

Сравнительный анализ избирательности кормовых растений гусеницами шелкопрядов

С.И. Денисова

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

В исследовании была изучена избирательная способность гусениц дендрофильных чешуекрылых к запоминанию кормового растения в зависимости от возраста гусениц и вида кормового растения.

Цель статьи – оценка индукции предпочтения кормового растения у гусениц шелкопрядов для выявления широты их трофической специализации в условиях северо-востока Беларуси.

Материал и методы. При исследовании избирательной способности только что отродившихся гусениц и гусениц II возраста к кормовым растениям их помещали в центр чашки Петри, по периферии размещались равные количества испытываемых растений в последовательности, создающей наибольшую равномерность их распределения. Число гусениц непарного, березового и дубового шелкопрядов в опытах составляло 60 экземпляров (по 20 гусениц в каждой из трех повторностей). При изучении пищевой избирательности гусениц V возраста их содержали в стеклянных банках емкостью 3 литра и давали срезанные ветви растений в парных тестах. Количество гусениц в каждом опыте – 60 (по 20 экземпляров в каждой из трех повторностей).

Результаты и их обсуждение. Индукция трофического поведения или пищевая избирательность гусениц дубового шелкопряда наиболее четко проявляется при питании листом березы и ивы, в наименьшей степени – при питании лещиной и рябиной. У гусениц березового шелкопряда выработка привыкания к новому кормовому растению в ходе онтогенеза проходила более быстрыми темпами, чем у гусениц дубового шелкопряда, а круг растений, к которым вырабатывалось пищевое предпочтение, расширился. Круг кормовых растений у полифага – непарного шелкопряда достоверно расширяется по сравнению с олигофагами – дубовым и березовым шелкопрядами, а скорость выработки индукции трофического поведения выше, или, иначе, период времени, необходимый для появления пищевой избирательности, у гусениц полифага намного короче, чем у олигофагов.

Заключение. Резюмируя все вышеуказанное, отметим, что круг растений, на которых возможно развитие дубового шелкопряда, самый узкий, пищевые адаптации к новым кормовым растениям у него вырабатываются медленнее, чем у березового и непарного шелкопрядов. По данным наших исследований дубового шелкопряда можно отнести к узким олигофагам.

Ключевые слова: олигофаг, полифаг, индукция предпочтения корма, кормовое растение.

Comparative Analysis of the Selectivity of Fodder Plants by Silkworm Caterpillars

S.I. Denisova

Educational Establishment «Vitebsk State P.M. Masherov University»

Selection ability of caterpillars of dendrophilic lepidoptera to remember the fodder plant depending on the age of the caterpillars and the type of the fodder plant was studied in the research.

The purpose of the article is to assess the induction of fodder plant preference of silkworm caterpillars for identifying the width of their trophy specialization in the conditions of the North-East of Belarus.

Material and methods. In the study of the fodder plant selection ability of newly born caterpillars and caterpillars of the second age, they were put into a Petri dish. In the periphery equal quantities of the tested plants were put in the sequence which was evenly spread. The number of gypsy-moth, birch and oak silkworm caterpillars in the experiments was 60 pieces (20 caterpillars in each of the three repetitions). To study fodder selection by V age caterpillars they were kept in three-litter glass jars and were fed with cut plant branches in pair tests. The number of caterpillars in each test was 60 (20 pieces in each of the three repetitions).

Findings and their discussion. Induction of trophy behavior or oak silkworm caterpillar fodder selectivity is most clearly manifested in feeding with birch or willow leaves and least clearly – in feeding with hazel and rowan, Caterpillars of birch silkworm

got used to the new fodder plant faster than oak silkworm caterpillars and the number of plants which they preferred as fodder widened. The number of polyphage, that is gypsy-moth, fodder plants reliably widened compared to oligophages, oak and birch silkworm, while the rate of induction of trophy behavior development was higher or the period of time necessary for the appearance of fodder selectivity of polyphage caterpillars was shorter than that of oligophage caterpillars'.

Conclusion. Summing everything up we should point out that the number of plants which oak silkworm can breed on, is the smallest; fodder adaptations to new fodder plants develop slower than those of birch silkworm and gypsy-moth. According to our research oak silkworm can be referred to narrow oligophages.

Key words: oligophage, polyphage, induction of fodder preference, fodder plant.

