

С.И. Денисова

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ
РАЗВИТИЯ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ
ЧЕШУЕКРЫЛЫХ В БЕЛАРУСИ**

Монография

УДК 595.78
ББК 28.691.892.52
ДЗЗ

Одобрено советом по научно-исследовательской и творческой работе учреждения образования «Витебский государственный университет им. П.М. Машерова». Протокол № 8 от 14.10.2008 г.

Автор: профессор кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук **С.И. Денисова**

Р е ц е н з е н т ы:

профессор кафедры зоологии Белорусского государственного университета, доктор биологических наук *И.К. Лопатин*; доцент кафедры социальной педагогики и психологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук *З.Н. Соболев*

Рассматриваются вопросы взаимоотношений кормовых растений и дендрофильных чешуекрылых, процессы роста, развития и питания насекомых в зависимости от физиологического состояния экспериментально ослабленных растений. Обсуждается роль трофического фактора в формировании очагов массового размножения и динамике численности насекомых-фитофагов.

УДК 595.78
ББК 28.691.892.52

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ГЛАВА 1. Материал и методика исследований	9
ГЛАВА 2. Оценка влияния физиологического состояния растений на развитие дендрофильных чешуекрылых	23
2.1. Роль химизма кормовых растений в жизнедеятельности насекомых-фитофагов	23
2.2. Влияние содержания первичных и вторичных метаболитов физиологически ослабленных растений на развитие дендрофильных чешуекрылых	51
2.3. Зависимость развития дубового шелкопряда от минерального состава листьев ослабленных растений ..	69
2.4. Особенности питания дендрофильных чешуекрылых на экспериментально ослабленных растениях ...	78
2.4.1. <i>Индексы питания дендрофильных чешуекрылых</i>	78
2.4.2. <i>Утилизация минеральных компонентов листа ослабленных растений гусеницами дубового шелкопряда</i>	88
2.5. Анализ формирования очагов массового размножения дендрофильных чешуекрылых на северо-востоке Беларуси	96
2.5.1. <i>Условия формирования очагов массового размножения совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки</i>	96
2.5.2. <i>Оценка физиологического состояния зимней пяденицы в очаге массового размножения</i>	115
ГЛАВА 3. Энергетические балансы дендрофильных чешуекрылых на экспериментально ослабленных растениях	134
3.1. Влияние кормового растения на энергетические балансы насекомых	134
3.2. Энергетическая ценность корма, экскрементов и гусениц шелкопрядов	142
3.3. Уровень энергетического обмена дендрофильных чешуекрылых в зависимости от физиологического состояния кормовых растений	148

3.4. Анализ энергетических балансов дендрофильных чешуекрылых при экспериментальном ослаблении кормовых растений	153
3.5. Энергетические балансы дендрофильных чешуекрылых в очагах их массового размножения	163
ГЛАВА 4. Влияние биологически активных соединений на развитие дубового и непарного шелкопряда	175
4.1. Пути управления численностью полезных и вредных насекомых	175
4.2. Особенности развития непарного шелкопряда под влиянием препарата имидаклоприда «Биуник-200 СЛ»..	182
4.3. Оценка биологической активности агонистов экдистероидов на примере дендрофильных чешуекрылых..	190
4.3.1. Влияние агонистов экдистероидов на жизнедеятельность и энергобалансы непарного и дубового шелкопряда	190
4.3.2. Реакция дубового шелкопряда на ксенобиотики в зависимости от кормового растения	208
4.4. Влияние экстрактов коры дуба и березы на физиолого-биохимические показатели развития дубового шелкопряда	217
4.5. Особенности развития дубового шелкопряда под воздействием экстракта из его куколок	227
4.6. Сравнительный анализ воздействия минеральных препаратов на развитие дубового шелкопряда	233
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	242
ЛИТЕРАТУРА	246

ПРЕДИСЛОВИЕ

Проблема становления трофических адаптаций растительноядных насекомых очень важна, интересна и долго будет служить полигоном для дальнейшего научного поиска (Кожанчиков, 1951; Руднев, 1962; Рафес, 1980; Радкевич, 1980; Лопатин, 2006). Корм – единственный источник вещества и энергии для создания фитофагами своей биомассы, а питание – один из основных процессов, определяющих качественные и количественные особенности популяций, динамики их численности. В теоретическом отношении проблема динамики численности имеет общебиологическое значение, ее исследование вскрывает механизмы эволюционного развития видов. В практическом отношении от успешного решения проблемы динамики численности насекомых зависит правильная эксплуатация вида, если он хозяйственно полезный объект, и выполнение задач защиты растений, если вредный. Насекомые-фитофаги составляют свыше 60% видов животных наземных экосистем, они стоят у основания любой трофической пирамиды, являясь единственным звеном передачи энергии продуцентов на второй трофический уровень. От их разнообразия и продуктивности зависит экологическая и генетическая гетерогенность последующих звеньев энергетической цепи. Среди насекомых-фитофагов лесных экосистем чешуекрылые играют важную роль в передаче вещества и энергии на высшие звенья цепей питания, так как их популяции многочисленны, часто дают вспышки массового размножения и отличаются высокой скоростью потребления фитомассы.

Скорость прохождения энергии по фитотрофному звену велика. Биомасса растений, изъятая хвое- и листогрызущими чешуекрылыми полностью проходит через пастбищную цепь в течение максимум одного сезона, а на высвобождение энергии в детритной цепи требуются десятки лет. Следовательно, чешуекрылые значительно влияют на структуру и скорость потока энергии в трофических цепях любого биогеоценоза. Все вышеизложенное подчеркивает сложность и глубину взаимоотношений в системе насекомое-фитофаг-кормовое растение.

Исследования трофических свойств кормовых растений, которые согласно трофической теории динамики численности насекомых обуславливают подъемы и падения плотности популяций, вызывают необходимость изучения разнообразия химических факторов кормовых растений и 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 растений на динамику численности популяций. Кроме этого, на взаимоотношения в системе насекомое–фитофаг–кормовое растение оказывают влияние абиотические факторы (почвенные и погодные условия) как непосредственно, так и опосредовано через изменение трофических свойств кормовых растений. Следовательно, необходимо изучение особенностей химического состава растений в зависимости от почвенно-климатических условий произрастания растений. Это направление исследований также связано с проблемой динамики численности насекомых.

Трофический фактор является определяющим во всем комплексе факторов, воздействующих на организм, поэтому всестороннее изучение всех форм взаимодействия кормового растения и насекомого весьма актуально и позволит найти ответ на многие вопросы видо- и формообразования, перехода насекомых к питанию с дикорастущих на культурные растения, регуляции вспышек массового размножения насекомых-вредителей. Проблема формирования трофических адаптаций настолько актуальна, что над ее решением работают многие научные учреждения Европы и Америки.

В связи с вышеизложенным целью настоящего исследования – развитие трофической теории динамики численности хвое- и листогрызущих насекомых путем выявления закономерностей формирования физиологических, трофических и энергетических адаптаций при воздействии первичных, вторичных метаболитов и минеральных компонентов кормовых растений различного физиологического состояния на процессы роста и развития дендрофильных чешуекрылых различной трофической специализации, а также анализа комплекса факторов внешней среды, циклически изменяющих трофические свойства кормовых растений, что может служить методологической основой установления механизма вспышек массового размножения, рационального использования полезных насекомых и разработки новых способов борьбы с насекомыми-вредителями.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Проанализировать количественный состав важнейших первичных, вторичных метаболитов, минеральных компонентов кормовых растений разного физиологического состояния, пути их трансформации в организме гусениц и роль в выработке физиологических и трофических адаптаций чешуекрылых различной трофической специализации.

2. Изучить зависимость процессов питания дендрофильных чешуекрылых различной трофической специализации от биохимического состава физиологически ослабленных растений.

3. Изучить изменение энергетических балансов дендрофильных чешуекрылых в зависимости от физиологического состояния растений и рассчитать потоки энергии через популяции насекомых-вредителей в очагах их массового размножения.

4. Изучить условия формирования очагов массового размножения дендрофильных чешуекрылых – важнейших вредителей леса на северо-востоке Беларуси.

5. Разработать способы применения биологически активных веществ синтетического и естественного происхождения для регуляции численности полезных и вредных дендрофильных чешуекрылых.

В работе обоснован новый подход к оценке роли трофической теории регуляции численности насекомых при изучении причин вспышек массовых размножений насекомых-вредителей и условий формирования фауны насекомых-вредителей при их переходе с дикорастущих на культурные и интродуцированные растения. Впервые на оригинальном материале определены ключевые показатели физиологического состояния, как насекомых-фитофагов, так и их кормовых растений, которые необходимы для тестирования «очагового состояния» кормовых растений и «вспышечного состояния» насекомых-фитофагов. На основании значений установленных показателей можно контролировать и прогнозировать изменение численности насекомых-вредителей в очагах их массового размножения и, следовательно, предупреждать развитие вспышек путем предварительного применения интегрированных мер защиты растений, что сократит затраты на борьбу с вредителем. Впервые установлена закономерность динамики первичных и вторичных метаболитов в зависимости от степени ослабления растения, которая заключается в том, что на начальной стадии ослабления происходит увеличение концентрации растворимых углеводов и свободных аминокислот, а количество защитных веществ, минеральных компонентов корма практически не меняется и, следовательно, качество корма для фитофагов резко улучшается. При возрастании степени физиологического ослабления растений количество растворимых углеводов и свободных аминокислот, макро- и микроэлементов падает, рН клеточного сока листа сдвигается в сторону подкисления, а концентрация фенолов и танинов возрастает. Это указывает на ухудшение трофических свойств кормового растения, в результате чего наступает снижение темпов роста, накопления зоомассы, плодовитости и жизнеспособности насекомых при питании кор-

мом такого биохимического состава, и численность популяции снижается. Установлены причины возникновения физиологического ослабления кормовых растений в очагах массового размножения дендрофильных чешуекрылых. Впервые определены биоклиматические показатели вспышек массового размножения насекомых – вредителей леса, выявлены и теоретически обоснованы механизмы возникновения очагов массового размножения насекомых-вредителей лесного хозяйства на территории Беларуси. Впервые рассчитаны энергетические балансы дендрофильных чешуекрылых в зависимости от физиологического состояния кормовых растений и определены потоки энергии через популяции насекомых-вредителей в очагах их массового размножения для определения вклада растительных насекомых разной трофической специализации в энергобаланс лесной экосистемы.

Практическая значимость работы определяется тем, что на основании выявленных биоэкологических особенностей и закономерностей питания, роста и развития дендрофильных чешуекрылых в зависимости от трофической специализации насекомых и физиологического состояния кормовых растений получены Авторское свидетельство СССР № 1015876 «Способ приготовления корма для дубового шелкопряда», патент № 1938 РБ «Способ выращивания дубового шелкопряда», патент № 1941 РБ «Способ стимулирования продуктивности дубового шелкопряда», патент № 25133 «Спосіб вирощування дубового шовкопряда», патент № 24791 «Спосіб вирощування дубового шовкопряда», патент № 25134 «Спосіб обробки грени шовкопряда», патент № 34395 «Спосіб вигодування дубового шовкопряда», патент № 33812 «Спосіб вигодування дубового шовкопряда».

За помощь и поддержку при выполнении работы автор выражает искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору Э.И. Хотько, доктору биологических наук С.В. Буга, доктору биологических наук, профессору А.А. Чиркину, заведующему зоологическим музеем ВГУ В.И. Пискунову, доценту Э.А. Марченко, зав. лабораториями Е.Г. Подскоковой, лаборанту I категории Н.Д. Барбачевой, а также всему коллективу сотрудников кафедры зоологии УО «Витебский государственный университет им. П.М. Машерова» во главе с кандидатом биологических наук, доцентом А.А. Лешко.

Работа выполнена при поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований.

Г Л А В А 1

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования по теме проводились на базе биологических стационаров «Придвинье» и «Щитовка» Витебского государственного университета им. П.М. Машерова и в очагах массового размножения совки-лишайницы (*Moma alpium* Osbeck) на территории Витебского лесхоза Витебского района, зеленой дубовой листоверки (*Tortrix viridana* L.) в Дисненском лесхозе Верхнедвинского района и зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) в Глубокском лесхозе Витебской области в течение 1990–2008 гг. В качестве экспериментального материала использовались также китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), лунка серебристая (*Phalera bucephala* L.). Кормовыми растениями служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.), яблоня обыкновенная (*Malus palustris* L.), ива корзиночная (*Salix viminalis* L.), рябина (*Sorbus aucuparia* L.).

Облиственные ветви этих растений приготавливались по способу, разработанному на кафедре зоологии Витебского пединститута (Радкевич и соавт., 1983). Гусениц выкармливали срезанными ветвями, выдержанными в условиях темноты и 90–100% влажности в течение 24, 48 и 72 часов, контроль (свежий лист). Каждый вариант опытов проводился в 4-кратной повторности, по 50 гусениц в каждой.

В опыте по изучению влияния сроков выдержки ветвей кормовых растений на развитие непарного, дубового шелкопряда и лунки серебристой гусениц I–III возрастов выкармливали в полиэтиленовых мешках в помещении, IV–V возрастов в инсектариях. Температура и влажность воздуха в инсектарии и окружающей среде измерялись психрометром ПБ-1 БМ три раза в сутки: 9.00, 14.00 и 21.00.

Взвешивание гусениц проводилось в каждом возрасте 2 раза: в начале и в конце возраста (Андрианова, 1948; Сеницкий и соавт., 1952). Гусениц младших возрастов взвешивали на торсионных весах WT по 5–10 особей одновременно, гусениц старших возрастов взвешивали на полуаналитических весах ВЛК-500.

Образцы листьев для химического анализа на протяжении 1996–2003 гг. заготавливали следующим образом: 300 г листа, собранного со всех сторон кроны дерева, запаривали на водяной бане до исчезновения зеленого цвета, затем высушивали в темноте и размалывали на мельнице ЛЗМ.

В навесках листьев определялись первоначальная и гигроскопическая влага, зола, общий азот и белковый по Къельдалю, растворимые сахара по Бертрану, содержание общих липидов по Сокслету, содержание аминокислот методом бумажной хроматографии (Филиппович и соавт., 1983). В листьях и экскрементах определялось содержание фенолов, танинов (Feeny, 1970; Гринкевич, Сафронич, 1983).

Определение витаминов С, Р и В₁ в образцах проводили по Ю.Б. Филипповичу с соавторами (1983), витамина В₂ по В.М. Коденцовой с соавторами (1994), витаминов В₅ и В₉ по О. Минделу (1997). Сбор образцов для определения содержания витаминов проводили в течение 2005–2006 гг. в окрестностях д. Щитовка Сенненского района Витебской области на протяжении летних месяцев по декадам: в начале, середине и конце каждого месяца. Листья запаривали, высушивали, размалывали на мельнице ЛЗМ, просеивали через сито размером 0,1 мм.

Содержание макро- и микроэлементов в листьях, экскрементах определялось по методикам, описанным Х.Н. Починком (1976), а также с помощью прибора «Спектроскан-20».

Содержание белка в гемолимфе гусениц, куколок, грены определяли рефрактометрическим путем (Филиппович и соавт., 1983), количество общих липидов – по методу Сокслета, ненасыщенных липидов – по А.Ф. Крайвису (1974).

Содержание углеводов в гемолимфе гусениц и гликогена в куколках и грене дубового шелкопряда определялось по методикам, изложенным в практикуме Ю.Б. Филипповича с соавторами (1983).

Определение рН экскрементов выполнялось при помощи калий-стеклянного и платинового электродов на рН-метре-340 (Гальцова, 1945).

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 или в начале и конце гусеничной фазы.

Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом (Waldbauer, 1968). Гусениц одного возраста содержали в садках по 25 экз. в каждом в трех повторностях при температуре 21–23⁰С. Повышенную влажность поддерживали ежедневным смачиванием ветвей корма.

После линьки у каждой группы гусениц ежедневно учитывали количество потребленного корма (С) и выделенных экскрементов (F), а также определяли величину прироста биомассы на-

секомого (Р). Количество усвоенной пищи (А) находили из уравнения: $A = C - F$, а массу усвоенного корма, потраченную организмом на метаболизм (R) – из уравнения $R = A - P$.

Взвешивание проводили на торсионных и аналитических весах. Все величины выражали в абсолютно сухой массе. Сухую массу тела гусениц определяли на контрольной группе особей, воспитывавшихся в режиме опыта. Полученные данные использовали для расчета эколого-физиологических показателей питания и роста (Slansky, Scriber, 1985):

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

– эффективность использования потребленного корма:

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

– эффективность использования усвоенного корма:

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

– относительная скорость потребления корма:

$\text{ОСП} = (\text{масса корма, потребленного за период питания}) \cdot (\text{средняя масса тела гусеницы за период питания})^{-1} \cdot (\text{длительность периода питания})^{-1}$, $\text{мг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$;

– относительная скорость роста:

$\text{ОСР} = (\text{масса прироста тела гусеницы за период питания}) \cdot (\text{средняя масса тела гусеницы за период питания})^{-1} \cdot (\text{длительность периода питания})^{-1}$, $\text{мг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$.

