Минск: Наука и техника, 1980. – 239 с.
209. Шмальгаузен, И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста. Рост животных / И.И. Шмальгаузен. – М.–Л.: Биологическая и медицинская литература, 1935. – С. 8–60.
210. Злотин, А.З. Техническая энтомология: справочное пособие / А.З. Злотин. – Киев, 1989. – 183 с.
211. Санкина, Т.М. Биохимия насекомых / Т.М. Санкина, Т.А. Егорова, Ю.Б. Филиппович // В сб. ст. МГПИ им. В.И. Ленина. – М., 1975. – Вып. 18. – С. 177–186.
212. Кудрявцев, Г.П. Способ стимулирования роста растений / Г.П. Кудрявцев, Н.Н. Лемешев, О.С. Аранская, А.П. Волынцев // Бюллетень открытий и изобретений. – 1983. – № 9. – С. 23.
213. Горленко, В.А. γ -глутамилтрансфераза, свойства и роль в обмене веществ / В.А. Горленко, Ю.Б. Филиппович // Успехи современной биологии. – 1979. – Т. 88, вып. 3 (6). – С. 367–385.
214. Корниш-Боудэн, Э. Основы ферментативной кинетики / Э. Корниш-Боудэн. – М., 1976.
215. Жукова, Н.И. Активность ферментов синтеза глицина и аланина в тканях и органах тутового и дубового шелкопрядов и связь их с шлокообразованием / Н.И. Жукова, С.М. Клунова, Ю.Б. Филиппович // Журнал общей биологии. – 1975. – Т. 36, № 2. – С. 297–301.
216. Кубайчук, В.П. Показатели каталазы как возможные тесты для оценки уровня физиологического состояния насекомых / В.П. Кубайчук // Тез. докл. IX съезда Всесоюз. энтомол. об-ва, окт. 1984 г. – Киев: Наукова думка, 1984. – Ч. 1. – С. 260.
217. Чикало, И.И. Термостабильность каталазы как показатель устойчивости шелкопряда к высокой температуре / И.И. Чикало // Докл. ВАСХНИЛ. – 1951. – Вып. 5. – С. 39–44.
218. Ahmad, S. Activities of enzymes that detoxify superoxide anion and related toxic oxyradicals in *Trichoplusia ni* / S. Ahmad, G.A. Pritsos, S.M. Bewen [et al.] // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 1987. – Vol. 6, № 2. – P. 85–96.
219. Ahmad, S. Activities of enzymes that detoxify superoxide anion and related toxic oxyradicals in *Trichoplusia ni* / S. Ahmad, G.A. Pritsos, S.M. Bewen [et al.] // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 1987. – Vol. 6, № 2. – P. 85–96.