Согласно сведениям, приведенным в ряде работ [1–3], способность к обучению обнаруживается уже у гусениц I возраста и сохраняется вплоть до последних возрастов. Еще не питавшиеся особи, равно как и развивавшиеся на искусственных питательных средах, иногда проявляют менее строгую избирательность, чем развивавшиеся на естественном корме. Как правило, для формирования индукции предпочтения достаточно несколько дней, этот срок зависит от видовой принадлежности как самого насекомого, так и предлагаемого растения. Эффект индукции стабилен, линьки не препятствуют запоминанию. При принудительном (без возможности выбора) питании «непривычным», но пригодным кормом обычно удается вызвать индукцию предпочтения и к нему.

Цель статьи – оценка индукции предпочтения кормового растения у гусениц шелкопрядов для выявления широты их трофической специализации в условиях северо-востока Беларуси.

Материал и методы. Исследования проводились на базе биологического стационара «Щитовка» и в лабораториях биофака ВГУ имени П.М. Машерова в период с 2016 по 2017 г. В качестве объекта исследований использовались китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) и березовый шелкопряд (*Endromis versicolora* L.). Кормовыми растениями вышеуказанных видов служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.), ива корзиночная (*Salix viminalis* L.), черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.), лещина (*Corylus avellana* L.), рябина (*Sorbus aucuparia* L.), яблоня (*Malus palustris* L.), ольха серая (*Alnus incana* Mill.).

При исследовании избирательной способности только что отродившихся гусениц и гусениц II возраста к кормовым растениям их помещали в центр чашки Петри, по периферии размещались равные количества испытываемых растений в последовательности, создающей наибольшую равномерность их распределения. Число гусениц непарного, березового и дубового шелкопрядов в опытах составляло 60 экземпляров (по 20 гусениц в каждой из трех повторностей). При изучении пищевой избирательности гусениц V возраста их содержали в стеклянных банках емкостью 3 литра и давали срезанные ветви растений в парных тестах. Количество гусениц в каждом опыте – 60 (по 20 экземпляров в каждой из трех повторностей).

Выживаемость гусениц определялась по формуле:

$$Ж = \frac{Л \cdot 100}{Г} \%,$$

где Ж – жизнеспособность гусениц в процентах; Л, Г – количество гусениц соответственно в начале и конце возраста.

Фактическую плодовитость бабочек определяли путем подсчета яиц в кладках.

Результаты и их обсуждение. Проведенные нами опыты (табл. 1) по изучению индукции предпочтения у только что отродившихся гусениц дубового шелкопряда при свободном выборе из двух попарно предлагаемых видов растений показали, что в опыте с березой только 16,0% гусениц начали питаться листом березы, большинство гусениц выбрало дуб, то же самое произошло и в опыте с такими кормовыми растениями, как ива, лещина, рябина, причем в процентном отношении количество гусениц, выбравших для питания лист вышеперечисленных растений, убывает от 16,0% (лист березы) до 4,0% (лист рябины). От питания листом яблони гусеницы дубового шелкопряда вообще отказались. Лист ольхи привлек самое большое число гусениц (20,0%) по сравнению с другими предлагаемыми растениями. Но все равно самое значительное число гусениц выбрало дуб во всех опытах.

У гусениц второго возраста после того, как они весь первый возраст принудительно питались листом березы, ивы, лещины, рябины, соответственно при повторении опытов наибольший процент гусениц все равно концентрировался на наиболее благоприятном из участвующих в эксперименте растений – на дубе черешчатом, хотя число гусениц, избравших то кормовое растение, на котором питалось весь первый возраст, достоверно возросло.

Следовательно, у части особей возникла пищевая настроенность на новый вид корма и появилась пищевая избирательность именно данного, пусть и непривычного корма уже через несколько дней после питания предлагаемым видом корма. Дубовый шелкопряд – олигофаг, в литературе приводятся примеры выработки пищевой индукции поведения в основном у полифагов [4; 5], причем отмечается быстрая адаптация гусениц полифагов к новым кормовым растениям.

Пояснение к таблице: в табл. 1 дано количественное распределение гусениц (в процентах от их общего числа) по двум растениям, участвовавшим в опыте. Одно из них, дуб черешчатый, имелось во всех опытах и служило единицей сравнения.

О скорости выработки пищевых адаптаций у олигофагов данных практически нет. У олигофага – репной белянки даже непродолжительное питание гусениц на каком-либо одном виде растения способствует в дальнейшем выбору только этого корма [6]. А, по данным В.И. Кузнецова [7], у олигофагов – пушистого и кольчатого шелкопрядов и малого ночного павлиньего глаза – гусеницы пищевую настроенность проявляют только в IV–V возрастах, а у олигофага *Biston hirtarius* Cl. гусеницы выкармливались на дубе и иве, обе группы, как ивовая, так и дубовая, в опыте на избирательность предпочитали иву.