Относительный прирост массы гусениц, выраженный в процентах массы на единицу времени, вычислялся по формуле, предложенной И.И. Шмальгаузенем (1935):

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

где V_1 – масса гусениц в начале возраста;

V_2 – масса гусениц в конце возраста;

t – продолжительность возраста в днях.

Удельная скорость роста вычислялась по формуле И.И. Шмальгаузена (1935):

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

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).

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

Половой индекс рассчитывался по формуле Бремера (Драховская, 1962):

$$i = \frac{f}{f + m},$$

где i – половой индекс;

f, m – соответственно количество самок и самцов.

Кислотность гемолимфы гусениц определялась с помощью прибора АВ1-2 фирмы Радиометр (Копенгаген).

Для изучения энергетики питания гусениц содержали по 25 экземпляров в каждой из 4-х повторностей в марлевых садках размером 30×30×50 см, расположенных на стеллажах. Навески веток с листьями взвешивали на полуаналитических весах ВЛМ-500. По мере объедания веток их вынимали, собирали остатки листьев и все вместе взвешивали. По разнице массы навески 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 (Waldbauer, 1968).

Один раз в сутки на протяжении всего периода питания в 9 часов утра проводили взвешивание экскрементов сразу от всех гусениц в каждой из 4-х повторностей на каждом кормовом растении, одновременно учитывалось количество гусениц. В идентичных условиях выращивалось дополнительное количество гусениц для замены выбывших из опыта и для определения их сухого веса (Scriber, 1977).

Для более точного определения среднесуточных рационов и баланса энергии в зависимости от физиологического состояния кормового растения три раза за возраст (начало, середина и конец) ставились следующие опыты. Гусеницы в количестве 30 экземпляров отсаживались в полиэтиленовые мешки размером 30×60 см и выдерживались без пищи 24 часа (Уголев и соавт., 1977; Scriber, Feeny, 1979). Затем им давали точно взвешенное количество пищи. Через сутки остатки пищи, экскременты и гусеницы взвешивались и высушивались до постоянного веса при температуре 65⁰С. Потерю влаги листом в полиэтиленовых мешках определяли путем закладки контрольного образца идентичного корма без гусениц. При расчетах потребленного гусеницами корма делали соответствующую поправку.

В основу расчетов энергетических балансов насекомых-фитофагов положено балансовое равенство, предложенное Г.Г. Винбергом (1962), согласно которому количество энергии, поступившее в организм с пищей (Р), равно сумме энергии, израсходованной на дыхание (Т), использованной на прирост биомассы (Π) и выделенной организмом с неусвоенной частью пищи (Н):

$$P = T + \Pi + H$$

Величины калорийности определяли методом мокрого сжигания (Остапеня, 1968).

Важным элементом энергетических превращений в организме является использование энергии потребленной и ассимилированной пищи на рост. Количественными показателями связи между этими величинами служат энергетические коэффициенты роста K_1 и K_2 . Коэффициент K_1 равен отношению энергии прироста к энергии рациона и называется энергетическим коэффициентом роста первого порядка или экологической эффективностью роста и выражается формулой (Ивлев, 1939; Одум, 1975; Сушня, 1975):

$$K_1 = \frac{\Pi}{P}.$$

Коэффициент K_2 выражает отношение энергии прироста к ассимилированной энергии пищи и называется энергетическим коэффициентом второго порядка или чистой эффективностью роста. Выражается формулой (Ивлев, 1939; Одум, 1975; Сушня, 1975):

$$K_2 = \frac{\Pi}{T + \Pi}.$$

Продуктивность ассимиляции – это отношение энергии ассимиляции к энергии рациона. Выражается отношением $A : I$, где A – энергия ассимиляции, или $T + \Pi$, I – энергия пищи, или P (Schowalter, Whitford, Turner, 1977).

Интенсивность дыхания гусениц определяли при помощи аппарата Варбурга (Гавриленко и соавт., 1975). Объем сосуда составлял 22–24 см³ при диаметре 3,2–3,4 см. Опыты продолжались 2–4 часа. Показания манометров регистрировались не реже 1–2 раз в час. Все опыты проведены при температуре 22⁰С. Измерение количества потребленного кислорода производили массово для гусениц I–III возрастов и индивидуально для гусениц старших возрастов. Каждый опыт ставили в 6-кратной повторности. Для опыта брали гусениц сразу после линьки и в конце возраста.

Для вычисления утилизации азота пищи использовали следующие параметры (Slansky, Scriber, 1985):

$$\text{ЭУН} = \frac{\text{полученная биомасса } N(\varepsilon)}{\text{потребленный } N(\varepsilon)} \cdot 100\%,$$

где ЭУН – эффективность утилизации азота;

полученная биомасса N – разница между азотом, потребленным с пищей и выделенным с экскрементами за время t .

При изучении связи погодных условий со вспышками массового размножения насекомых применялись климадиаграммы Вальтера (Вальтер, 1982; Fraenkel, 1981), построенные по среднедекадным значениям температуры и осадков. Весенняя засуха (S_B) определялась как площадь с точечной штриховкой на климадиаграмме Вальтера за апрель–май. В качестве меры зимней засухи использовался относительный коэффициент жесткости зимы за январь–март (Бенкевич, 1984).

$$K_3 = K/K_{cp},$$

где K_3 – относительный коэффициент жесткости зимы за январь–март;

K – коэффициент жесткости зимы, который рассчитывается по формуле:

$$K = \frac{\sum t_n}{\sum p_n},$$

где $\sum t_n$ – сумма отрицательных температур за период стойких морозов в январе–марте;

$\sum p_n$ – сумма осадков за тот же период в виде снега.

$$K_{cp} = \frac{\sum t_{cp}}{\sum p_{cp}},$$

где $\sum t_{cp}$ – сумма средних температур за январь–март;

$\sum p_{cp}$ – сумма средних осадков за тот же период.

Скорость перехода от зимней к весенней погоде в области среднесуточных температур $+4$ – $+7^\circ\text{C}$ (V) определялась как угол, который образуется между линией хода среднесуточных температур со среднемноголетней. Если линии идут параллельно, то $V = 1$, если линии образуют угол 30° , то V равно 4,5. Это крайние значения данного показателя.

Определялся также коэффициент зимне-весенней засухи $S_{ЗВ} = K_3 \cdot S_B \cdot V$ (Максимов, 1997).

Лесотаксоционная характеристика древостоев в очагах массового размножения насекомых предоставлена Лесным хозяйством Витебского облисполкома. Содержание минеральных элементов в почвенном растворе и кислотность почв определялась по методикам, изложенным в руководстве Н.Г. Гумана и И.Н. Хотинского (1982).

Учет численности насекомых-вредителей в очагах массового размножения проводился методом маршрутных ключевых обследований (Кондаков, 1974) на постоянных (стационарных) маршрутах, приуроченных к наиболее характерным станциям обитания зимней пяденицы, зеленой дубовой листовертки и совки-лишайницы с числом пунктов учета не менее 12. Оптимальная

протяженность маршрутного хода 8–12 км, минимальное число модельных деревьев на маршруте – 36. В каждом учетном пункте проводили околот и визуальный осмотр ветвей 4–5 деревьев.

Гусеницы изучаемых чешуекрылых учитывались по трем или двум ветвям с каждого дерева на 100 побегах с ветви (в среднем 250–500 листьев) ежедневно при летних рекогносцировочных обследованиях, что обеспечивает необходимую точность и надежность результатов.

В качестве показателя летней и осенней засухи нами рассчитывался гидротермический коэффициент для каждого года за июнь–июль и август–сентябрь по формуле (Бенкевич, 1984):

$$H = \frac{\Sigma p}{\Sigma(t - t_{\min})},$$

где Σp – сумма осадков июня–июля («летняя засуха») или августа–сентября («осенняя засуха»);

$\Sigma(t - t_{\min})$ – сумма эффективных температур за тот же период (при $t_{\min} + 3^{\circ}\text{C}$).

Результаты исследований были подвержены биометрической обработке (Рокицкий, 1977).

Работа с препаратом «Биуник-200 СЛ» проводилась на базе стационара биологического факультета «Щитовка» в Сенненском районе Витебской области и в лабораториях кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» в период 2006–2007 гг. Объект исследования – непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.). Кормовое растение – рябина (*Sorbus aucuparia* 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–+22⁰С, 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 ВЛК-500 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 ВЛК-500. 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 (Waldbauer, 1968).

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 +65⁰С. Сухую массу тела гусениц определяли по контрольной группе особей, воспитывавшихся в режиме опыта. Полученные данные использовали для расчета эколого-физиологических показателей питания и роста гусениц: КУ, ЭИП, ЭИУ, ОСП и ОСР.

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 2007 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.

Исследования по воздействию агонистов экидистероидов на дендрофильных чешуекрылых проводились на базе стационара «Щитовка» биологического факультета Витебского государственного университета им. П.М. Машерова в летний период 2006–2008 гг.

В качестве объекта исследований использовали гусениц китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M) и непарного шелкопряда (*Lymantria disnar* L.). Кормовыми растениями служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) и береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth.).

Содержание белка в гемолимфе гусениц и куколок определяли рефрактометрическим путем (Филиппович и соавт., 1983). Измерения содержания триглицеридов, глюкозы и активности γ -глутамилтрансферазы, аспартатаминотрансферазы, аланинаминотрансферазы, панкреатинамилазы впервые проводились тест-системами фирмы «Rosche» на аппарате «Рефлотрон-4» в гемолимфе гусениц конца V возраста и диапаузирующих куколок.

В качестве модельных ксенобиотиков были взяты агонисты экидистероидов 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 экидстероидов Института биоорганической химии НАН РБ под руководством д.х.н., 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/1л 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 полуаналитических весах ВЛК-500. Фактическая плодовитость бабочек определялась числом яиц в кладках. Смертность гусениц определялась числом погибших особей за весь период развития и выражалась в процентах к первоначальному числу гусениц.

Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом (Waldbauer, 1968). 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.

После линьки у каждой группы гусениц ежедневно учитывали количество потребленного корма (С) и выделенных экскрементов (F), а также определяли величину прироста биомассы насекомого (Р). Количество усвоенной пищи (А) находили из уравнения: $A = C - F$, а массу усвоенного корма, потраченную организмом на метаболизм (R) – из уравнения $R = A - P$.

Взвешивание проводили на торсионных и аналитических весах. Все величины выражали в абсолютно сухой массе. Сухую массу тела гусениц определяли на контрольной группе особей, воспитывавшихся в режиме опыта. Полученные данные использовали

для расчета эколого-физиологических показателей питания и роста: КУ, ЭИП, ЭИУ, ОСП, ОСР.

Реакцию дубового шелкопряда на воздействие ксенобиотиков изучали, используя кормовые растения дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) и березу бородавчатую (*Betula pendula* Roth.). Работа выполнялась на биологическом стационаре «Щитовка» Сенненского района Витебской области на протяжении летнего периода 2006–2007 гг., а также в лабораториях кафедры зоологии и химии УО «ВГУ им. П.М. Машерова».

В работе в качестве модельных ксенобиотиков использовали агонисты экистероидов, синтезированные в лаборатории химии экистероидов Института биоорганической химии НАН РБ под руководством доктора химических наук Н.В. Ковганко.

Корм одинаковой массы для гусениц V возраста обрабатывали однократно водными растворами 1,2-бис-(3-метоксибензоил)-1-трет-бутилгидразина (R-209) 1%-ной концентрации и 1-(2-метоксибензоил)-1-трет-бутилгидразина (R-213) 1%-ной концентрации объемом 2 мл и скармливали в начале опыта. Наблюдали за гусеницами с начала V возраста до завивки кокона.

Обработку корма проводили методом опрыскивания листьев. Для приготовления рабочих растворов навеску 100 мг (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 20–22⁰С, относительной влажности воздуха 70–80% и одинаковых условиях освещенности. Гусеницы V 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.

Опыт проводили в трех повторностях каждый (по 30 гусениц в повторности).

Для изучения воздействия экстрактов коры дуба и почек березы на развитие дубового шелкопряда выкормку гусениц проводили на стеллажах инсектария под полиэтиленовой пленкой с использованием срезанных ветвей березы повислой (бородавчатой) (*Betula pendula* Roth.) и ивы корзиночной (*Salix viminalis* L.) по методике, разработанной на кафедре зоологии Витебского пединститута (Радкевич и соавт., 1983). Работа выполнялась на биологическом стационаре «Щитовка» в Сенненском районе Ви-

тебской области на протяжении летнего периода 2005–2006 гг., а также в лабораториях кафедры зоологии и химии УО «ВГУ им. П.М. Машерова». Экстракты готовились следующим образом: 100 г высушенной и измельченной коры дуба обыкновенного заливали 1 л кипящей воды, настаивали в течение 30–40 мин, фильтровали через марлю и охлаждали (Аретинская, Алексеницер, 1994). Аналогично готовили экстракт из почек березы. Яйца (грена) обрабатывали экстрактом на 7-й день развития. Для выявления оптимального времени воздействия экстрактов в новых кормовых условиях изучение влияния экстрактов на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда было проведено 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 (Аретинская, Алексеницер, 1994). Оживление грены определяли в каждом варианте на 100 экз., не менее чем в 4 повторностях. Выживаемость определяли путем подсчета гусениц в начале и конце опыта, а затем выражали в процентах к начальному количеству гусениц. Массу коконов, куколок и шелковой оболочки определяли после впадения куколок в диапаузу, так как к этому времени масса кокона стабилизируется. Для взвешивания использовали полуаналитические весы ВЛК-500. Шелконосность коконов выражали отношением массы оболочки к массе сырого кокона в процентах. Содержание белка в гемолимфе гусениц и куколок определяли рефрактометрическим путем (Филиппович и соавт., 1983). Измерения содержания триглицеридов, глюкозы и активности γ -глутамилтрансферазы, аспаратаминотрансферазы, аланинаминотрансферазы, панкреатинамилазы проводили тест-системами фирмы «Rosche» на аппарате «Рефлотрон-4» в гемолимфе гусениц конца V возраста и диапаузирующих куколок. Активность каталазы определялась у гусениц конца V возраста (Филиппович и соавт., 1983).

Работа по изучению влияния антерина на развитие дубового шелкопряда выполнялась на биологическом стационаре «Щитовка» Сенненского района Витебской области на протяжении летних периодов 2004–2006 гг., а также в лаборатории кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова».

Выкормка гусениц дубового шелкопряда проводилась на стеллажах инсектария под полиэтиленовой пленкой с использованием срезанных ветвей кормовых растений по методике, разработанной на кафедре зоологии Витебского пединститута (Радкевич и соавт., 1983). Исследования проводились по следующей схеме (табл. 1).

Таблица 1 – Схема опыта по определению влияния обработки корма водным экстрактом из куколок на жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда 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

Гусеницам скармливали лист 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 определялась после впадения куколок в диапаузу, так как к этому времени масса коконов стабилизируется (Михайлов, 1950).

Для взвешивания использовались полуаналитические весы ВЛМ-500. Фактическая плодовитость определялась путем подсчета яиц в кладках в трех повторностях в каждом варианте опыта.

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. Benson, J.A. Paterson (Aratani, 2006). Эти исследования выполнялись сотрудниками Гродненского государственного медицинского университета д.м.н. В.М. Шейбак, к.м.н. В.Ю. Смирновым и к.м.н. Е.М. Дорошенко.

Опыты по воздействию минеральных препаратов на развитие дубового шелкопряда проводили на биологическом стационаре (д. Щитовка Сенненского р-на Витебской области) УО «ВГУ им. П.М. Машерова» в летний период 2005–2006 гг. Исследование влияния витаминно-коферментного препарата на основе гриба *Fusarium sambucinum*, двойного дигидрофосфата

микроэлементов кобальта, цинка, марганца и сложного дигидрофосфата магния, марганца, кобальта проводили на гусеницах дубового шелкопряда, кормовыми растениями которого были дуб, береза, ива. Препараты получены от украинских коллег из НАУ (г. Киев). Проводили обработку корма методом опрыскивания листьев перед скармливанием гусеницам на протяжении II–V возрастов. Концентрации водных растворов витаминно-коферментного препарата – 0,01, 0,1 и 1,0%; двойного дигидрофосфата микроэлементов и сложного дигидрофосфата магния, марганца, кобальта – 0,1, 0,01, 0,001%.

В контроле обрабатывали листья 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. Опыт закладывали в трех повторностях, по 100 гусениц в каждой на каждом кормовом растении.

Взвешивание гусениц, образцов корма и экскрементов производили на полуаналитических весах «Scout». Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом (Waldbauer, 1968). После линьки у каждой группы гусениц ежедневно учитывали количество потребленного корма (С) и выделенных экскрементов (F), а также определяли величину прироста биомассы насекомого (Р). Количество усвоенной пищи (А) находили из уравнения: $A = C - F$. Все величины выражали в абсолютно сухой массе. Полученные данные использовали для расчета эколого-физиологических показателей питания и роста: КУ, ЭИП, ЭИУ.