220. Вавилов, В.Л. Изучение активности ряда ферментов классов оксидоредуктаз и гидролаз в различных тканях пчел разных рас / В.Л. Вавилов, С.Е. Рунков // Биологические ресурсы пчеловодства и их рациональное использование в народном хозяйстве и медицине: межвуз. сб. науч. тр. – Горький, 1988. – С. 15–20.
221. Берим, Н.Г. Влияние фосфорорганических инсектицидов на некоторые физиолого-биохимические процессы у чешуекрылых при усилении кишечного отравления / Н.Г. Берим, Н.П. Секун // Защита растений от вредителей и болезней. – Ленинград–Пушкин, 1970. – Т. 127. – С. 27–36.
222. Мороз, Н.С. Биохимическая оценка искусственных питательных сред для выращивания шелкопрядов и других чешуекрылых в производственных и лабораторных условиях / Н.С. Мороз, В.П. Кубайчук // Актуальные проблемы мирового шелководства: тез. докл. междунар. симпозиума, Мерефа, 24–28 июня 1991 г. – Харьков, 1992. – С. 67–68.
223. Седловская, С.М. Оценка влияния экстракта левзеи сафлоровидной на процессы роста и развития дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) / С.М. Седловская, С.И. Денисова, А.А. Карусевич, Г.Н. Бузук // Вестник фармации. – 2009. – № 2. – С. 10–16.
224. Седловская, С.М. Действие экстракта левзеи сафлоровидной (*Rhaponticum carthamoides*) на развитие дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) / С.М. Седловская, А.А. Карусевич // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии: материалы I Междунар. науч.-практ. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых, Донецк, 23–26 февр., 2009 г. / Донец. нац. ун-т; редкол.: М.И. Бойко [и др.]. – Донецк, 2009. – С. 398–399.
225. Соловьева, Л.Ф. Опасность конфидора для медоносных пчел / Л.Ф. Соловьева // Защита растений. – 2004. – № 10. – С. 28–29.
226. Машкова, И.В. Пищевая специализация *Lampronia capitella* Cl. (Lepidoptera, Incurvariidae) / И.В. Машкова // Актуальные вопросы экологии и природопользования: сб. материалов междунар. науч.-практ. конф. – Ставрополь, 2005. – Т. 2. – С. 320–324.
227. Дольник, В.Р. Масса тела, энергетический метаболизм и время жизни птиц / В.Р. Дольник // Зоол. журнал. – 2006. – Т. 85, № 10. – С. 1155–1163.
228. Sato, Y. Ecdysone activity of plant-originated moulting hormone applied on the body surface of *Lepidoptera larvae* / Y. Sato, M. Sakai, S. Imai, S. Fujioka // App. Ent. Zool. – 1968. – Vol. 3. – P. 49.
229. Matsuoka, T. Studies on phytoecdysones – a Review of Our Works / T. Matsuoka, S. Imai, M. Sakai, M. Kamada // Annu. Rep. Takeda Res. Lab. – 1969. – Vol. 28. – P. 221–271.

230. Черныш, С.И. О механизме неспецифической адаптации у насекомых / С.И. Черныш // Сравнительная морфология и экология животных: материалы II Всесоюз. конф. молодых ученых. – М.: Наука, 1975. – С. 51–52.
231. Chebira, Souad. Uptake and distribution of three insect growth regulators diflubenzuron, flucyclohexuron and halofenozide in pupae and adults of *Tenebrio molitor* / Souad Chebira [et al.] // Phytoparasitica. – 2006. – Vol. 34, № 2. – P. 187–196.
232. Масленникова, В.А. Влияние экдизона на плодовитость *Drosophila melanogaster* / В.А. Масленникова, Е.М. Лучникова // Вестник ЛГУ. – 1997. – Вып. 3, № 15. – С. 104–108.
233. Charmillot, P.J. Ovicidal and larvicidal effectiveness of several insect growth inhibitors and regulators on the codling moth *Cydia pomonella* L. (Lep., Tortricidae) / P.J. Charmillot [et al.] // J. Appl. Entomol. – 2001. – № 3. – P. 147–153.
234. Gobbi, A. Accion del Tebufenocida sobre *Spodoptere littoralis* / A. Gobbi [et al.] // Bol. sanid Veg Plagas. – 2000. – № 1. – P. 119–127.
235. Самерсов, В.Ф. Влияние минеральных удобрений на насекомых / В.Ф. Самерсов, С.Л. Горовая. – Минск, 1976.
236. Денисова, С.И. Экспериментальный анализ развития дендрофильных чешуекрылых в Беларуси / С.И. Денисова. – Витебск, 2008.
237. Денисова, С.И. Трофическая специализация дендрофильных чешуекрылых / С.И. Денисова. – Витебск, 2006.

Научное издание

ДЕНИСОВА Светлана Ивановна
СЕДЛОВСКАЯ Светлана Михайловна

**ОЦЕНКА РАЗВИТИЯ ОЛИГО- И ПОЛИТРОФНЫХ
ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ
АТТРАКТАНТОВ И РЕПЕЛЛЕНТОВ**

Монография

Технический редактор *Г.В. Разбоева*
Корректор *А.Н. Фенченко*
Компьютерный дизайн *И.В. Волкова*

Подписано в печать . Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 7,67. Уч.-изд. л. 7,35. 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.