Данные наших опытов (табл. 1) по изучению пищевой избирательности у гусениц II возраста позволяют сделать вывод, что трофическая индукция у гусениц младших возрастов дубового шелкопряда выражена слабо и растения по степени убывания предпочтения гусеницами можно расположить в таком порядке: береза, ива, лещина, рябина.

Что касается яблони и ольхи, то гусеницам второго возраста, воспитанным на дубе, опять предлагались листья яблони, и они отказались от их поедания. Отношение гусениц к листу ольхи серой очень своеобразно и интересно: гусеницы вначале охотно поедали лист ольхи, затем происходило замедление питания, линька сопровождалась повышенной смертностью, а оставшиеся после линьки гусеницы в опыте перешли к питанию листом дуба вместо ольхи, т.е. у них выработалась индукция отвергания нового вида пищи в виде классического условного рефлекса с отрицательным подкреплением. У гусениц пятого возраста, согласно данным табл. 1, избирательность того растения, на котором они воспитывались от рождения, выражена уже достаточно четко, сильнее, чем во II возрасте, но какие-то химические, а возможно, и физиологические составляющие листа таких кормовых растений, как лещина и рябина, заставляют большинство гусениц предпочитать лист дуба вместо листа этих растений.

Таблица 1

Изменение избирательной способности гусениц дубового шелкопряда к кормовым растениям в зависимости от возраста

Сравниваемые растения	Число гусениц на сравниваемом растении, %	Число гусениц на дубе, %	Число повторностей	Число гусениц в повторности
Только что отродившиеся гусеницы				
Береза	16,0	84,0	3	20
Ива	10,0	90,0	3	20
Лещина	6,0	94,0	3	20
Рябина	4,0	96,0	3	20
Яблоня	0	100	3	20
Ольха	20,0	80,0	3	20
Гусеницы II возраста				
Береза	30,0	70,0	3	20
Ива	20,0	80,0	3	20
Лещина	14,0	96,0	3	20
Рябина	9,0	91,0	3	20
Яблоня*	0	100	3	20
Ольха	0	100	3	20
Гусеницы V возраста				
Береза	80,0	20,0	3	20
Ива	70,0	30,0	3	20
Лещина	33,4	66,6	3	20
Рябина	20,0	80,0	3	20
Яблоня*	0	100	3	20
Ольха**	0	100	3	20

Примечание: * – лист яблони в вариантах опыта «Гусеницы I и V возрастов» предлагался гусеницам, воспитанным от рождения на дубе, так как гусеницы отказались от питания листом яблони в I возрасте; ** – лист ольхи предлагался гусеницам V возраста, воспитанным от рождения на дубе, так как гусеницы при питании листом ольхи погибли к концу II возраста.

Только к березе и иве у большинства гусениц выработалось привыкание к новому виду корма или появилась в результате обучения индукция пищевого предпочтения. Как видим, индукция пищевого или трофического предпочтения зависит от вида кормового растения и, очевидно, обусловлена, в первую очередь, его

биохимическим составом. Изучение трофической избирательности у гусениц дубового шелкопряда в пятом возрасте полностью подтвердило начавшееся у гусениц младших возрастов распределение предлагаемых растений в убывающем порядке соответственно их свойствам, а именно: береза, ива, лещина, рябина.

Индукция трофического поведения или пищевая избирательность гусениц дубового шелкопряда наиболее четко проявляется при питании листом березы и ивы, в наименьшей степени – при питании лещиной и рябиной. От питания листом ольхи и яблони гусеницы в пятом возрасте полностью отказались, так как в этом случае они воспитывались перед тем, как им предложили лист ольхи и рябины, только на дубе, то в данном случае гусеницы продемонстрировали 100,0% индукцию пищевого предпочтения к привычному и предпочитаемому кормовому растению – дубу черешчатому.

Таким образом, у олигофага – дубового шелкопряда пищевая избирательность вырабатывается постепенно и наиболее достоверно пищевое поведение гусениц изменяется в сторону предпочтения привычного корма лишь к концу гусеничной стадии развития. Не на всех предлагаемых растениях обучение идет одинаково успешно.