Активность тканевой каталазы у гусениц дубового шелкопряда определяли перманганатометрическим методом с применением гомогенатной техники (Кубайчук, 1984). Насекомых, выдержанных 12 час без еды, взвешивали и растирали в ступке с такой же навеской песка. Полученную массу разводили дистиллированной водой в соотношении к массе насекомого 1:2000, тщательно перемешивали и отбирали по 3 параллельные пробы по 1мл в отдельные пронумерованные пробирки. Отдельно ставили 10 холостых проб, в которые добавляли по 1 мл 10% серной кислоты для инактивации каталазы. Во все пробы добавляли по 1 мл оттитрованного раствора перекиси водорода на фосфатном буфере с рН 1,0 и помещали на 30 мин в водяную баню с температурой $25 \pm 0,05^\circ\text{C}$. После инкубации в опытные пробы добавляли по 1мл 10% серной кислоты и титровали все пробы 0,1 н раствором перманганата калия до исчезновения окраски. За активность

каталазы принимали количество перекиси водорода, разложенное 1 г живой массы тела за 1 час. Активность каталазы А (в г Н₂О₂/1 г живой массы тела в час) определяли по формуле:

$$A = 0,68 (V_1 - V_2),$$

где V_1 – объем израсходованного раствора перманганата калия на титрование холостых проб, мл;

V_2 – объем израсходованного раствора перманганата калия на титрование опытных проб, мл;

0,68 – коэффициент, установленный опытным путем.

Для определения активности аспаратаминотрансферазы гомогенат гусениц V возраста получали, используя в качестве экстрагирующего вещества физраствор. Гомогенат центрифугировали 10 минут при 30 тыс. оборотов в минуту, добавляли 2 капли этилового спирта и еще 5 минут центрифугировали. Надосадочную жидкость подвергали анализу с помощью тест-систем фирмы «Rosche» на спектрометре «Рефлотрон-4». Количество повторностей – 3, по 10 гусениц в каждой повторности.

Г Л А В А 2

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ РАСТЕНИЙ НА РАЗВИТИЕ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

2.1. Роль химизма кормовых растений в жизнедеятельности насекомых-фитофагов

Питание насекомых-фитофагов – сложный динамический процесс, связывающий воедино физиологические требования, выживание, рост, размножение и распространение фитофагов с экологическими особенностями среды обитания (Радкевич, 1980; Исаев, 1983; Баранчиков, 1987; Baranchikov, 1984).

Растения содержат не только собственные питательные вещества (белки, жиры, углеводы, аминокислоты), но и множество промежуточных и конечных продуктов вторичного обмена. Начиная с классических работ Г. Френкеля (1981), исследователи приписывают ряду групп растительных метаболитов ведущее место в функционировании системы растение–фитофаги. Экологически активные соединения – аллелохимики – имеются в каждом растении и с ними сталкивается любой консумент. В настоящее время известно более 10 тыс. вторичных метаболитов растений, однако считается, что общее их количество превышает 400000 (Swain, 1977).

Множество физиологически активных аллелохимиков обнаружено у микроорганизмов и членистоногих (Лукнер, 1979), причем источниками этих соединений или, по крайней мере, предшественниками большинства из них, являются вторичные вещества растений. В растениях найдены аналоги ювенильных и личиночных гормонов насекомых (Кример, Шамшурин 1972; Rees, 1971), установлена их определяющая роль в синтезе агрегационных и половых феромонов насекомых (Иорданский, 1975; Borden, 1974).

К одному из крайне перспективных для практического применения направлений изучения химических взаимоотношений в природе относится исследование аллелохимических взаимодействий фитофагов и их кормовых растений (Шапиро, Новожилов, 1979).

Имеется множество примеров тому, что продуцируемые растениями аллелохимики могут служить аттрактантами во взаимодействии с одними организмами и репеллентами при контакте с другими. Например, синигрин стимулирует питание капустной тли, но препятствует питанию другого вида тли (Nault, Stuer, 1972). То есть многие вторичные вещества лежат в основе защит-

ных систем растений против фитотрофных насекомых. Они играют в основном роль антифидантов, пищевых деттерентов и фитотоксикантов. Роль пищевых деттерентов могут играть танины, алкалоиды, флавоноиды (Гудвин, Мерсер, 1986). Высокое содержание танинов в листьях молочая вызывало дефицит массы тела нимф *Melanoplus sanguinipes* (Roberts, Olson, 1999).

Снижение численности популяций непарного шелкопряда связывают с высоким содержанием фенолов в предпочитаемом кормовом растении. Недавно установлено, что гидролизуемые танины, содержащиеся в дубе красном, снижают плодовитость непарного шелкопряда (Foster et al., 1992).

Изучено влияние возраста растений на состав вторичных метаболитов и влияние последних на усвоение пищи *Daphnia pulex*. Предполагается, что биодоступность пищи блокируется вторичными метаболитами, такими, как фенолы и цианогенные глюкозиды, появляющиеся в старых листьях (Babu et al., 1996).

Установлена антифидантная активность экстрактов листьев кассии горькой в отношении гусениц *Hypsipula grandella* (Mancebo et al., 2000). Оценка действия порошка из плодов фенхеля на плодовитость *Sitophilus oryzae* L. показала, что снижение плодовитости отмечалось даже в последующем поколении насекомых в отсутствие фенхеля. Действие фенхеля на насекомых может быть связано с наличием флавоноидов и производных кумарина из алкалоидов (Wawrzyniak, 2001). Алкалоиды *Catharantus roseus* подавляют ферментную активность и репродукцию у волнянки *Euproctis fraternal*. Обнаружено, что при дозировке алкалоидов 10 ppm откладывается только 19,25% оплодотворенных яиц. При более высоком содержании алкалоидов в пище вылупляемость подавлялась полностью. В подопытных личинках значительно снижалось общее содержание углеводов и белков. Подавлялась также активность пищеварительных ферментов (Nalina Sundari, 1998).

Ряд авторов считают, что сам факт повреждения растений фитофагами индуцирует химическую защиту у растений. Так листья картофеля инфицировались *Myzus persicae*, что приводило с течением времени к увеличению продукции гликоалкалоидов в листьях, что повышало уровень индивидуальной эндогенной защиты растения против насекомых-вредителей (Frangoyiannis et al., 2001). Питание долгоносика *Strophosoma melanogrammum* вызывает многократное повышение эмиссии монотерпенов молодыми елями. Такая реакция деревьев ели на *S. melanogrammum* сохранялась несколько недель (Prieme et al., 2000).

Повреждение растений картофеля колорадским жуком вызывает индукцию синтеза гликоалкалоидов и прогрессирующее

по времени увеличение их концентрации во всех листьях и кожуре клубней поврежденного растения (Цветкова, 2001).

Хинолизидиновые алкалоиды оказывают влияние и на питание насекомых, и на процессы их размножения. Например, цитизин в дозе 1,0 мг на 1 мм² листовой пластинки нима проявлял сильный детерентный эффект при питании имаго *Argiona germani* и снижал число откладываемых яиц и их жизнеспособность. Применение азадирахтина в дозах с 10,0% содержанием приводило к 100% смертности усачей (Baozohng et al., 1998). Сходным образом азадирахтин влияет на чешуекрылых. У гусениц *Plutella hyllostella* он ингибирует питание, общее поглощение пищи снизилось на 59,0% при опрыскивании кормового растения раствором 0,005 мг/г, а у имаго такое опрыскивание вызывало сильную задержку в откладке яиц (Hou You-Ming et al., 2002).

Выявлено также влияние общих алкалоидов *Cynanchum komalovii* и экстрактов плодов *Melia azedarach* как ингибиторов откладки яиц и вылупления из них личинок у жука *Argiona germani* (Boguang Zhao et al., 2002).

Химическая защита растений от насекомых-вредителей определяется не только веществами качественного действия (алкалоидами), но и веществами количественного действия – танинами. Например, исследованные виды растений из рода *Masagang* в Юго-Восточной Азии существенно различались по содержанию танинов и влиянию экстрактов из листьев на рост личинок совки *Spodoptera littoralis*. Корреляционный анализ показал связь между содержанием танинов и ростом личинок. Высокое содержание танинов и более эффективная химическая защита были у немирмекофильных видов, лишь факультативно связанных с муравьями, в сравнении с облигатными мирмекофилами (Eck Gero et al., 2001).

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

Процесс выбора растения насекомыми определяется взаимодействием репеллентов и аттрактантов. Поэтому внутривидовая изменчивость содержания веществ играет важную роль в повреждении растений травоядными. Важно отметить, что специализированные насекомые моно- и олигофаги способны быстрее или более точно идентифицировать кормовое растение по сравнению с генералистами или полифагами (Nylin Sören et al., 2000). Специализированные виды могут пространственно избегать химическую защиту растения. Например, специализированный долгоносик *Rhyssomatus lineaticollis* откладывает яйца в сердцевину стебля ваточника сирийского, в тканях которого содержится кар-

денолид в качестве защитного компонента от нападения фитофагов. Установлено, что в процессе роста у ваточника изменяется концентрация карденолида в разных частях достоверно. Перед откладкой яиц самка способна найти ткани, в которых содержание защитного компонента снижено (Fordyce, Malcolm, 2000).

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 (Charleston et al., 2000). В данном случае человеком используются 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. (Кузнецов, 1948; Тыщенко, 1976; Сулейменов, 1979; Радкевич, 1980; Радкевич и соавт., 1979; Радкевич, Денисова, 1984; Положенцев, Арефьев, 1980; Васильева, 1995; Hosking, Hutchenson, 1979; King, 1980; Yamada, Bell, 1980; Jang, Stamp, 1995; Stadler, 1998 и др.).

Рост насекомых-фитофагов зависит от соотношения в пище азота и углеводов (Рождественская, 1945; Швецова, 1954; Эдельман, 1972; Самерсов, Горовая, 1976; Денисова, 1984; Денисова, 1996). Для тутового шелкопряда углеводно-белковое соотношение равно 0,72:1 (Рождественская, 1945), для дубового 1:1 (Демяновский и соавт., 1933). При отклонении баланса углеводов и белка от оптимума наблюдается замедление роста и высокая смертность гусениц, а также низкая жизнеспособность потомства тутового (*Bombux mori* L.) и дубового (*Antheraea pernyi* G-M.) шелкопрядов (Рождественская, 1945; Демяновский и соавт., 1933), капустной совки (*Mamestra brassicae* L.) (Самерсов, Горовая, 1976) и непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) (Бенкевич, 1984; Вшивкова, 1982, 1998).

Азот растения оказывает определяющее влияние на рост и развитие растительоядных насекомых (Тыщенко, 1976; Hosking, Hutchenson, 1979; Watanabe, Horie, 1980). Характерной особенностью насекомых-фитофагов является также то, что их пища должна быть богата свободными аминокислотами (Филиппович, 1960; White, 1980).

В.Ф. Самерсов и С.Л. Гороя (1976) отмечали совпадение повышения смертности гусениц капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) и капустной совки с заметным уменьшением содержания азота в листьях капусты.

Уровень содержания белковых соединений в растении и их качественный состав оказывают влияние на шелконосность шелкопрядов (Арсеньев, 1945; Арсеньев, Бромлей, 1957; Денисова, 1989; Watanabe, Horie, 1980), на интенсивность роста насекомых-фитофагов и продолжительность их развития, причем, чем больше концентрация азота в корме, тем выше темпы развития насекомых и больше скорость роста (Сулейменов, 1979; Hosking, Hutcheson, 1979; Mc Clure, 1980; Atkinson, 1980; Vaurenth, 1997).

В литературе имеются немногочисленные данные о содержании азотистых соединений в листьях дуба черешчатого и березы бородавчатой. Так, А.Б. Арсеньев (1945), Е.В. Горяченкова, Е.Х. Золотарев (1939) в Подмосковье, В.К. Кондратьева (1957) в Украине определяли количество общего азота в листьях дуба на протяжении вегетации. В результате было установлено, что молодой лист дуба содержит максимальное количество азотистых соединений. По мере старения листа содержание общего азота постепенно снижается.

С.Я. Демяновский, В.А. Нефедова (1957), А.С. Конилов (1959), В.А. Радкевич (1961) и др. выявили более низкое количественное содержание общего азота в листьях березы бородавчатой по сравнению с этим показателем у дуба черешчатого. Динамика общего азота по мере старения листа оказалась сходной и у березы, и у дуба. Рядом авторов отмечено замедление роста и развития, а также более высокая смертность гусениц китайского дубового шелкопряда при разведении на березе бородавчатой (Ишмаев, 1938; Демяновский и др., 1957; Конилов, 1959; Радкевич, 1961; Денисова, Роменко, 1985; Денисова, Роменко, 1988а, 1988б), причиной чего может быть различие в количественном содержании азотистых соединений.

Основными углеводами пищи насекомых-фитофагов являются моносахара (глюкоза, фруктоза) и дисахарид сахароза (Проссер, 1977; Navlickowa, 1980). Клетчатку фитофаги не переваривают совсем, крахмал нужен ограниченному числу видов листогрызущих насекомых (Проссер, 1977; Шилов, 1985).

По данным многих исследователей (Vanderzandt, 1965; Thompson, 1979а; Atsuski, Kazuko, Atsuko, 1979; Roberts, Olson, 1999 и др.), наиболее полноценным кормом для насекомых служат растения с высоким содержанием растворимых сахаров.

Согласно современным представлениям, растворимые углеводы пищи служат не только для удовлетворения энергетических потребностей организма, но являются непосредственным источником углеродного скелета аминокислот, входящих в состав белков (Филиппович и соавт., 1974). Углеводы пищи используются также для биосинтеза резервных углеводов – гликогена и трегалозы. Так, Р.Ф. Мур (1980) отмечает, что количество липидов у долгоносика *Anthonomus grandis* было наивысшим при использовании диеты, содержащей 4,0% и более сахарозы.

Повышение содержания жира и гликогена в теле гусениц насекомых-фитофагов при увеличении содержания в растениях растворимых углеводов отмечено рядом авторов (Танский, Мокроусова, 1969; Коничева и соавт., 1979; Егорова, 1997; Watanabe, Horie, 1980; Soctens, Pasteels, 1996 и др.).

Таким образом, содержание углеводов в растении определяет уровень накопления жира и гликогена насекомыми: чем больше углеводов в растении, тем больше запас депонированных организмом энергетических соединений. При увеличении количества углеводов в кормовом растении масса гусениц насекомых-фитофагов достигает наибольших размеров (Танский, Мокроусова, 1969; Dikeman, Lambremont, Allen, 1981). Этот фактор оказывает влияние на повышение плодовитости насекомых-фитофагов, так как многочисленными работами установлена корреляционная зависимость между массой гусениц, куколок и плодовитостью имаго насекомых-фитофагов (Апостолов, Ивашов, 1977; Сафонова, 1979; Радкевич и соавт., 1981; Ченикалова, Глазунова, 1996; Cram, 1980; Ahmad, Khan, 1980; Habermann, Ott, 1995 и др.).

Особый интерес представляет работа С.Н. Томпсона (1979а), который обнаружил, что глюкоза в концентрации 6,0% повышала содержание общих липидов у личинок наездника *Exeristes roborator* в 2,5 раза по сравнению с безглюкозной пищей. При этом сокращалось время развития личинок, увеличивалась масса тела и, в связи с этим, возрастало содержание липидов и белков. Подобные результаты встречаются в работах В.И. Танского и Е.П. Мокроусовой (1969) с капустной совкой, А.П. Коничева и соавт. (1979), Р.Д. Кинга (1980), А. Коула и соавт. (1994) с тутовым шелкопрядом.

На богатых растворимыми углеводами растениях происходит повышение массы тела гусениц, которое сопровождается возрастанием содержания липидов, гликогена и белка, а также сокращается время развития гусеничной фазы (Апостолов, Ивашов, 1977; Thompson, 1979б).

Почти все исследованные насекомые нуждаются в таких водорастворимых витаминах, как тиамин (B_1), рибофлавин (B_2), никотиновая кислота (B_5), фолиевая кислота (B_9). Полное исключение этих веществ из пищевого рациона ведет к приостановке развития и гибели насекомых (Тыщенко, 1976).

Витамин B_1 является коэнзимом кокарбоксилазы и таким образом, участвует в процессах обмена углеводов, белков и жиров. Обеспечивает нормальный рост и повышает двигательную и секреторную активность пищеварительной системы. Его недостаток приводит к замедлению роста и, иногда, к гибели личинок (Аков, Guggenheim, 1963). По данным Б. Ефремова (1998), экспериментальное понижение содержания витамина B_1 приводило к уменьшению массы тела пчел и появлению уродов с недоразвитыми крыльями. У насекомых, которых кормили белком с добавлением девяти витаминов группы В, за исключением тиамина, не развивалась глоточная железа и уменьшалось содержание азота в организме.