Лишь на березе и иве у большинства гусениц V возраста наиболее ярко проявляется модификация трофического поведения под влиянием индивидуального опыта питания. Она выражается в том, что гусеницы в опыте выбирают для дальнейшего питания лист привычного растения, к этому листу у них уже выработалась определенная настроенность пищеварительной и детоксикационной систем, и смена привычного, пусть и не самого лучшего корма, может привести к дополнительным энергетическим затратам.

У гусениц березового шелкопряда выработка привыкания к новому кормовому растению в ходе онтогенеза проходила более быстрыми темпами, чем у гусениц дубового шелкопряда, а круг растений, к которым вырабатывалось пищевое предпочтение, расширился (табл. 2). Так, гусеницы березового шелкопряда более охотно поедают лист лещины и рябины, и к пятому возрасту у них проявляется четко выраженное изменение в поведении, заключающееся в предпочтительном потреблении именно листа лещины после предшествующего питания им от рождения. У гусениц, только что отродившихся, и даже у гусениц второго возраста, уже питавшихся листом лещины, все еще большее их число предпочитает лист дуба (табл. 2).

Таким образом, если у гусениц дубового шелкопряда индукция трофического поведения встречается только к двум кормовым растениям – березе и иве, то у гусениц березового шелкопряда к трем: березе, иве и лещине.

Таблица 2

**Изменение избирательной способности гусениц березового шелкопряда
к кормовым растениям в зависимости от возраста**

Сравниваемые растения	Число гусениц на сравниваемом растении, %	Число гусениц на дубе, %	Число повторностей	Число гусениц в повторности
Только что отродившиеся гусеницы				
Береза	50,0	30,0	3	10
Ива	20,0	80,0	3	10
Лещина	26,6	74,3	3	10
Рябина	10,0	90,0	3	10
Яблоня	6,6	93,4	3	10
Ольха	10,0	90,0	3	10
Гусеницы II возраста				
Береза	56,7	43,6	3	10
Ива	33,3	66,7	3	10
Лещина	33,3	66,7	3	10
Рябина	10,0	90,0	3	10
Яблоня	6,6	93,4	3	10
Ольха*	0	100	3	10
Гусеницы V возраста				
Береза	83,3	16,7	3	10
Ива	80,0	20,0	3	10
Лещина	66,6	33,4	3	10
Рябина	30,0	70,0	3	10
Яблоня	20,0	80,0	3	10
Ольха*	0	100	3	10

Примечание: * – лист ольхи предлагался гусеницам в вариантах опыта «Гусеницы II и V возрастов», воспитанным на дубе, т.к. гусеницы, питавшиеся листом ольхи, погибли в I возрасте.

В отношении растений семейства розоцветных – яблони и рябины трофическое поведение гусениц березового шелкопряда сходно с поведением гусениц дубового шелкопряда. Минимальное количество только что отродившихся гусениц выбрало в качестве корма эти растения, число таких гусениц несколько увеличилось с возрастом (табл. 2), но все равно и в пятом возрасте подавляющее большинство гусениц предпочитало питаться листом дуба вместо листа яблони и рябины при возможности выбора. Но в отличие от гусениц дубового, которые вообще отказались питаться листом яблони, часть гусениц березового шелкопряда приспособились к питанию листом этого кормового растения, и в пятом возрасте около 20,0% гусениц были индуцированы на питание листом яблони, т.е. спектр кормовых растений, на котором возможно развитие гусениц, у олигофага – березового шелкопряда шире, чем у олигофага – дубового шелкопряда. Что касается питания листом ольхи серой, то здесь реакция гусениц березового шелкопряда почти идентична реакции гусениц дубового. У гусениц березового шелкопряда при питании листом ольхи очень быстро проявляются симптомы отравления, и они погибают в конце I возраста или в момент линьки на второй возраст. В дальнейших опытах с гусеницами II и V возрастов (табл. 2) они полностью отказывались от питания листом ольхи, хотя только что отродившиеся гусеницы в небольшом количестве (10,0%), но выбирали ольху в качестве кормового растения. Следует отметить, что гусеницы II и V возрастов, участвующие в опытах с ольхой, воспитывались перед опытом на дубе, и в опытах предпочитали то кормовое растение, на котором уже питались, т.е. проявляли ярко выраженную индукцию трофического поведения по отношению к дубу, легко и быстро вырабатываемую.