Рибофлавин (B_2) входит в состав флавопротеиновых ферментов, участвующих в процессах клеточного дыхания. Этот витамин не синтезируется животными, поэтому он должен входить в пищевой рацион всех насекомых, развивающихся в отсутствие симбионтов, способных его синтезировать.

Никотиновая кислота (B_5) входит в состав никотинамидных ферментов НАД и НАДФ, играющих важную роль в промежуточном дыхательном обмене. Никотиновая кислота нужна различным насекомым, но у некоторых синтезируется симбиотическими микроорганизмами и поэтому их потребность в витамине не всегда выявляется (Проссер, 1977).

Фолиевая кислота (B_9) представляет собой важный коэнзим, участвующий в реакциях синтеза муравьиной кислоты и некоторых заменимых аминокислот. Она не является необходимым компонентом пищи у мухи *Agria offinis* (Barlow, 1963) или у таракана *Blatella germanica* (Gordon, 1959). У всех остальных насекомых фолиевая кислота должна обязательно включаться в пищевой рацион (Тыщенко, 1976).

Аскорбиновая кислота (витамин С) участвует в окислительно-восстановительных процессах клеточного дыхания. По данным Л. Проссера (1977) насекомые, за исключением некоторых видов, не нуждаются в аскорбиновой кислоте, т.к. сами синтезируют ее. Но в синтетические и полусинтетические среды для разведения гусениц обязательно включается аскорбиновая кислота как важный антиоксидант, повышающий жизнеспособность и продуктивность насекомых в культуре (Тыщенко, 1976; Тамарина, 1990).

Рутин, вещество Р-витаминного свойства. Уменьшает проницаемость и хрупкость капилляров, улучшает усвоение аскорбиновой кислоты. Относится к флавоноидам и в виде гликозидов присутствует во многих растениях. В организм насекомых-фитофагов поступает только с пищей. Данных о содержании водорастворимых витаминов в листьях дуба черешчатого, березы бородавчатой и яблони в доступной нам литературе не обнаружено.

Таким образом, роль вышеизученных витаминов в процессах жизнедеятельности насекомых-фитофагов неоспорима и определение их содержания в кормовых растениях имеет научную ценность, тем более ценно определение их содержания в зависимости от степени экспериментального физиологического ослабления растений.

Ход процессов переваривания, усвоения и использования пищи на рост насекомых отражают индексы питания: коэффициент утилизации корма (КУ); эффективность использования усвоенного корма на рост (ЭИП); эффективность использования усвоенного корма на рост (ЭИУ) (Тыщенко, 1976; Scriber, Feeny, 1979). Коэффициент утилизации корма сильно варьирует в зависимости от вида, возраста и пола насекомых, от характера пищи и других факторов (Тыщенко, 1976). Установлено, что КУ уменьшается по мере роста гусениц (Gupta, Maleyvar, 1981). Существует корреляция между потреблением и усвоением пищи. По мере роста гусениц уменьшается как перевариваемость принимаемой пищи, так и эффективность ее усвоения (Тыщенко, 1976; Баранчиков, 1987; Шеин, 2002; Slansky, Scriber, 1982).

Согласно сводке Ф. Слански и М. Скрайбера (1982), 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 – *Нemilencia oliviae* L.; 62,5% – гусениц *Earias vittella* L. на коробочках хлопчатника (Sharma, Agarwal, 1981). Изменчивость ЭИУ в онтогенезе насекомых в зависимости от условий питания изучена еще весьма слабо и нуждается в накоплении данных для обобщения.

Предполагается, что насекомые-полифаги затрачивают больше усвоенной энергии на нейтрализацию аллелохемиков корма и поэтому меньше, чем олигофаги расходуют энергии на прирост массы тела. Однако, по данному вопросу в настоящее время нет единой точки зрения (Fox, Morrow, 1981).

Данные Ю.Н. Баранчикова (1986) указывают на то, что эффективность питания олигофагов достоверно превышает таковую

полифагов, и происходит это не за счет более экономного использования усвоенной энергии, а за счет повышенной утилизации олигофагом потребленной пищи. Н.И. Ковалевская (1977) исследовала наличие различных форм гидролитических ферментов у 7 видов гусениц пятого возраста, среди которых были монофаги, олигофаги и полифаги. В кишечном соке гусениц монофага – хохлатки двухцветной она обнаружила 27 форм гидролаз, в то время как для других видов характерно присутствие от 12 до 19 форм ферментов. На основании установленных фактов автор делает вывод, что монофаги обладают более тонкой пищевой специализацией к листе кормового растения, что позволяет им использовать корм более эффективно по сравнению с олиго- и полифагами.

Ряд авторов (Баранчиков, 1987; Андреева, 2002; Magnoler, Cambini, 1997) установили, что у гусениц V возраста непарного шелкопряда экологическая эффективность питания (ЭИУ) колебалась в пределах 11,0–23,0% в зависимости от вида кормового растения, т.е. полифаг характеризуется низкой эффективностью использования утилизированного корма, следовательно, затраты на процессы метаболизма высоки.

По данным Т.А. Вшивковой (2003), доля потребленной энергии корма на метаболизм непарного шелкопряда при питании лиственницей в процессе его жизни составляет около 30,0%.

Многие авторы (Scriber, 1973; Michaud, 1990; Faeth Stanly, Rooney, 1993; Parry et al. 1998; Wang et al., 2000) отмечают влияние вторичных метаболитов растений на распределение энергии пищи в организме фитофагов и на процессы потребления пищи, хотя некоторые (Андреева, 2002) подвергают сомнению связь значений КУ и ЭИУ с расходом энергии на детоксикационные процессы.

В литературе имеются разрозненные косвенные свидетельства идущего в организме насекомых интенсивного процесса метаболической трансформации вторичных соединений кормовых растений (Баранчиков, 1987; Self et al., 1964; Blaw et al., 1978; Henn, 1999). Однако, энергетическая оценка пищевых адаптаций насекомых к вторичным соединениям не проводилась.

Ущерб, наносимый насекомыми-фитофагами кормовому растению, определяется не только количеством потребленного корма, но и количеством биомассы листвы, отторгнутой от растения во время питания консумента.

Накопившиеся в литературе сведения позволяют убедиться, что эти величины далеко не тождественны. Масса огрызков листа и хвои, поступающая в подстилку во время питания в кронах личинок насекомых-филлофагов может достигать половины потребленной биомассы. Отторгнутая, но не потребленная фитофа-

гом листва растений никак не учитывается в рекомендуемых методиках определения кормовой нормы хвое-листогрызущих вредителей (Семевский, 1971; Воронцов, 1978).

На важность присутствия в почве огрызков листьев и экскрементов насекомых-филлофагов стали обращать внимание лишь в настоящий момент. Так, отмечено влияние экскрементов гусениц сибирского шелкопряда в увеличении численности фитопатогенных микроорганизмов, деятельность которых вызывает повышенный отпад всходов. Вместе с тем, вещества экскрементов стимулируют развитие выживших семян. В итоге зоогенный отпад вдвое уменьшает популяцию семян, но при этом способствуют улучшению жизненного состояния пихты на первом году жизни (Гродницкий и др., 2002).

Соотношение опавшей и потребленной растительной биомассы в период активного питания энтомоконсументов зависит от особенностей поведения насекомого непосредственно во время акта питания. Эти особенности определяются такими факторами, как приспособленность фитофага питаться листом с определенной степенью рассеченности листовой пластинки, размерами фитофага, плотностью его популяции, частными поведенческими адаптациями. Последние могут быть направлены на создание микросреды и убежища для личинок, на уничтожение следов питания, привлекающих хищников (Heinrich, 1979) на уменьшение антибиотического воздействия поврежденных фитофагом растительных тканей (Maskay, Wellington, 1977; Carroll, Hoffman, 1980) или на повышение питательности кормового растения при его повреждении (Колтунов, 1993; Sandström et al. 2000; Kessler, Baldwin, 2002). Необходимы анализ и обобщение всех исследований в этом направлении для понимания возникновения пищевых адаптаций насекомых.

Следует отметить, что современным теориям эволюции защитных систем растений не хватает экспериментальных данных о временной (сезонной) и пространственной (в пределах растения) динамике содержания аллелохемиков в тканях разных древесных пород и процессах их усвоения насекомыми. Накопление фактического материала в данном направлении исследований поможет также в разработке основных положений трофической теории динамики численности хвое- и листогрызущих насекомых.

Минеральные вещества поступают в тело насекомых также вместе с пищей. Потребность насекомых в различных катионах и анионах установить очень трудно, так как почти все элементы входят в состав тела растений, а, следовательно, проходят через организм насекомого. Но некоторые из них аккумулируются ор-

ганизмом насекомого, что является подтверждением их физиологической важности и необходимости. Так, достоверно известно, что из минеральных компонентов пищи наибольшее значение в обмене веществ насекомого имеют элементы Na, K, Ca, Mg, P (Тыщенко, 1976).

Кальций входит в состав растений в количестве 0,2% сухого вещества. Кальция много содержится в митохондриях, хлоропластах, в клеточных стенках, поэтому в листьях содержание кальция выше, чем в общем по растению (Третьяков, 2002).

Кальций регулирует поступление ионов в клетки корня, способствует устранению токсичности избыточных концентраций ионов аммония, алюминия, марганца, железа, активирует ряд ферментных систем клетки, например, дегидрогеназы, амилазы, фосфатазы, киназы, липазы. Кальций обладает слабой подвижностью и накапливается в старых листьях (Шабельская, 1987; Третьяков, 2002).

Приблизительное содержание кальция в теле животных равно 1,5% от сухой массы (Мак-Дональд и др., 1970). Из всех минеральных элементов в организме позвоночных животных в наибольшем количестве содержится кальций, о его содержании в организме насекомых известно очень мало. Так, в сводке Е.В. Кларка (Clark, 1958) чрезвычайно большое значение придается кальцию. По его мнению, без кальция присутствие калия и магния в нормальных концентрациях токсично для клетки. В организме насекомых запасы металлов обнаруживаются в пищеварительном тракте, мальпигиевых сосудах, жировом теле, покровах и половых органах в виде сферокристаллов (Ballan-Dufrancais, 2002). Некоторые сферокристаллы содержат только минеральные вещества, особенно часто фосфаты, в состав других входят органические соединения, например, ураты. Важно учитывать соотношение содержания фосфора и кальция в пище животных. Наиболее благоприятным для сельскохозяйственных животных отношением кальций: фосфор считают 1:1–2:1 (Ballan-Dufrancais, 2002). У насекомых этот аспект питания практически не изучен.

С. Игнатович (Ignatowicz, 1980), изучая влияние избытка в пище фосфатов кальция на жизненный цикл и развитие клеща *Tyrophagus putrescentiae*, установил, что при концентрации фосфата кальция 6,0% плодовитость клеща снижается на 27,0%, а длительность цикла развития увеличивалась на 6 дней. А.Ф. Арсеньев (Арсеньев, 1959) установил, что кальций является постоянной составной частью шелка, выделяемого гусеницами тутового шелкопряда. Кальций, выделяемый гусеницами с шелком, составляет 66,0–74,0% от его общего количества, накопленного за

гусеничный период. Одновременно с шелком кокона выделяется около 6,0–7,0% Mg, 9,5% K и 11,0% фосфора от общего количества каждого из этих элементов, содержащегося в теле зрелых гусениц.

Кроме этого установлено, что недостаточное поступление усвояемых соединений кальция в период образования и накопления шелка приводит к заболеваниям гусениц и куколок, связанным с нарушением состояния и функции кишечника (Арсеньев, 1959; Арсенъев, Бромлей, 1957).

Новейшие исследования физиологической роли кальция в метаболизме клетки показали, что кальций повышает устойчивость организма к токсическому действию тяжелых металлов (Liang et al., 1999).

Биогенная роль кальция в организме животных, по мнению Леннинджера (1985), исключительно велика. Он необходим организмам для скелетообразования, входит в состав хитинового покрова, необходим для синтеза белков, различных органических кислот. Велика его роль как нейтрализатора кислот в реакциях обмена, он активизирует некоторые ферменты (трипсин, трифосфатазу и др.). Кальций регулирует процессы формирования синаптических пузырьков, что важно для нейрофизиологии насекомых (Abenavoli et al., 2001). Установлено, что синтез и выделение экидистероидов в проторокальных железах тутового шелкопряда зависят от концентрации внеклеточного Ca^{2+} (Dedos, Fugo, 2001).

Магний также необходим для роста личинок насекомых (Vanderzandt, 1965). Этот элемент является важнейшим активатором окислительного фосфорилирования, необходимым при мышечном сокращении и для осуществления ряда ферментативных реакций в кишечнике. По данным Е.В. Кларка (Clark, 1958), в секретах клеток кишечного эпителия насекомых всегда содержится Ca и Mg.

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

Магний усиливает синтез эфирных масел, предотвращает окисление аскорбиновой кислоты.

Недостаток магния приводит к нарушению фосфорного, белкового и углеродного обменов (Третьяков, 2002). Содержание магния в теле животных приблизительно 0,04% от сухой массы (Мак-Дональд и др., 1970).

В организме животных магний тесно связан с кальцием и фосфором, он является активатором фосфатов и участвует в углеводном обмене (Леннинджер, 1985).

Очень велико физиологическое значение натрия и калия. Концентрация их ионов в основном определяет величину осмотического давления гемолимфы, они необходимы для подавления избыточной кислотности в кишечнике (Проссер, 1977; Шилов, 1985). Изучение процессов обмена веществ показывает, что в организме беспрестанно возникают кислоты. Нейтрализация этих кислот и продуктов их распада осуществляется с помощью буферных систем. Действие в организме фосфорного, бикарбонатного и белкового буферов во многом зависит от нормального снабжения его минеральными элементами (Проссер, 1977). Нарушение работы буферных систем вследствие недостатка минеральных компонентов приводит к некомпенсированному ацидозу и в конечном счете – к гибели организма (Проссер, 1977; Clark, 1958).

Исследованиями А.Б. Арсеньева и Н.В. Бромлей (1957) для дубового шелкопряда и Н.М. Эдельман (1954) для непарного шелкопряда была определена повышенная щелочность кишечного сока гусениц. Высокая щелочность кишечного сока целиком обуславливается присутствием не ионов Na, как у большинства групп организмов, а присутствием ионов калия.

Содержание калия в растениях составляет около 1,0% в расчете на сухую массу. Содержание калия в растениях в 100–1000 раз превосходит его уровень во внешней среде. В наибольшем количестве калий сосредоточен в молодых растущих тканях. Калий принимает активное участие в осморегуляции, важное значение имеет транспорт калия при закрывании и открывании устьиц (Шабельская, 1987; Третьяков, 2000). Установлено, что высокий уровень моносахаров, сахара и крахмала коррелирует с накоплением значительных количеств калия и органических кислот в клетках. Калий является активатором многих ферментных систем. Он необходим для включения фосфата в органические соединения, синтеза белков, полисахаридов и рибофлавина – компонента флавиновых дегидрогеназ.

Недостаток калия снижает продуктивность фотосинтеза, прежде всего, за счет уменьшения оттока ассимилятов из листьев (Третьяков, 2002).

Содержание калия в теле животных приблизительно 0,2% сухой массы (Мак-Дональд и др., 1970). Изучать минеральное питание животных очень сложно, так как многие функции в организме они выполняют парами или группами. Поэтому несбалансированность отдельных элементов, в отличие от простой недос-

таточности, представляет собой важный момент в этиологии заболеваний животных (Мак-Дональд и др., 1970). Магния и калия много в пищеварительном тракте и жировом теле насекомых в составе сферокристаллов (Ballan-Dufrançais, 2002).

Калий играет важную роль в процессах возбуждения нервной и мышечной тканей, участвует в углеводном обмене животных так же, как и в углеводном обмене растений.

Установлено, что в грудных ганглиях гусениц китайского дубового шелкопряда электрическая активность разных типов вызывается действием ионов Na^+ , K^+ и Ca^{2+} (Wang Liwen et al., 2001).

Так как содержание калия в растениях очень высоко, в злаковых травах оно часто достигает 2,5%, то недостаточности калия у животных обычно не наблюдается (Мак-Дональд и др., 1970).

При участии фосфора совершаются такие важнейшие биологические процессы, как фосфорилирование, образование фосфопротеидов, нуклеотидов, некоторых ферментов (Вадковская, Лукашев, 1981; Леннинджер, 1985). О содержании фосфора в растениях известно, что оно колеблется в пределах от 0,2% до 1,2% сухой массы (Третьяков, 2002). В телах животных количество фосфора достигает 1,0% сухой массы (Мак-Дональд и др., 1970). При недостатке фосфора у растений нарушаются процессы фотосинтеза и дыхания, усиливается распад сложных органических соединений (Шабельская, 1987).