Предпочтительное потребление листа березы также легко вырабатывается у гусениц березового шелкопряда, как и в случае питания листом дуба, уже во втором возрасте число гусениц, предпочитающих лист березы по сравнению с листом дуба, достигает 57,0%. По степени убывания индукции трофического поведения у гусениц березового шелкопряда предлагаемые кормовые растения располагаются следующим образом: береза, ива, лещина, рябина, яблоня.

У полифага – непарного шелкопряда только что отродившиеся гусеницы в парных тестах тоже выбрали преимущественно лист дуба черешчатого (табл. 3), но уже начиная со II возраста у них вырабатывается предпочтительное потребление листа тех кормовых растений, на которых они уже обитали в I возрасте, т.е. индукция трофического поведения у гусениц непарного шелкопряда выработалась уже в I возрасте, а во втором проявилась быстро и определенно. К пятому возрасту число гусениц, выбравших то кормовое растение, на котором уже развивались от рождения, еще несколько увеличилось, и общая тенденция более быстрого обучения гусениц полифага, по сравнению с гусеницами олигофагов, прослеживается четко. Кроме этого, гусеницы непарного шелкопряда потребляли лист всех кормовых пород, которые им предлагались в опыте, даже лист ольхи серой, хотя показатели индукции трофического поведения гусениц на этом растении самые низкие и привыкания к питанию листом ольхи у гусениц непарника не произошло. Большинство гусениц даже в V возрасте предпочитало лист дуба, хотя от рождения они воспитывались на ольхе серой. По степени предпочтительности для гусениц непарного шелкопряда предлагаемые растения можно расположить в следующий ряд: яблоня, береза, ива, рябина, лещина, ольха.

Таблица 3

Изменение избирательной способности гусениц непарного шелкопряда к кормовым растениям в зависимости от возраста

Сравниваемые растения	Число гусениц на сравниваемом растении, %	Число гусениц на дубе, %	Число повторностей	Число гусениц в повторности
Только что отродившиеся гусеницы				
Береза	25,0	30,0	3	20
Ива	22,5	80,0	3	20
Лещина	15,0	73,4	3	20
Рябина	27,5	90,0	3	20
Яблоня	35,0	93,4	3	20
Ольха	10,0	90,0	3	10
Гусеницы II возраста				
Береза	57,5	42,5	3	20
Ива	55,0	45,0	3	20
Лещина	67,5	32,5	3	20
Рябина	62,5	37,5	3	20
Яблоня	77,5	22,5	3	20
Ольха	20,0	80,0	3	20

Окончание табл. 3

Гусеницы V возраста				
Береза	80,0	20,0	3	20
Ива	77,5	22,5	3	20
Лещина	62,5	37,5	3	20
Рябина	65,0	35,0	3	20
Яблоня	82,5	17,5	3	20
Ольха	20,0	80,0	3	20

Итак, согласно нашим данным, круг кормовых растений у полифага – непарного шелкопряда достоверно расширяется по сравнению с олигофагами – дубовым и березовым шелкопрядами, а скорость выработки индукции трофического поведения выше, или, иначе, период времени, необходимый для появления пищевой избирательности, у гусениц полифага намного короче, чем у олигофагов.

Выявленное распределение растений в зависимости от предпочтительности их гусеницами олиго- и политрофных чешуекрылых вызвало необходимость изучения влияния кормового растения на развитие гусениц. Данные по основным характеристикам развития гусениц на разных кормовых растениях суммированы в табл. 4.

Таблица 4

**Показатели развития дубового, березового и непарного шелкопрядов
на разных кормовых растениях**

Вид растения	Продолжительность развития гусениц, сут.	Жизнеспособность гусениц, %	Масса гусениц перед окукливанием, г	Масса куколок, г	Фактическая плодовитость, шт.
Дубовый шелкопряд					
Береза	60,1±4,35	63,2±2,80	13,4±0,47	5,9±0,10	188,8±15,10
Ива	62,4±1,25	59,3±4,15	10,1±0,85	4,5±0,11	149,5±13,18
Лещина	69,3±1,47	42,0±4,45	6,9±0,95	4,1±0,13	101,5±9,15
Рябина	76,0±2,18	21,6±1,25	4,9±0,45	3,5±0,33	70,2±2,45
Яблоня	5,2±0,12	0 (гибель в I возрасте)	–	–	–
Дуб (контроль)	55,1±3,16	70,3±2,30	12,9±0,77	5,5±0,37	178,2±12,13
Березовый шелкопряд					
Береза	31,3±1,85	79,3±2,10	1,5±0,07	0,9±0,01	215,2±10,80
Ива	36,7±2,10	70,2±1,71	1,3±0,08	0,8±0,01	190,9±11,20
Лещина	39,6±1,45	60,3±3,18	1,1±0,10	0,7±0,01	160,4±18,25
Рябина	43,3±3,15	46,1±2,55	0,9±0,03	0,6±0,02	105,6±7,30
Яблоня	48,4±3,20	27,8±2,10	0,7±0,05	0,5±0,02	73,7±2,80
Дуб (контроль)	29,8±1,40	83,0±3,20	1,8±0,11	1,1±0,01	235,2±10,15
Непарный шелкопряд					
Береза	56,5±0,95	50,7±1,56	1,2±0,05	0,8±0,11	280,1±14,05
Ива	59,6±0,45	49,9±0,97	0,9±0,01	0,6±0,02	260,7±9,14
Лещина	62,3±1,10	42,2±2,15	0,7±0,03	0,5±0,01	190,5±14,24
Рябина	52,1±0,81	54,9±2,33	1,3±0,03	1,0±0,05	300,9±18,30
Яблоня	49,7±0,82	58,2±1,95	1,7±0,04	1,3±0,06	320,6±16,45
Ольха	69,5±0,15	17,3±0,95	0,5±0,01	0,3±0,01	146,6±8,10
Дуб (контроль)	47,2±0,63	64,3±2,87	2,2±0,05	1,6±0,06	364,9±15,31

Данные табл. 4 показывают значительную требовательность насекомых к кормовым растениям. Даже близкие по предпочтительности растения различаются по длительности развития, массе и жизнеспособности гусениц, массе куколок и фактической плодовитости имаго. Сравнение приведенных в табл. 4 величин для гусениц дубового шелкопряда свидетельствует, что использованные в опыте растения можно условно разделить на три группы:

1. Растения – береза, ива, на которых развитие гусениц протекает более или менее нормально и характеризуется коротким периодом питания (60–62 суток), высокой жизнеспособностью (63,0–59,0%) и интенсивным ростом, выражающимися в высокой массе гусениц и куколок (13–10 г, 6–5 г) и высокой плодовитостью бабочек (180–150 экз.).

2. Растения – лещина, рябина, на которых полное развитие гусениц возможно, но сопровождается оно сильной депрессией, выражающейся в замедлении развития (70–76 суток), низкой жизнеспособностью (40–20%) и ослабленном росте: масса гусениц – 7–5 г, масса куколок – 4–3 г соответственно (табл. 4).

3. Растение – яблоня, на которой не наблюдалось полного развития полного цикла и гусеницы почти не питались и погибли в I возрасте.

Если сравнить порядок предпочтительности растений гусеницами дубового шелкопряда, приведенный в табл. 1, с порядком их в табл. 4, то видно, что степень предпочтительности растения прямо соответствует эффекту, производимому данным растением на развитие. И в том, и в другом случае кормовые растения располагаются по степени убывания оптимальности для поедания, роста и развития гусениц в следующем порядке: береза – ива – лещина – рябина – яблоня.

Для березового шелкопряда к растениям первой группы, согласно данным табл. 4, относятся береза, ива и лещина. Именно на этих растениях развитие березового шелкопряда характеризуется наиболее оптимальными параметрами сроков развития, накопления биомассы, жизнеспособности гусениц и плодовитости имаго.

К растениям второй группы следует отнести рябину и яблоню, так как питание гусениц листом этих растений приводит насекомых к депрессии, выражающейся в снижении темпов роста гусениц и плодовитости имаго почти в 2 раза по сравнению с развитием березового шелкопряда на растении первой группы – березе и с контролем – воспитанием гусениц на дубе, где оптимум питания сопровождается наибольшей интенсивностью всех жизненных процессов.

Растений третьей группы среди исследуемых в опыте для березового шелкопряда не обнаружено.

Согласно нашим данным, в условиях северо-востока Беларуси березовый шелкопряд является широким олигофагом, хотя о широте трофических связей этого вида имеются противоречивые сведения. Так, И.В. Кожанчиков [8] считает березового шелкопряда полифагом, а Ю.И. Гниненко [9] – узким олигофагом. Предпочтительность кормовых растений гусеницами березового шелкопряда, выявленная в опытах по изучению индукции трофического поведения (табл. 2), согласуется с данными об эффективности развития этого насекомого на вышеуказанных растениях (табл. 4) и выражается следующей последовательностью по степени влияния на процессы роста и развития от оптимума до пессимума: береза – ива – лещина – рябина – яблоня.