При недостатке фосфора у животных снижаются плодовитость и темпы роста (Мак-Дональд и др., 1970). О роли фосфора в процессах питания насекомых сведений почти нет. Содержание макроэлементов Ca, Mg, K и P в листьях древесных пород и их роль в процессах питания и усвоения корма также практически не изучались. Имеются сведения, что в листьях дуба содержание натрия ничтожно, в то время как калийные и кальциевые соли обнаруживаются в заметных количествах и являются, по-видимому, главным источником веществ основного характера для гусениц дубового шелкопряда (Арсеньев, 1945; Арсеньев, Бромлей, 1951, 1957).

Так как на поддержание оптимальной реакции в кишечнике дубовый шелкопряд затрачивает большое количество основных эквивалентов (катионов K, Ca), то необходимо постоянное их пополнение за счет содержания этих элементов в корме, так как все фитофаги элементы минерального питания не синтезируют, а получают с пищей (Кузнецов, 1948; Шовен, 1953; Проссер, 1977; Тыщенко, 1976; Шилов, 1985). Недостаточное поступление с кормом этих катионов может привести к чрезмерному напряжению буферных систем организма гусениц и сдвигу активной реакции кишечника и тканей в кислую сторону, т.е. в сторону аци-

доза. Состояние кислотно-основного равновесия в организме гусениц дубового шелкопряда определяется не только количественным содержанием катионов Ca^{++} и K^+ , но и соотношением этих компонентов (Арсеньев, Бромлей, 1957; Галушко, 1965). Лист, в котором соотношение ионов Ca^{++} и K^+ близко к единице, обладает высокой кормовой ценностью для дубового шелкопряда. Отклонение этого отношения от единицы ухудшает кормовые качества листа, так как в этом случае кислотно-основное равновесие сдвигается в сторону поacidления (Галушко, 1965).

Фактором, влияющим на возникновение ацидоза у гусениц, является также повышенное содержание фосфорных соединений в корме. Так, по данным Д.С. Смита (Smith, 1960), высокое содержание фосфора в листьях пшеницы задерживало развитие и снижало плодовитость *Melanoplus bilituratus*. В.Ф. Самерсов и С.Л. Горвая (1976) установили, что питание гусениц капустной совки кормом, обогащенным фосфатами, приводит к увеличению продолжительности их развития, повышению смертности и снижению активности пищеварительных ферментов. При помощи меченого фосфора (P^{32}) установлено, что фосфор накапливается в эпителии средней кишки, в мальпигиевых сосудах, в месте их впадения в прямую кишку (Галушко, 1965).

В опытах А.Б. Арсеньева и Н.В. Бромлей (1951) при скармливании гусеницам дубового и тутового шелкопрядов листьев шелковицы и дуба, богатых фосфором, также наблюдалось накопление в кишечнике фосфорных соединений, которые подкисляют кишечное содержимое и тем способствуют возникновению ацидоза. Важное значение имеет не только количественное содержание фосфора, но и соотношение фосфора и калия. Чем больше значение этого соотношения в пользу калия, т.е. чем больше преобладание основного элемента над кислотным, тем выше питательность корма, так как не нарушается щелочность среды кишечника шелкопряда (Арсеньев, Бромлей, 1957).

Таким образом, физиологическая роль K , Ca , Mg и P в процессах пищеварения значительна и работа кишечника гусениц во многом зависит от поступления данных элементов с пищей. Общая тенденция динамики минеральных веществ по мере старения листа выражается в повышении содержания минеральных элементов, кроме фосфора, количество которого понижается (Васильева, 1958).

Относительно количественных изменений содержания минеральных компонентов корма гусениц дубового шелкопряда известно, что в листьях дуба количество фосфора уменьшается, а кальция и магния возрастает от весны к осени (Арсеньев, 1945).

Накопление калия в процессе вегетации листа А.Б. Арсеньев не обнаружил. Исследованием содержания минеральных веществ в листьях березы бородавчатой в Западной Сибири занимался А.С. Конилов (1959). Согласно его данным, концентрация Са, Mg, P в листьях березы изменялась аналогично наблюдениям А.Б. Арсеньева (1945), количество калия уменьшалось в течение вегетации. В Беларуси изучением элементов минерального питания дубового шелкопряда занималась С.И. Денисова (1989). Содержание минеральных веществ в листьях ивы корзиночной в течение вегетации не определялось никем.

Из вышесказанного следует, что значение минеральных компонентов корма для нормальной деятельности кишечника несомненно и изменение химического состава растения по этим параметрам или переход насекомого на новое кормовое растение будет сопровождаться сдвигом ферментативной деятельности кишечника, а, следовательно, отражаться на росте и развитии насекомого. Ход процессов пищеварения находится в прямой зависимости от активности ферментов. Ферменты активны при определенных значениях рН кишечного сока, называемых оптимальными (Уголев и др., 1974). Оптимумы рН для гидролитических ферментов насекомых формировались, в первую очередь, под воздействием кислотности растительных соков. Это привело к возникновению соответствия оптимального для кишечных ферментов значения концентрации водородных ионов с рН листа кормовых растений (Ижевский, 1974). Но кислотность растительных соков находится в зависимости от физиологического возраста листа, влияют на нее и внешние факторы. Противоречие между изменчивостью рН корма и устойчивыми оптимальными значениями рН кишечника разрешается приобретением кишечной средой в процессе эволюции свойств буферности (Ижевский, 1974). Однако буферность кишечной среды даже у полифагов может поддерживать гомеостатическое состояние только при незначительных колебаниях рН корма. Резкие отклонения этого показателя от оптимума не позволяют насекомым эффективно утилизировать пищу (Ижевский, 1974; Харборн, 1985; Chinnery, 1971).

Таким образом, ферментативная активность содержимого средней кишки определяется оптимальными значениями кислотности кишечного сока, которая, в свою очередь, в известных пределах зависит от кислотности растительных соков кормового растения. Кишечный сок гусениц дубового шелкопряда имеет щелочную реакцию – рН равно 10,5 (Гальцова, 1945; Смолин, 1953; Арсеньев, Бромлей, 1957).

Ряд исследователей (Уголев и др., 1974; Матросова, Соловьев, 1974) установили, что повышенная щелочность сока в средней кишке насекомых благоприятствует углеводному пищеварению, пониженная – белковому. В соответствии с этим насекомых-фитофагов по типу питания делят на две группы: фитофаги с углеводным и белковым типами питания (Эдельман, 1954).

Дубовый шелкопряд относится к насекомым с углеводным типом питания, так как у него низкая кислотность среды кишечного сока. Насекомые этой группы для нормального развития нуждаются в больших количествах углеводов и низкокислотной пище, при этом количественное содержание углеводов в пище должно превышать содержание азотистых веществ (Эдельман, 1954). В исследованиях по усвоению разных компонентов корма С.С. Ижевским (1974) показано, что для фитофагов с углеводным типом питания характерно совпадение рН кишечной среды с оптимальными значениями рН для карбогидраз при одновременном несовпадении с оптимальными значениями рН для пептидаз. Вот почему углеводы листа расщепляются и усваиваются этой группой насекомых значительно полнее, чем белки. Высокая щелочность кишечной среды или ее низкая кислотность у дубового шелкопряда в значительной мере обусловлена поступлением катионов Ca^{++} и K^+ с пищей, а также, наряду с другими факторами, определяется кислотностью пищи. Поэтому переход дубового шелкопряда на новый корм с другим содержанием и соотношением минеральных компонентов и другой кислотностью листа будет сопровождаться сдвигами рН среды кишечника, а следовательно, изменением ферментативной активности, т.е. потребует перестройки работы пищеварительной системы, чтобы в новых условиях обеспечивать себя необходимыми элементами питания.

Кислотность пищи влияет не только на рН среды пищеварительной системы гусениц, но и на рН гемолимфы (Кузнецов, 1948; Шовен, 1953; Тыщенко, 1976). Гемолимфа насекомых имеет обычно кислую реакцию (Тыщенко, 1976), рН гемолимфы у одних групп чешуекрылых понижается, у других повышается к моменту окукливания (Шовен, 1953; Тыщенко, 1976).

Вопрос о содержании, локализации и значении микроэлементов в организме насекомых находится на начальной стадии изучения. Известно, что они входят в состав коферментов, ферментов, гормонов и витаминов. Но специфика их участия в обмене веществ у насекомых еще не выяснена. Так, имеются данные о накоплении тяжелых металлов у коллембол (Vijver et al., 2001), о влиянии выбросов металлургических предприятий на процессы роста и развития фитофагов (Еремеева, 1992).

Изучено значение цинка и марганца при формировании челюстного аппарата и яйцекладов у перепончатокрылых (Quicke et al., 1998).

Установлена локализация железа, цинка, ртути, меди и кадмия в лизосомах. При потреблении избыточного количества металлов из загрязненной окружающей среды некоторые насекомые (тараканы, муравьи и др.) выживают благодаря тому, что металлы попадают в сферокристаллы, а цитоплазма клеток остается без изменений. Такие сферокристаллы образуются, в первую очередь, в пищеварительном тракте, во вторую – в мальпигиевых сосудах, в третьих – в жировом теле и покровах. Эти запасы включают катионы кадмия, магния, калия, марганца, железа, цинка и меди (Ballan-Dufrançais, 2002). У почвенных членистоногих, мокриц, кивсяков и коллембол также обнаружены гранулы с металлами в пищеварительном тракте (Köhler, 2002).

Каждый микроэлемент отличается специфичностью действия в организме растения и в организме животного. Так, железо требуется растению в большем количестве, чем другие микроэлементы. Геминная форма железа входит в состав цитохромов, каталазы, пероксидазы; негеминная – в состав ферредоксина, нитратредуктазы, т.е. тех соединений, без которых невозможны фотосинтез, дыхание, биосинтез хлорофилла, восстановление нитритов. У животных 90,0% железа соединено с белками, наиболее важным из которых является гемоглобин. Железо является компонентом многих ферментов, в том числе цитохромов и некоторых флавопротеинов (Чернавина, 1970; Мак-Дональд, 1970).

Установлена роль ионов железа в организме насекомых. Они необходимы для процесса катализа в окислительном метаболизме и для ликвидации деструктивных окислительных реакций. У насекомых выявлены две формы белков, осуществляющих перенос ионов железа (трансферрины). Формы контроля за синтезом белков со стороны железа похожи на формы контроля у позвоночных (Nichol et al., 2002).

Влияние различных концентраций железа на онтогенез *Drosophila melanogaster* изучали И.И. Бессчетнов и Е.Ф. Шелухина (1993). Авторы выяснили, что при повышении концентрации железа в питательной среде с 5 мг/% до 10 мг/% смертность потомства возрастала, наблюдалось значительное снижение интенсивности яйцекладки. Физиологическая роль меди обусловлена ее вхождением в состав фермента цитохромоксидазы и других ферментов, регулирующих усвоение железа, процессы роста и размножения растений и животных, тканевое дыхание и кроветворение (Чернавина, 1970; Вадковская, Лукашев, 1981; Школьник, 1974).

Повышенное содержание меди оказывает токсическое действие на животных и растения (Мак-Дональд, 1970; Шабельская, 1987). Медь имеет тенденцию накопления в тканях насекомых (Gongatskii, Butovsky, 1998; Lebedeva, Minkina, 1998; Butovsky, 1998).

В условиях гипоксии токсическое действие меди усиливалось у личинок поденки *Ephoron virgo* (Van der Geest et al., 2002). Симптомы недостаточности меди в организме животных включают в себя анемию, понос, поражение нервной системы (Мак-Дональд, 1970).

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

Марганец необходим для функционирования яичников и семенников, он способствует оттоку сахаров из листьев, регулирует поступление минеральных веществ в растение (Вадковская, Лукашев, 1981; Леннинджер, 1985; Третьяков, 2002).

Кобальт необходим для синтеза витамина В₁₂. Он участвует в синтезе белков, аминокислот, повышает активность ферментов у растений. У животных участвует в процессах кроветворения (Чернавина, 1970; Школьник, 1974). В отличие от меди, кобальт плохо удерживается тканями животных, но избыток кобальта токсичен для растений и животных (Мак-Дональд, 1970).

Цинк входит в состав ферментов пептидазы и карбоангидразы (Шмидт-Нильсен, 1982). Он активизирует процессы фотосинтеза, дыхания, роста растений через изменение содержания и соотношения фитогормонов (Пузина, 2004).

Цинк хорошо накапливается в покровах тела животных, он найден во всех тканях организма животных. Известны случаи отравления животных цинком, но большинство позвоночных животных обладает высокой устойчивостью к этому элементу (Мак-Дональд, 1970). Сведений о воздействии избытка цинка на процессы жизнедеятельности насекомых не обнаружено. Известно, что избыток цинка также вреден, как и его недостаток для растений и животных, он оказывает влияние на синтез соединений стероидной природы и катализирует процессы роста и размножения, тканевого дыхания у растений и животных (Чернавина, 1970; Школьник, 1974). Цинксодержащие ферменты активизируют восстановительные процессы и тем самым создают условия для интенсивного биосинтеза белков и нуклеиновых кислот. Важнейшей физиологической

функцией цинка является его участие в ферментном синтезе гормона роста – ауксина (Шабельская, 1987).

При дефиците цинка в растениях уменьшается содержание сахарозы и крахмала, увеличивается количество органических кислот, свободных аминокислот и амидов. При недостатке цинка нарушается фосфорный обмен растений (Третьяков, 2002). В литературе имеются сведения о применении пищевой цепочки фитофаг – кормовое растение в качестве модели для оценки мобильности тяжелых металлов в наземных экосистемах (Gongatskii, Butovsky, 1998; Butovsky, 1998).

Такие элементы, как Cu, Zn, Pb относятся к глобальным загрязнителям биосферы и изучение их содержания в кормовых растениях, а также закономерностей перемещения по трофическим цепям представляет большой научный интерес. В гумусовом горизонте практически всех видов почв Беларуси обнаружено присутствие меди, цинка, свинца, никеля, кобальта, хрома (Лукашев, Окунь, 1991).

В.Б. Кадацкий и соавт. (2001) установили, что такие глобальные элементы-загрязнители, как медь, цинк и свинец занимают ведущее место по содержанию в почвах Беларуси.

П.М. Рафес (1989) на примере дубовой зеленой листовертки делает вывод о том, что массовые размножения фитофагов возможны при благоприятной для них биохимической характеристике листьев кормового растения и фитофаги при этом способны резко повысить упитанность и плодовитость самок. Энтомофаги и болезни оказываются неспособными уменьшить массу личинок, оголяющих деревья. Потери листвы ослабляют кормовые растения, поступление в опад органических остатков изменяет деятельность сапрофагов и почвообразовательный процесс в целом, нарушается деятельность всего биогеоценоза. Большинство видов фитофагов, дающих вспышки массовых размножений и обладающих, поэтому повышенной вредоносностью, относятся к специализированным видам, даже у полифагов обычно существует четкое предпочтение к определенному виду корма.

Так, например, массовые размножения многоядных лесных насекомых, таких, как непарный шелкопряд, монашенка, золотуха, кольчатый шелкопряд, наблюдаются в условиях определенных насаждений. Непарник не дает вспышек численности в березовых и еловых лесах, но часто дает очаги массового размножения в широколиственных и сосновых лесах (Бенкевич, 1984; Радкевич, Роменко, 1970; Радкевич, 1980). Поэтому пищевая специализация является важным фактором массовых размножений насекомых, и массовые размножения каждого вида могут возникать лишь при условии полноценного питания.

Большинство исследований по динамике численности насекомых проводится на лесных фитофагах, главным образом на потребителях зеленой массы. Потеря зеленой массы является ведущим звеном в снижении продуктивности и даже гибели древостоев (Ильинский, Тропин, 1965; Рубцов, Рубцова, 1984).

Кроме того, лесные экосистемы – природные сообщества организмов, пока относительно мало измененные человеческой деятельностью, способные к саморегуляции и тем самым весьма удобные для исследований естественных факторов и механизмов популяционной динамики фитофагов (Бахвалов, 2006).

Существует несколько концепций динамики численности лесных насекомых: паразитарная теория (Escherich, 1914), климатическая теория (Zederbauer, 1911; Ильинский, 1952; Ханисламов, 1958), трофоклиматическая теория (Ильинский, 1965; Бенкевич, 1984), трофическая теория (Руднев, 1962; Радкевич, 1980), синтетическая теория (Викторов, 1971) и феноменологическая теория (Исаев и соавт., 1984).

По паразитарной теории, решающим фактором, определяющим изменение численности насекомых, являются паразиты. Климатическая – таким фактором считала погодные условия. Д.Ф. Руднев (1962) сформулировал трофическую теорию динамики численности насекомых, согласно которой физиологическое состояние кормовых растений рассматривается как основной регулирующий численность насекомых фактор.

Некоторые исследователи в рамках климатической теории признавали связь изменения численности насекомых с качественными изменениями корма под действием климатических факторов – это трофоклиматическая теория (Ильинский, 1965; Бенкевич, 1984).