Непарный шелкопряд имеет совершенно другую последовательность расположения тех же видов кормовых растений в зависимости от их влияния на процессы жизнедеятельности насекомого.

Если у олигофагов по степени благоприятствования для развития на первом месте стоит береза, а на последнем – яблоня, у непарного – яблоня на первом месте, а береза только на третьем (табл. 4). К первой, наиболее оптимальной по условиям питания группе растений для непарного шелкопряда, таким образом, относятся розоцветные – яблоня и рябина: сроки развития и жизнеспособность и масса гусениц, куколок при питании на этих растениях в наибольшей степени приближаются к контрольным, характерным для развития непарного шелкопряда на дубе (табл. 4).

Ко второй группе растений, питание на которых сопровождается различной степенью депрессии и позволяет завершить жизненный цикл, можно отнести следующие растения: береза, ива, лещина, ольха и, следовательно, ряд растений от оптимума питания до ярко выраженного пессимума у непарного шелкопряда выглядит так: яблоня – рябина – береза – ива – лещина – ольха. Такой же ряд растений образуется на основе данных по изучению избирательной способности гусениц непарного шелкопряда к кормовым растениям (табл. 3). Влияние растений, вызывающих ту или иную степень депрессии, т.е. таких растений, как береза, ива, лещина, ольха, выразилось в удлинении периода развития и понижении жизнеспособности гусениц, уменьшении плодовитости самок (табл. 4).

Резюмируя все вышеуказанное, отметим, что круг растений, на которых возможно развитие дубового шелкопряда, самый узкий, пищевые адаптации к новым кормовым растениям у него вырабатываются медленнее, чем у березового и непарного шелкопряда. По данным наших исследований дубового шелкопряда можно отнести к узким олигофагам. Березового шелкопряда на основании полученных данных можно отнести к широким олигофагам. Широта трофических связей непарного шелкопряда изучена достаточно хорошо [10]. В наших экспериментах его излюбленным кормовым растением был дуб черешчатый, в Сибири предпочитаемыми растениями являются ива корзиночная, береза повислая [4], он достаточно эффективно питается хвойными породами [11] и в целом способен потреблять более 600 видов растений из разных порядков [12].

Но и у широкого полифага – непарного шелкопряда выявлена четко выраженная ранжированность кормовых пород по их влиянию на интенсивность жизненных процессов, которая совпадает с избирательностью гусениц по отношению к этим породам. То есть более депрессивное растение избирается и меньшим количе-

ством гусениц в парных опытах по изучению избирательной способности гусениц при освоении ими нового кормового растения (табл. 3). Скорость выработки привыкания к новым кормовым растениям у широкого полифага – непарного шелкопряда очень высока, в 5–6 раз выше, чем у олигофагов – дубового и березового шелкопрядов (если сравнить время, за которое появляется пищевая настроенность на новое кормовое растение у непарника, с временем, затраченным на выработку трофической индукции у дубового и березового шелкопрядов (табл. 1–3).

Заключение. Перечень растений, на которых возможно развитие дубового шелкопряда, самый узкий, пищевые адаптации к новым кормовым растениям у него вырабатываются медленнее, чем у березового и непарного шелкопрядов, следовательно, дубового шелкопряда можно отнести к узким олигофагам. Березового шелкопряда на основании полученных данных можно отнести к широким олигофагам, непарного – к широким полифагам. Но и у широкого полифага – непарного шелкопряда выявлена четко выраженная ранжированность кормовых пород по их влиянию на интенсивность жизненных процессов, которая совпадает с избирательностью гусениц по отношению к этим породам. То есть более депрессивное растение избирается и меньшим количеством гусениц в парных опытах по изучению избирательной способности гусениц при освоении ими нового кормового растения. Скорость выработки привыкания к новым кормовым растениям у широкого полифага – непарного шелкопряда очень высока, в 5–6 раз выше, чем у олигофагов – дубового и березового шелкопрядов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кожанчиков, И.В. Условия возникновения биологических рас у *Gastroidea iridula* Geg. (Coleoptera, Chrysomelidae) / И.В. Кожанчиков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1941. – Т. 6, вып. 4. – С. 16–32.
2. Реморов, В.В. Формирование пищевых предпочтений у некоторых гусениц фитофагов на разных этапах развития / В.В. Реморов // в сб. науч. ст.: Ориентация насекомых и клещей. – Томск: Изд-во ТГУ, 1984. – С. 118–123.
3. Резник, С.Я. Обучение в пищевой избирательности насекомых / С.Я. Резник. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 260 с.
4. Баранчиков, Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых / Ю.Н. Баранчиков. – Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1987. – 171 с.
5. Фролов, А.Н. Особенности дифференциации популяций стеблевого мотылька в географическом и пищевом аспектах / А.Н. Фролов // Бюл. Всесоюз. НИИ защиты растений. – 1982. – № 53. – С. 29–33.
6. Hovanitz, W. Change of food plant preference by larvae of *Pteris rapae* controlled by strain selection and inheritance of this trait / W. Hovanitz, V.C.S. Chang // J. Res. Lepid. – 1963. – Vol. 1. – P. 163–168.
7. Кузнецов, В.И. Вопросы приспособления чешуекрылых к новым пищевым условиям / В.И. Кузнецов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1952. – Т. 11. – С. 166–181.
8. Кожанчиков, И.В. Отряд Lepidoptera – чешуекрылые или бабочки / И.В. Кожанчиков // Вредители леса: справочник. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 1. – С. 35–285.
9. Гниненко, Ю.И. Биология березового шелкопряда в условиях Южного Зауралья / Ю.И. Гниненко // Вестник зоол. – 1983. – Вып. 2. – С. 75–76.
10. Резникова, Ж.И. Эволюция коммуникации у муравьев: наследственные и приобретенные «языки» / Ж.И. Резникова // Проблемы микроэволюции: сб. науч. тр. – М.: Наука, 1988. – С. 137–138.
11. Ильинский, А.И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним / А.И. Ильинский. – М.: Гослесбумиздат, 1959. – 69 с.
12. Leonard, D.E. Recent developments in ecology and control of the gypsy moth / D.E. Leonard // Ann. Rev. Entomol. – 1974. – Vol. 19. – P. 84–102.

REFERENCES

1. Kozhanchikov I.V. *Trudi in-ta zool. AN SSSR* [Works of the Institute of Zoology of the USSR Academy of Sciences], 1941, 6, (4), pp. 16–32.
2. Remorov V.V. *Sb. nauch. st.: Oriyentatsiya nasekomykh i kleshchei* [Collection of Scientific Articles: Orientation of Insects and mites], Tomsk, Izd-vo TGU, 1984, pp. 118–123.
3. Reznik S.Ya. *Obucheniye v pishchevoi izbiratel'nosti nasekomykh* [Teaching Fodder Selectivity of Insects], SPb., Gidrometeoizdat, 1993, 260 p.
4. Baranchikov Yu.N. *Troficheskaya spetsializatsiya cheshuyekrylykh* [Trophology Specialization of Lepidoptera], Krasnoyarsk, IliD SO AN SSSR, 1987, 171 p.
5. Frolov A.N. *Bul. Vsesoyuz. NII zashchity rastenii* [Bulletin of the Union Research Institute of Plant Protection], 1982, 53, pp. 29–33.
6. Hovanitz, W. Change of food plant preference by larvae of *Pteris rapae* controlled by strain selection and inheritance of this trait / W. Hovanitz, V.C.S. Chang // J. Res. Lepid. – 1963. – Vol. 1. – P. 163–168.
7. Kuznetsov V.I. *Trudi in-ta zool. AN SSSR* [Works of the Institute of Zoology of the USSR Academy of Sciences], 1952, 11, pp. 166–181.
8. Kozhanchikov I.V. *Vrediteli lesa. Spravochnik* [Forest Pests. Directory], M.–L., Izd-vo AN SSSR, 1955, 1, pp. 35–285.
9. Gninenko Yu.I. *Vestnik zool.* [Journal of Zoology], 1983, 2, pp. 75–76.
10. Reznikova Zh.I. *Problemi mikroevolutsii: sb. nauch. tr.* [Issues of Microevolution. Collection of Works], M., Nauka, 1988, pp. 137–138.
11. Ilyinski A.I. *Naparni shelkopriadi i meri borbi s nim* [Gypsy Moth and Measures to Fight It], M., Goslesbumizdat, 1959, 69 p.
12. Leonard, D.E. Recent developments in ecology and control of the gypsy moth / D.E. Leonard // Ann. Rev. Entomol. – 1974. – Vol. 19. – P. 84–102.

Поступила в редакцию 24.11.2017

Адрес для корреспонденции: e-mail: kzoolog@vsu.by – Денисова С.И.