Синтетическая и феноменологическая теории динамики численности насекомых объясняют причины изменения размеров популяций насекомых тем, что на популяции воздействуют регулирующие и модифицирующие численность факторы среды. Регулирующие – это в основном энтомофаги, патогены, конкуренция, они зависят от плотности популяции насекомого и вступают в действие последовательно в зависимости от изменения плотности популяции. На каждом из этапов роста численности насекомых выделяются один или несколько решающих регулирующих факторов, подавляющих их численность. Модифицирующие факторы действуют независимо от плотности популяции – это погодные условия, пожары, антропогенное загрязнение среды и т.п. По мнению Г.А. Викторова (1971), трофический фактор может играть роль только в модификации численности, а в регуляции

численности значение трофического фактора невелико. Регулирующая роль трофического фактора определяется в основном количеством кормового ресурса, а физиологическое состояние кормового растения, его питательная ценность и антибиотическое действие практически игнорируются.

Вышеуказанным теориям противопоставляется биоценотическая теория популяционной динамики насекомых (Рафес, 1964, 1980). В ее основе также находится многофакторность динамики, однако ее существенным отличием от названных выше теорий является признание условий питания ведущим фактором этой динамики. В понятие условий питания вкладывается питательная ценность корма, наличие в нем вторичных веществ в зависимости от температуры и влажности воздуха.

Вопрос о роли и значении качества корма для развития насекомых и их популяционной динамики широко обсуждается в настоящее время, его изучением занимаются многие исследователи, однако полученные результаты пока не дают основания считать его близким к решению (Лесняк, 1973; Иерусалимов, 1980; Гирс, 1982; Бахвалов и соавт., 1998; Ботенков и соавт., 2002; Денисова, 2002, 2005; Ермолаев, 2004; Кириченко, Баранчиков, 2004; Романовский и соавт., 2004; Бахвалов и соавт., 2006; Price, 1989).

Дискуссия происходит главным образом вокруг вопроса о возможности признания корма регулирующим фактором динамики численности насекомых, и тогда трофическая теория Д.Ф. Руднева (1962) становится основной, объясняющей причины колебаний численности насекомых и возникновения вспышек их массовых размножений.

С.А. Бахвалов и соавт. (2006), изучая влияние состояния лесонасаждений на популяционную динамику шелкопряда-монашенки, непарного шелкопряда и их пораженность патогенами и паразитоидами, пришел к выводу, что растение – начальное звено трофической цепи. Состояние этого звена в его качественном аспекте определяет физиологическое состояние и жизнеспособность следующего звена трофической цепи – насекомого-фитофага. В свою очередь уровень жизнеспособности насекомого определяет чувствительность фитофага к патогенам и паразитоидам.

Дефолиация растений часто сопровождается снижением жизнеспособности фитофагов и, следовательно, повышением их чувствительности к патогенам и паразитоидам, увеличением смертности, падением плодовитости, смещением соотношения полов в сторону самцов. Дефолиация растений приводит к возрастанию в них количества ряда вторичных метаболитов, умень-

шающих жизнеспособность фитофагов, и в результате плотность популяции насекомых снижается. Исходя из этого, автор утверждает, что качество корма является одним из регулирующих факторов популяционной динамики насекомых, поскольку по принципу отрицательной обратной связи влияет на их плотность.

К аналогичному выводу приходит М.Г. Романовский и соавт. (2004) при изучении функционирования экосистем Теллермановского леса. Изучение роста и развития непарного и дубового шелкопряда на срезанных ветках кормовых растений как модели ослабленного растения показало, что ухудшение трофических свойств листа (уменьшение содержания растворимых сахаров, свободных аминокислот, воды, ионов кальция, калия, фосфора) к третьим суткам хранения срезанных ветвей приводит к падению плодовитости и жизнеспособности шелкопряда, причем олигофаг – дубовый шелкопряд более чувствителен к изменению качества корма. В результате численность фитофагов резко падала, коррелируя с падением его питательной ценности при увеличении срока хранения срезанных ветвей (Денисова, 2002, 2005).

Ряд ученых также считают, что полифаги более устойчивы к ухудшению питательности кормовых растений, они обладают более совершенными детоксикационными системами и более широким спектром пищеварительных ферментов, чем олиго- и монофаги, и поэтому способны давать обширные и более длительные вспышки массовых размножений (Колтунов, 1993; Баранчиков, 1987; Рубцов, Рубцова, 1984).

Но и монофаги, такие, как зеленая дубовая листовертка (Прокопенко, 1975), черемуховая горностаевая моль (Максимов, 1998), и олигофаги, например, ивовая волнянка, сосновый пильщик (Максимов, 1998) также образуют обширные очаги массовых размножений. Поэтому вопрос о влиянии трофической специализации на динамику численности насекомых-фитофагов требует дальнейшего исследования путем накопления экспериментальных данных о причинах формирования очагов массовых размножений насекомых-вредителей.

Таким образом, механизм вспышек массовых размножений как олигофагов, так и полифагов очень сложен, он возник в процессе коэволюции насекомых-фитофагов и кормовых растений, и в основе его лежит изменение химизма кормовых растений. Адаптация к изменению химизма кормового растения у фитофагов заключается в увеличении физиологической эффективности питания при трофической специализации (Шмальгаузен, 1968; Пианка, 1981; Новожилов, 2002; Басов и соавт., 2000). Иначе переход от полифагии к монофагии сопровождается улучшением

усвоения определенного круга кормовых растений, но как это влияет на возникновение вспышек массовых размножений, как трофическая специализация фитофагов влияет на трансформацию энергии кормовых растений и перевод ее на следующий трофический уровень. Ответы на эти вопросы будут найдены только путем дальнейшего изучения условий возникновения трофических адаптаций насекомых-фитофагов.

Одной из самых главных нерешенных проблем трофической теории является отсутствие в ней реалистической модели природного механизма, осуществляющего связь между атмосферными процессами и трофическими свойствами кормовых растений (Рафес, 1980).

Согласно мнению многих исследователей (Кузнецов, 1953; Андрианова, 1970; Самохвалова, 1980; Рафес, 1980; Рожков, 1981; Кондаков, 1987 и др.), модифицирующие факторы, такие, как температура, влажность, свет, а также пищевой фактор являются ведущими для насекомых-фитофагов, к которым относится почти 60% всех насекомых.

Выявлению механизма трансформации энергии атмосферных процессов в физиологическое состояние деревьев в очагах массовых размножений насекомых-фитофагов посвятили свои труды многие исследователи (Ильинский, 1952, 1959; Конилов, 1952; Кондаков, 1974; Воронцов, 1978; Бенкевич, 1984; Исаев, Хлебопрос, Недорезов, 1984; Исаев, Овчинникова, Пальникова, Суховольская, Тарасова, 1999; Гирс, 1982; Рожков, 1981; Рафес, 1980; Галкин, 1996; Максимов, Новоженев, 1998; Schedl, 1963; Miyashita, 1963; Martinek, 1968; Keena, Shields, 1998).

В процессе изучения данного вопроса еще в начале XX века была установлена тесная взаимосвязь вспышек массового размножения сибирского и непарного шелкопрядов с засухами (Петерсен, 1909).

Раскрывая взаимосвязь вспышек массового размножения хвое- и листогрызущих насекомых с засухами, А.И. Ильинский (1961) подчеркивал, что реализация вспышек зависит не только от погодных условий, но и от комплекса условий среды, которыми характеризуются отдельные конкретные насаждения.

Процессы модификации численности насекомых протекают на биоценоотическом уровне. Эффект влияния модифицирующих факторов сложным образом преломляется системой трофических, топических и форических связей в пределах биоценоотического комплекса, включающего насекомых-фитофагов и их кормовые растения. Сопряженность вспышек массового размножения насекомых с засухами подтверждается, с одной стороны, статистиче-

ски (Кондаков, 1963; Бенкевич, 1984; Ханисламов, Гирфанова, Яфаева, 1958; Гниненко, 1983; Колтунов, 1993), с другой стороны, не всегда реализуется во времени и пространстве, что можно было бы ожидать, следуя логике концепции ослабления защитных свойств деревьев.

В процессе исследования этого вопроса установлены несколько типов засух: весенне-летняя (Ильинский, 1952; Ильинский, Тропин, 1965; Распопов, Рафес, 1978), зимняя (Кондаков, 1974; Бенкевич, 1984; Максимов, 1998); зимне-весенняя (Бенкевич, 1984; Баранчиков, 1987; Распопов, 1961; Рожков, 1965; Якушкин, 1993; Максимов, 1997); летне-осенняя (Щербиновский, 1952; Щербиновский, 1964; Вальтер, 1982; Бенкевич, 1984).

Многие авторы связывают возникновение вспышек массового размножения листогрызущих чешуекрылых с майско-июльской засухой (Ильинский, 1952; Ильинский, Тропин, 1965; Распопов, Рафес, 1978).

Другие отмечают корреляцию массовых появлений непарного шелкопряда, сибирского шелкопряда, шелкопряда-монашенки и других насекомых с жесткостью зимы. Действие холодной и ясной зимней погоды одни объясняют усилением ультрафиолетового излучения, ослабляющего кормовые растения и стимулирующего филофага (Бенкевич, 1984), или гибелью паразитоидов (Ханисламов, Гирфанова, Яфаева, 1958). Другие объясняют действие погоды антициклонального типа возникновением зимней засухи, которая приводит к обезвоживанию древесных растений в конце зимы (Вальтер, 1982; Максимов, 1998).

По данным В.И. Бенкевича (1984), расчет специальных коэффициентов всех видов засух, отражающих циркуляционные преобразования атмосферы, показал, что при низких значениях гидротермического коэффициента мая–июня ($H_{m+m} < 0,09$) массовые появления непарного шелкопряда реализуются исключительно через три года, однако весенне-летние засухи наблюдаются значительно чаще, чем массовые появления вредителя. Следовательно, летне-весенний вид засухи далеко не всегда приводит к реализации вспышки.

Зимние засухи, характеризующиеся высокой жесткостью, когда она далеко выходит за пределы нормы ($K > 6$), также далеко не всегда реализуются в эруптивные фазы вспышек вредителя. Корреляция связи реализации вспышек с рассматриваемой метеорологической ситуацией не очень высока. Намного выше сопряженность вспышек с такими засухами, которые действуют в сочетании с двумя жесткими зимами. Первая из этих зим действует за год до засухи или непосредственно перед ней; вторая со-

ответственно предшествует засухе или действует непосредственно за ней (Бенкевич, 1984).

Приведенная метеорологическая ситуация также встречается чаще, чем массовые появления вредителей, но связь ее с реализацией вспышки достаточно высока. Таким образом, особое сочетание засух может быть предшественницей вспышки, но сто-процентной реализации вспышки не происходит.

Дальнейшее изучение особенностей подобных ситуаций, предшествующих вспышкам, углубило наше понимание сложности механизма массовых размножений насекомых-вредителей. Так, оказалось, что кроме особого сочетания весенней и зимней засух, важное значение имеет скорость перехода от зимней к весенней засухе (Максимов, 1998, 1999). Чем резче весенний переход от низких температур к высоким, тем сильнее водный стресс, который испытывают растения после жесткой зимы. Ответной реакцией древесных растений на возникающие неблагоприятные условия существования, вызванные вышеуказанным комплексом метеоусловий, является, по мнению многих исследователей, резкое повышение количества низкомолекулярных соединений (растворимых углеводов и свободных аминокислот) в листьях растений, что, по-видимому, предотвращает обезвоживание, но приводит к увеличению пригодности корма для насекомых (Амирханова, 1962; Руднев, 1962; Радкевич, 1980; Ларссон, Теноу, 1983; Денисова, Роменко, 1988).

Кроме этого, предполагают, что растение уменьшает количество ресурсов, направленных на защиту от вредителей, и увеличивает количество энергии, необходимой для поддержания роста корней в условиях дефицита влаги. Для растения защита от засухи жизненно более важна, чем устойчивость к нападениям насекомых, что дает дополнительные преимущества последним в реализации вспышки размножения (Руднев, 1962; Ларссон, Теноу, 1983; Barbosa, 1987).

В литературе имеется ряд данных (Гримальский, 1959; Баранчиков, 1980, 1987; Berenbaum, Isman, 1989; Weitraub, Lawton, Scoble, 1995; Zeleny, Havelka, Slama, 1997), свидетельствующих об уменьшении концентрации вторичных химических соединений, играющих роль токсикантов по отношению к растительноядным насекомым, что снижает устойчивость растения к воздействию фитофага.

Учитывая высокую чувствительность филлофагов к растительным токсикантам, связанным с высокой эффективностью усвоения пищи, и развитие у них совершенных ферментативных систем, обеспечивающих детоксикацию пищи (Арчаков, 1975;

Баранчиков, 1980; Berenbaum, Isman, 1989; Ali, 1983), следует предположить, что падение скорости синтеза вторичных метаболитов ослабляет иммунитет растений по отношению к насекомым-фитофагам.

Интересную точку зрения по данной проблеме высказывает В.И. Гримальский (1999). Он указывает на два направления в эволюции устойчивости деревьев к дефолиаторам: резистентности у сосны и выносливости у дуба. Можно предположить, что дуб как вид формировался в условиях, благоприятных для возникновения обильной фауны филлофагов. На протяжении большей части лет растения способны подавлять дефолиаторов до уровня, при котором они потребляют меньшую часть ассимиляционного аппарата. При этом эволюция идет в направлении экономии ресурсов за счет сокращения продуцирования защитных продуктов и развития способности компенсировать потерю листьев, т.е. выносливости.

В развитие данной точки зрения можно предположить, что одним из факторов эволюции лиственных пород в направлении экономии ресурсов за счет сокращения синтеза вторичных метаболитов являются циклические засухи, приводящие к длительным водным стрессам. Такие стрессы испытывают как хвойные, так и лиственные породы деревьев, падение концентрации защитных веществ в стрессовых ситуациях происходит как у тех, так и у других, но у лиственных пород изначально более низкий уровень содержания защитных веществ при более экономичном использовании ресурсов обеспечивает устойчивость к неблагоприятному воздействию факторов внешней среды.

Следовательно, лиственные породы более устойчивы, чем хвойные, и к водным стрессам, и к дефолиации со стороны насекомых-фитофагов.

Однако, эта устойчивость при сочетании комплекса неблагоприятных факторов, среди которых модифицирующие играют важную роль, приближается к нижней границе предела выносливости, и растение переходит в особое «очаговое состояние», используя которое наиболее конкурентоспособные насекомые-фитофаги начинают усиленно размножаться.

В их популяциях происходит резкое изменение соотношения процессов смертности и рождаемости. Выживаемость филлофагов определяется равновесием между двумя эволюционными процессами: ростом энтомоустойчивости дерева и развитием способности насекомого преодолевать защитные механизмы растения. Точка равновесия соответствует 10–12% выживаемости филлофага (Исаев, Хлебопрос, 1974; Рафес, 1980).

Множественно наблюдаемый и зафиксированный рост численности популяций насекомых-вредителей древесных пород происходит, в первую очередь, за счет увеличения выживаемости вредителя на гусеничной стадии развития, которая непосредственно контактирует с химизмом листа кормовых растений. Следовательно, изменение химического состава листа растения, находящегося в очаговом состоянии, является главной причиной снижения смертности в популяциях насекомых-фитофагов.

Таким образом, анализ литературных данных по исследуемому вопросу показал, что к настоящему времени сложился определенный взгляд на механизм реализации вспышки массового размножения в рамках трофической теории, а именно: циклически повторяющиеся засушливые зимне-весенние периоды создают неблагоприятный гидротермический режим для роста корней древесных пород. Растения начинают испытывать дефицит влаги в момент ускоренного вегетативного роста, и для предотвращения обезвоживания в листьях начинается усиленный синтез первичных метаболитов, растворимых сахаров и свободных аминокислот, а синтез вторичных метаболитов снижается до такого уровня, что способность растения подавлять насекомых-дефолиаторов теряется, и начинается быстрый рост размеров популяций филлофагов.

В данной концепции не учтены многие факторы, оказывающие влияние на условия произрастания растений, на состояние их иммунитета, на химическую взаимосвязь и взаимозависимость насекомых-фитофагов и их кормовых растений, которые эволюционируют совместно и могут обладать специфической ответной реакцией на стрессовые ситуации. В то же самое время следует отметить, что выявлен определенный комплекс внешних факторов, инициирующих вспышки массового размножения грызущих филлофагов, он может дополняться, расширяться, уточняться, но это шаг вперед в развитии трофической теории динамики численности хвое-листогрызущих вредителей. Выявленные закономерности воздействия данного комплекса факторов на систему «фитофаг–кормовое растение» приводят к пониманию процессов коэволюции насекомых и кормовых растений: насекомые стремятся обеспечить себе максимальную выживаемость, используя циклические колебания физиологического состояния кормовых растений, которые индуцированы циклическостью атмосферных процессов в виде различных по временно-пространственным характеристикам засух.

Следовательно, анализ метеорологических условий на конкретной территории в течение нескольких лет подряд для выяв-

ления определенной последовательности воздействия различных по мощности циркуляционно-обусловленных гидротерморезимов, постоянный надзор за физиологическим состоянием вредителя и его кормового растения дает неоценимый научный материал для последующих обобщений в решении проблем трофической теории динамики численности хвое-листогрызущих вредителей.

2.2. Влияние содержания первичных и вторичных метаболитов физиологически ослабленных растений на развитие дендрофильных чешуекрылых

По данным многих исследователей, выбор кормового растения во многом определяется химизмом последнего, и малейшие изменения химического состояния растения оказывают сильное влияние на питание, рост и развитие насекомых-фитофагов (Радкевич, Роменко, Денисова, 1981; Денисова, 1984). Изучение влияния качества пищи на развитие листогрызущих чешуекрылых позволяет глубже вскрыть общие закономерности развития вредителей и реакции организма на измененный режим питания (Тыщенко, 1976; Радкевич, 1971, 1984; Викторов, 1971; Денисова, 1996; Денисова, Роменко, 2000).

Анализ литературных данных и собственные исследования, указывающие на улучшение физиологического состояния насекомых при снижении защитных реакций кормовых растений, подсказал способ искусственного физиологического ослабления кормового растения путем выдержки его срезанных ветвей в условиях темноты и 90–100% влажности в течение трех суток (Радкевич, Роменко, Денисова, Соболев, 1983). Применение данного способа приготовления корма при экспериментальных выкармках для гусениц китайского дубового шелкопряда, лунки серебристой, непарного шелкопряда показал универсальность биохимических изменений, происходящих в листьях растений, независимо от их видовой принадлежности, а также сходство морфофизиологических адаптаций насекомых к изменению химизма корма.

Так, согласно данным, суммированным в табл. 2, в вариантах опыта 24 и 48 часов выдержки срезанных ветвей дуба черешчатого, березы бородавчатой и яблони наблюдается достоверное увеличение количества растворимых углеводов и свободных аминокислот, устанавливается наиболее оптимальное для развития насекомых углеводно-белковое соотношение (табл. 3).

Таблица 2 – Биохимическая характеристика листа кормовых растений различного срока выдержки

Варианты	Содержание, % к сухой массе															
	Вода		Сухое вещество		Растворимые углеводы		Общий азот		Белковый азот		Зола		Жиры		Свободные аминокислоты	
	M±m	t	M±m	t	M±m	t	M±m	t	M±m	t	M±m	t	M±m	t	M±m	t
Береза																
Контроль (св. лист)	62,23±1,65	–	37,77±0,64	–	12,14±0,22	–	2,71±0,02	–	2,42±0,01	–	3,86±0,03	–	9,05±0,08	–	8,43±0,4	–
24 часа	60,03±1,12	1,1	39,97±0,81	2,09	16,18±0,45	8,24	2,72±0,06	0,16	2,39±0,04	0,75	3,92±0,1	0,6	8,47±0,35	1,85	14,52±0,25	8,71
48 часов	58,15±0,35	2,43	41,85±1,08	3,21	13,45±0,36	3,19	2,84±0,08	1,75	2,53±0,11	1,0	3,75±0,07	1,42	6,31±0,01	6,5	13,45±0,36	8,33
72 часа	54,35±1,03	4,06	45,65±1,32	5,32	18,36±0,51	6,87	3,02±0,25	1,24	2,61±0,15	1,26	3,97±0,09	1,22	5,12±0,05	12,6	9,58±0,2	2,72
Дуб черешчатый																
Контроль (св. лист)	61,77±1,2	–	38,23±0,37	–	12,01±0,9	–	2,97±0,01	–	2,47±0,03	–	4,53±0,06	–	4,84±0,01	–	9,54±0,11	–
24 часа	60,45±1,2	0,85	39,55±0,12	2,02	15,75±0,58	7,43	2,78±0,01	1,16	2,5±0,04	1,6	4,75±0,11	1,0	4,61±0,02	1,5	16,39±0,35	5,7
48 часов	55,44±0,32	2,5	44,56±1,2	3,1	13,34±0,25	3,2	2,83±0,02	0,27	2,45±0,01	1,3	5,87±0,12	2,25	3,85±0,02	5,6	17,68±0,41	4,95
72 часа	50,14±1,3	3,91	49,86±1,35	4,92	12,57±0,35	1,3	3,01±0,01	0,51	2,43±0,02	1,45	6,23±0,1	4,15	3,18±0,01	7,9	10,06±0,27	0,9
Яблоня																
Контроль (св. лист)	75,12±1,4	–	24,88±0,9	–	7,09±0,15	–	2,82±0,04	–	2,67±0,02	–	6,27±0,05	–	3,25±0,01	–	10,97±0,15	–
24 часа	74,48±1,5	0,31	25,52±0,31	1,3	10,11±0,25	6,53	2,79±0,03	0,65	2,7±0,01		6,39±0,01	2,4	2,91±0,03	1,5	15,69±0,13	9,5
48 часов	70,67±1,6	3,25	29,33±0,6	7,4	10,01±0,14	6,19	2,61±0,02	1,01	2,69±0,01		6,55±0,01	2,8	2,63±0,05	3,1	13,88±0,45	7,15
72 часа	63,48±0,9	4,13	36,51±0,8	9,6	15,88±0,12	2,79	3,01±0,06	1,15	2,77±0,05		6,67±0,03	2,95	2,24±0,02	3,25	8,75±0,13	5,65

Таблица 3 – Углеводно-белковое соотношение в листьях кормовых растений разных сроков выдержки

Растения	Углеводно-белковое соотношение по срокам выдержки листьев			
	Свежий лист	24 часа	48 часов	72 часа
Дуб	0,9 : 1	1,07 : 1	0,92 : 1	0,84 : 1
Береза	0,8 : 1	1,08 : 1	0,85 : 1	0,51 : 1
Яблоня	0,8 : 1	1,02 : 1	0,9 : 1	0,7 : 1

Сходные результаты по нарастанию количества растворимых углеводов при хранении срезанных ветвей бука получены А.М. Галушко (1965). К аналогичным выводам приходят и другие исследователи (Викторов, 1971; Амирханова, 1962). В частности, С.Н. Амирханова (1962) при анализе листа дуба как кормового растения непарного шелкопряда приходит к выводу, что в листьях ослабленных растений (искусственно травмированных подрубанием корней и окольцовыванием коры) сырой протеин и растворимые сахара находятся в большем количестве, чем у здоровых деревьев. Объясняется это замедлением оттока из листьев ослабленных деревьев продуктов синтеза и усилением гидролитических процессов, что характерно и для больных растений (Якушкина, 1993).

При 72 часах выдержки происходит резкое уменьшение количества свободных аминокислот, растворимых углеводов и воды (табл. 2). Наблюдается также закономерное уменьшение количества жира по мере выдерживания листа и некоторое возрастание зольных элементов, независимо от вида растения (табл. 2). Эти данные согласуются с данными об изменении содержания жира и золы у ослабленных деревьев из постоянных очагов массового размножения насекомых (Ханисламов, 1965; Радкевич, 1980; Scriber, 1978; Baurenth, 1997).

В последние 20 лет в работах многих ученых было установлено, что увеличение содержания в тканях растений веществ, имеющих токсическое или репеллентное действие может происходить в ответ на питание филлофага. Такой тип реакции растения был убедительно показан на многих растениях (Walker-Simmons, Ryan, 1977; Baldwin, Schultz, 1983; Van Hoven, 1984). В экспериментах по выкармливанию личинок березовых филлофагов было установлено, что в листьях с поврежденных побегов возрастает количество фенолов и питание личинок такими листьями задерживает их рост и приводит к снижению массы и, следовательно, плодовитости насекомых (Hauhioga, 1982). То же самое было продемонстрировано позднее для филлофагов ивы

(Raupp, Denno, 1984), лиственницы (Niemelä, Ogala et. al., 1980) и других древесных растений.

Далее установлено, что искусственная дефолиация деревьев приводит к увеличению содержания танинов и фенолов в листьях на длительный период (Плешанов, 1981; Хаукиоя, 1980; Naukioga, HakaJa, 1975; Tuomi et. al., 1984). Показано, что при питании гусениц *Operophters autumnate* листьями растений подвергнутых искусственной дефолиации продолжительность их развития увеличивается на 18%, значительно увеличивается смертность, масса куколок снижается при том на 25%, а плодовитость на 70% (Neuvonen, Naukioga, 1984). А за счет эффекта затягивания развития, что означает для гусениц увеличение риска гибели от хищников и паразитов, реальное снижение плодовитости в природе составляет не менее 80% (Naukioga et. al., 1985).

Это и является основной причиной затухания вспышки массового размножения филофага, или, по крайней мере, одной из основных, так как в природе трудно разграничить действие измененного качества корма и изменение внутренних свойств самой популяции (Myers, Williams, 1984; Naukioga, Suomelä, Neuvonen, 1985). Во всяком случае, хищники, паразиты и болезни не являются самостоятельной причиной снижения численности фитофагов (Naukioga, HakaJa, 1975; Недорезов, 2007; Бахвалов и соавт., 2002, 2006; Мартемьянов, Бахвалов, 2007).

С.А. Бахвалов и соавт. (2006) установил, что при повышении содержания в листьях флавоноидов, жирных кислот и спиртов в очаге массового размножения непарного шелкопряда падала жизнеспособность насекомых, что приводило к разрежению популяции шелкопряда и деградации очагов его массового размножения. Причем при искусственной дефолиации авторы получили такие же изменения химизма листа на следующий год после дефолиации. На основании выявленных изменений в листьях деревьев из очага непарного шелкопряда С.А. Бахвалов с соавторами (2006) делает вывод, что реакция замедленной индуцированной резистентности у деревьев, возможно, имеет решающее значение в химической защите растений от насекомых-фитофагов. Этот вывод согласуется с данными других исследователей (Kaitaniemi et. al., 1998; Parry et. al., 2003). Следовательно, можно полагать, что уровень содержания вторичных метаболитов в листьях кормовых растений насекомых-фитофагов способствует повышению их резистентности против насекомых, влияя тем самым на их популяционную динамику. В этой связи можно отметить, что хотя в последнее время внимание многих исследовате-

лей было сосредоточено на изучении роли вторичных метаболитов в защите растений, давно известно, что первичные метаболиты растений (моносахара, белки, вода) имеют первостепенное значение для жизнеспособности насекомых (Naukioga, 2003). Исходя из этого, можно заключить, что баланс первичных и вторичных метаболитов в листе растений можно рассматривать в качестве важного фактора их резистентности против филлофагов, а следовательно, и фактором популяционной динамики или биоценотической регуляции численности филлофагов.

Исходя из вышеизложенного, нами была поставлена задача выявить характер изменений содержания вторичных метаболитов (фенолов и танинов) при экспериментальном ослаблении кормовых растений дендрофильных чешуекрылых, чтобы установить, как эти изменения в комплексе с изменениями содержания первичных метаболитов влияют на процессы жизнедеятельности насекомых. Содержание фенолов (рис. 1) в листьях дуба, березы, яблони по мере увеличения срока хранения срезанных ветвей неуклонно возрастает и после третьих суток превышает уровень их содержания в контроле (свежий лист) почти в 2 раза. Аналогичная картина наблюдается в изменении содержания танинов (рис. 2) как в листьях дуба, так и в листьях березы и яблони.

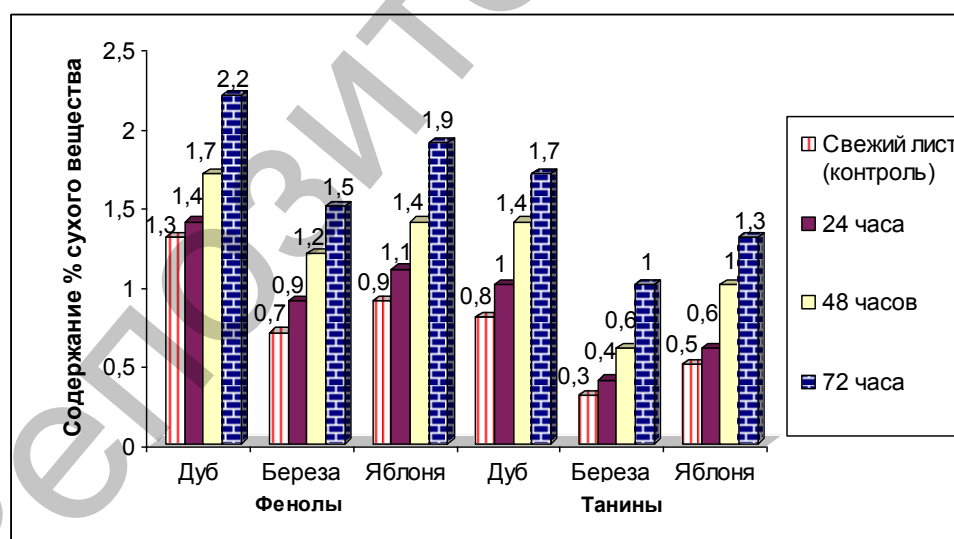


Рисунок 1 – Динамика содержания вторичных метаболитов в листьях срезанных ветвей различных сроков выдержки.

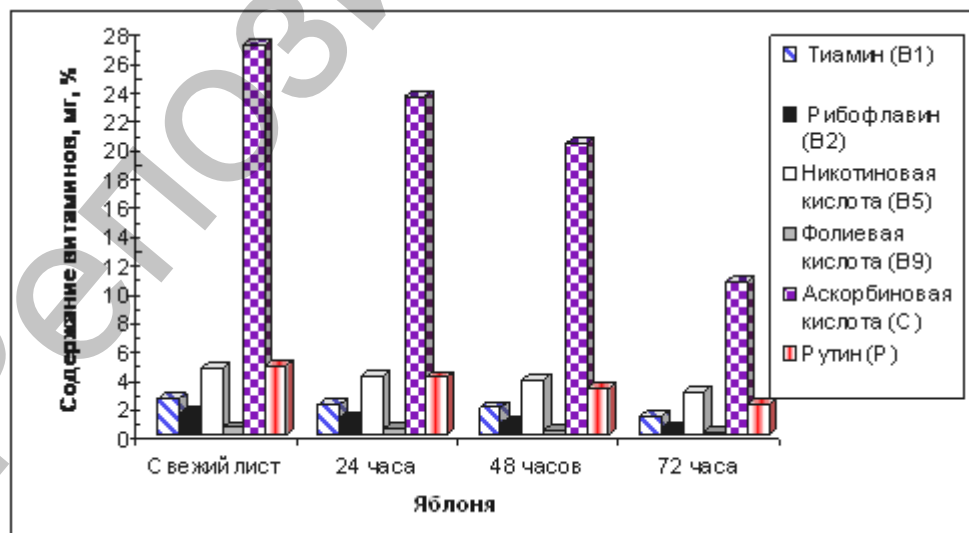
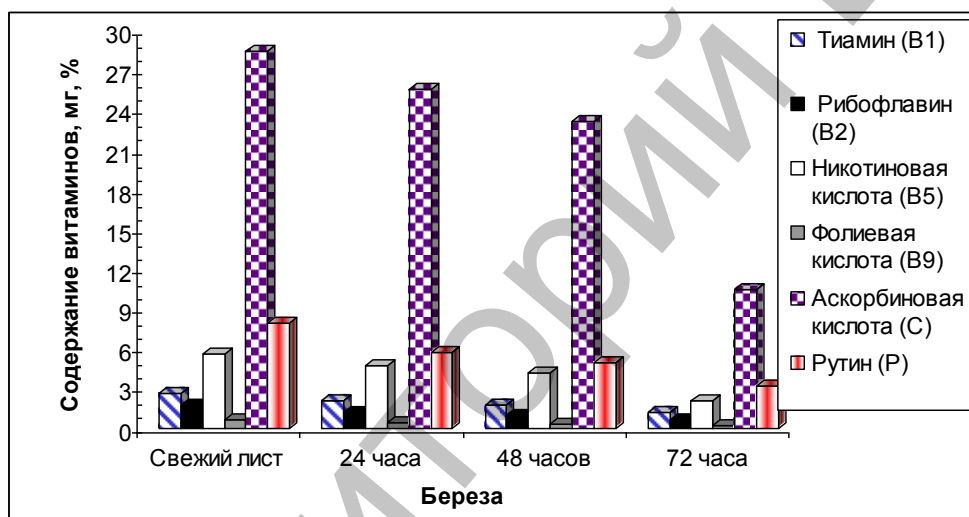
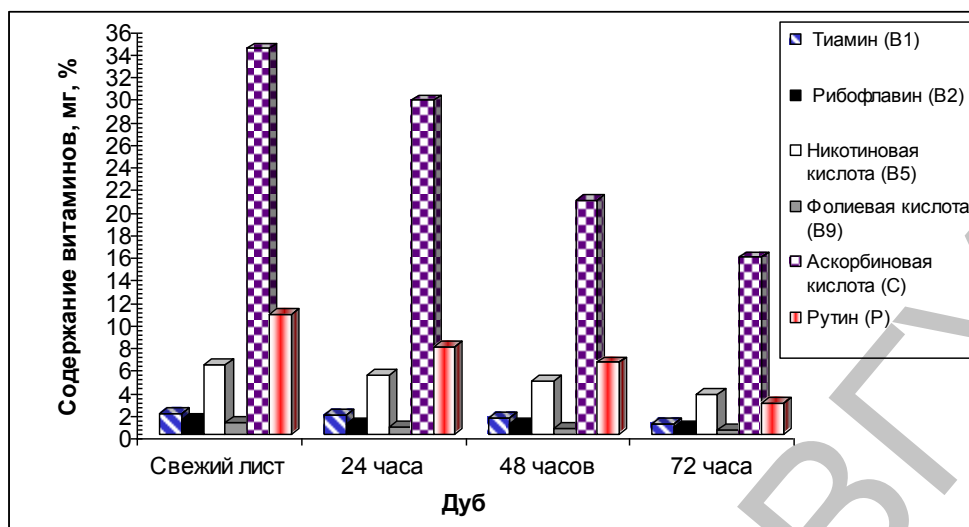


Рисунок 2 – Изменение содержания витаминов в листьях срезанных ветвей различных сроков выдержки.

Как отмечалось выше повреждение листьев насекомыми вызывает изменение их химизма в сторону увеличения содержания вторичных метаболитов, что является индуцированной защитой растения от дальнейших повреждений, а также проникновения в лист патогенных организмов (Schowalter et. al. 1977; Hodkinson, Hundes, 1982).

Существуют две формы такой индуцированной защиты: быстрая и долговременная реакции. Быстрая реакция осуществляется в листе в ответ на его повреждения в течение нескольких дней и даже часов, но и сохраняется она лишь 2–3 недели.

Это сравнительно небольшие сдвиги в химизме листа, вызывающие у филлофагов некоторое увеличение продолжительности развития, снижение плодовитости и жизнеспособности. Это было показано в некоторых экспериментах.

Другая форма индуцированной защиты – долговременная реакция, которая выражается в резком ухудшении кормовых качеств листа на следующий год (или при вторичном развитии листьев в этот же год). Соответственно большому ущербу, который был нанесен фотосинтезирующему аппарату растения, сдвиги в химизме листа в этом случае тоже больше.

При питании такой листвой плодовитость и жизнеспособность филлофагов резко снижаются (Богачева, 1990). И.А. Богачева (1990) на основании анализа данных многих исследователей делает вывод, что увеличение содержания танинов, фенолов и снижение количества азота в листьях кормовых растений после дефолиации является основной причиной снижения численности филлофагов. Ряд ученых (Джеральд, Розенталь, 1986; Шульц и соавт., 2004) установили, что при повреждении растений усиливается синтез танинов и фенольных соединений, играющих роль защитных веществ. Возникает вопрос, являются ли установленные нами изменения содержания вторичных метаболитов активной или пассивной реакцией растения на стресс, вызванный прекращением поступления воды из корней и темнотой? Согласно образному выражению В.А. Радкевича (1980), срезанные ветви – это умирающие растения и защитные реакции в них протекают ускоренно и интенсивно. Это как бы спрессованные воедино и активная, и пассивная защита от повреждения, отражающая ход биохимических процессов у физиологически ослабленного растения.

На это указывают темпы нарастания количества фенолов и танинов (рис. 1). Если в первые сутки хранения срезанных ветвей различие в содержании фенолов и танинов на всех кормовых растениях незначительно по сравнению с контролем, то к третьим суткам это различие становится неоспоримым и свидетельствует

о глубокой перестройке метаболизма физиологически ослабленных растений.

Для более полной характеристики изменения качества листа кормовых растений при их экспериментальном ослаблении мы определили содержание витаминов В₁, В₂, В₅, В₉, С и Р в зависимости от срока выдержки срезанных ветвей. Количество всех исследуемых витаминов снижается при выдержке срезанных ветвей в темноте на протяжении 3 суток. Снижение содержания витаминов на 3 суток в контроле, несомненно, доказывает, что в срезанных ветвях наблюдается падение процессов жизнедеятельности растения, которое сопровождается падением содержания витаминов.

Таким образом, на начальных этапах экспериментального ослабления (24–48 ч выдержки срезанных ветвей) гусеницы получают корм, отличный по химическому составу от того корма, который они получают в конце экспериментального ослабления растений (72 ч выдержки срезанных ветвей). С наиболее оптимальным количеством вторичных метаболитов и первичных метаболитов, достаточным количеством витаминов, что делает его более полноценным, чем корм после 3-суточной выдержки. Лист в конце выдержки характеризуется уменьшением содержания первичных метаболитов (растворимых сахаров и свободных аминокислот), нарушением их оптимального соотношения, значительным падением содержания витаминов, увеличением содержания вторичных метаболитов (фенолов и танинов) у всех растений. Следовательно, на начальном этапе физиологического ослабления растений насекомое-фитофаг получает более полноценный корм, чем на конечном этапе.

Итак, при экспериментальном ослаблении кормовых растений к концу 3-суточной выдержки срезанных ветвей наблюдается уменьшение содержания свободных аминокислот, растворимых углеводов, жиров, витаминов и значительное увеличение количества фенолов и танинов, что, согласно показателям роста и развития дендрофильных чешуекрылых, характеризует такой корм как неблагоприятный для насекомых.

Выявленные закономерности изменения количественных показателей биохимического состава листа кормовых растений филлофагов при их выдержке в указанных условиях темноты и 90–100% влажности могут быть использованы для биохимического тестирования физиологического состояния растений из очагов вспышек массового размножения насекомых-фитофагов.

Таблица 4 – Динамика накопления белка и общих липидов в организме некоторых чешуекрылых при разных сроках выдержки листа кормовых растений

Вид	Показатели, % сухой массы	Стадия развития	Дуб черешчатый				Берёза бородавчатая				Яблоня				
			свежий лист	24 ч	48 ч	72 ч	свежий лист	24 ч	48 ч	72 ч	свежий лист	24 ч	48 ч	72 ч	
Китайский дубовый шелкопряд	белок	гусеница Л ₄	9,1±0,06	11,75±0,3	10,95±0,22	6,24±0,01	10,73±0,12	12,18±0,04	11,93±0,29	6,83±0,11	–	–	–	–	
		Л ₅	12,48±0,26	15,17±0,01	14,5±0,17	7,39±0,27	15,02±0,22	17,25±0,22	17,25±0,01	13,62±0,27	–	–	–	–	
		куколка	13,01±0,13	15,4±0,12	15,14±0,09	6,93±0,05	15,09±0,5	18,45±0,12	14,27±0,31	8,15±0,15	–	–	–	–	
		яйца	6,58±0,85	8,24±0,04	6,97±0,2	3,45±0,07	8,84±0,1	12,15±0,04	9,21±0,1	4,84±0,25	–	–	–	–	
	липиды	гусеница Л ₄	11,34±0,25	12,92±0,06	12,41±0,4	6,53±0,44	13,22±0,04	15,41±0,13	14,29±0,47	8,25±0,13	–	–	–	–	
		Л ₅	12,41±0,43	14,18±0,25	13,21±0,1	6,75±0,02	16,38±0,45	20,34±0,1	18,75±0,45	9,71±0,09	–	–	–	–	
		куколка	21,45±1,05	25,88±0,9	22,47±0,7	13,43±0,05	29,39±0,25	32,10±0,21	30,13±0,31	16,38±0,41	–	–	–	–	
		яйца	30,71±0,24	36,21±1,35	29,51±0,5	20,35±0,91	35,18±1,07	38,36±0,9	36,26±0,52	22,47±1,07	–	–	–	–	
		гусеница Л ₅	8,05±0,3	12,24±0,03	11,62±0,4	6,36±0,15	–	–	–	–	7,42±0,29	9,64±0,08	9,87±0,48	3,86±0,06	
Непарный шелкопряд	белок	Л ₆	8,56±0,02	11,73±0,4	12,42±0,47	5,92±0,18	–	–	–	–	8,17±0,02	11,54±0,25	10,36±0,4	4,80±0,01	
		куколка	10,5±0,03	14,01±0,17	13,21±0,19	6,59±0,08	–	–	–	–	9,62±0,04	13,24±0,36	11,70±0,25	5,18±0,04	
		яйца	7,92±0,05	13,31±0,15	12,39±0,12	4,15±0,04	–	–	–	–	10,37±0,12	12,55±0,17	10,95±0,08	4,73±0,23	
	липиды	гусеница Л ₅	9,09±0,17	10,78±0,12	9,43±0,11	5,07±0,06	–	–	–	–	7,42±0,16	9,40±0,13	8,47±0,04	5,92±0,1	
		Л ₆	10,25±0,4	12,62±0,12	11,67±0,3	5,54±0,07	–	–	–	–	8,54±0,12	10,36±0,05	10,01±0,11	5,21±0,05	
		куколка	18,68±0,22	23,18±0,63	23,75±0,75	10,15±0,04	–	–	–	–	15,01±0,55	20,06±0,46	17,21±0,25	9,82±0,01	
		яйца	34,38±0,54	37,13±1,15	26,45±0,44	15,14±0,12	–	–	–	–	29,66±0,36	34,17±0,37	28,23±0,35	14,05±0,03	
	Лунка серебристая	белок	гусеница Л ₄	5,29±0,1	8,56±0,06	6,49±0,11	3,21±0,01	7,32±0,01	9,26±0,01	9,39±0,01	4,20±0,01	–	–	–	–
			Л ₅	6,41±0,05	10,22±0,07	7,11±0,07	3,44±0,03	9,51±0,02	12,14±0,03	11,30±0,02	4,61±0,02	–	–	–	–
куколка			9,25±0,09	14,42±0,25	10,25±0,05	4,14±0,01	13,22±0,12	16,6±0,13	12,42±0,12	4,79±0,5	–	–	–	–	
липиды		яйца	3,36±0,02	4,93±0,04	3,86±0,03	2,76±0,01	5,21±0,01	7,80±0,07	8,58±0,04	3,13±0,01	–	–	–	–	
		гусеница Л ₄	9,18±0,15	12,46±0,03	10,19±0,13	5,23±0,02	12,41±0,30	14,79±0,11	11,66±0,1	7,51±0,14	–	–	–	–	
		Л ₅	9,47±0,07	13,47±0,08	8,83±0,02	5,51±0,01	14,28±0,14	20,21±0,5	27,34±0,42	8,49±0,3	–	–	–	–	
		куколка	24,03±0,31	28,35±0,49	25,13±0,81	13,69±0,25	28,71±0,6	30,27±1,01	28,97±0,68	15,18±0,02	–	–	–	–	
		яйца	23,74±0,37	28,39±0,61	24,86±1,10	18,21±0,28	27,42±0,42	32,68±0,76	26,60±0,7	21,15±0,44	–	–	–	–	
		гусеница Л ₅	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	

Таблица 5 – Уровень накопления углеводов в организме некоторых чешуекрылых при разных сроках выдержки листа кормовых растений

Вид	Показатели	Дуб черешчатый				Береза бородавчатая				Яблоня			
		свежий лист	24 ч	48 ч	72 ч	свежий лист	24 ч	48 ч	72 ч	свежий лист	24 ч	48 ч	72 ч
Китайский дубовый шелкопряд	углеводы гемолимфы гусениц V возраста мг/мл	15,13±0,18	19,15±0,35	17,22±0,42	10,19±0,17	19,8±0,36	25,3±0,42	21,0±0,34	12,72±0,07	-	-	-	-
	гликоген в куколках, % сухой массы	5,98±0,3	7,4±0,15	7,30±0,2	4,22±0,05	9,89±0,19	13,06±0,3	11,37±0,2	5,25±0,08	-	-	-	-
Непарный шелкопряд	углеводы гемолимфы гусениц VI возраста мг/мл	17,41±0,38	20,79±0,9	18,64±0,42	11,47±0,3	-	-	-	-	14,74±0,58	18,68±0,38	16,73±0,09	9,28±0,12
	гликоген в куколках, % сухой массы	7,27±0,15	10,01±0,1	8,13±0,15	5,44±0,09	-	-	-	-	4,73±0,01	7,21±0,05	6,18±0,23	3,12±0,03
Лунка серебристая	углеводы гемолимфы гусениц V возраста мг/мл	19,64±0,4	24,2±0,08	20,81±0,71	13,15±0,12	21,11±0,25	27,3±0,9	23,1±1,5	10,64±0,3	-	-	-	-
	гликоген в куколках, % сухой массы	12,69±0,61	14,5±0,21	14,73±0,23	10,62±0,16	15,68±0,25	19,95±0,55	16,23±0,07	7,71±0,25	-	-	-	-

Причем следует отметить, что сходная физиологическая реакция на ослабление растения в результате выдержки, заключающаяся в изменении количественных параметров основных метаболитов, наблюдается не только у наиболее благоприятных для насекомых-фитофагов кормовых растений, например, у дуба, но и у менее благоприятных – березы и яблони.

Изучение динамики накопления белков, углеводов и общих липидов в организме всех насекомых (табл. 4) показало, что содержание белков, жиров и углеводов у насекомых достоверно увеличивается в тех вариантах, где гусеницы питались листом выдержанным в течение 24–48 часов. По мнению многих ученых содержание резервных веществ в организме насекомых зависит от уровня растворимых углеводов и свободных аминокислот в кормовом растении (Руднев, 1969; Самерсов, Горовая, 1976; Thompson, 1979; Scriber, 1978; Денисова, Михневич, 1989; Sinohara, 1977; Jang Juelong, Stamp Nancy, 1995; Stadler Bernhard, 1998).

Так как лунка серебристая и китайский дубовый шелкопряд зимуют на стадии куколки, то уровень содержания белковых соединений в куколке выше, чем в гусеницах и яйцах насекомого. Еще более показательны в этом отношении данные по накоплению гликогена и жира в куколках вышеуказанных насекомых по варианту «свежий лист» (табл. 4, 5). Куколка лунки серебристой зимует в почве, она не защищена коконом, как куколка дубового шелкопряда, поэтому в куколке лунки серебристой уровень накопления резервных веществ – жиров и гликогена – выше, чем у дубового шелкопряда, примерно на 12% по жирам и на 40% по гликогену на дубе, на березе этот показатель еще выше примерно на 10%, так как по содержанию жиров лист березы достоверно превышает лист дуба.

Непарный шелкопряд – полифаг, но в годы, когда вредителя мало, его гусеницы чаще всего питаются листьями дуба, который обеспечивает популяцию кормовыми ресурсами в самые неблагоприятные годы (Бенкевич, 1984; Колтунов, 1997). Согласно данным табл. 4 и 5, при питании гусениц листом дуба в куколках и яйцах непарного шелкопряда содержится белка на 10–15% больше по сравнению с питанием листом яблони, липидов на 12% больше, гликогена на 15% (вариант «свежий лист»). Эти данные согласуются с анализом данных биохимического состава листьев вышеуказанных растений (табл. 2) и отражают зависимость хода обменных процессов в организме насекомых-фитофагов от уровня содержания первичных метаболитов в растениях, особенно углеводов и белков, которые создают биомассу насекомых (Scriber, 1978; Thompson, 1979; Jang Juelong, Stamp Nancy, 1995).

Дальнейшее увеличение времени выдержки срезанного листа свыше 48 часов оказывает отрицательное влияние на уровень содержания белков, липидов и углеводов в организме дубового, непарного шелкопряда и лунки серебристой. Очевидно, установленное нами ухудшение питательных качеств листа кормовых растений в конце экспериментального ослабления (72 часа) заключается в уменьшении содержания первичных метаболитов, витаминов и увеличении количества защитных веществ растений (фенолов, танинов), что привело к падению уровня резервных веществ в организме дендрофильных чешуекрылых. Следовательно, выдержка срезанных ветвей может служить моделью как для выявления биохимических изменений, происходящих при физиологическом ослаблении, по выражению В.А. Радкевича (1980), медленном умирании растений, так и для изучения влияния данных изменений на ход процессов синтеза основных метаболитов в организме насекомых-фитофагов.

Анализ полученных данных позволяет сделать вывод о том, что выдержка срезанных ветвей в течение 24–48 часов как наиболее оптимальных, так и менее предпочитаемых кормовых растений приводит к временному подъему уровня содержания растворимых углеводов и свободных аминокислот, что вызывает усиление биосинтеза резервных веществ в организме насекомых-фитофагов.

Важным показателем состояния популяции многих чешуекрылых, свидетельствующим о благоприятных или неблагоприятных условиях существования, служит продолжительность развития гусениц (Гримальский, 1974; Радкевич, 1980). Проведенные исследования с китайским дубовым и непарным шелкопрядами, а также с лункой серебристой показали, что при питании гусениц на срезанном корме 24–48 часов выдержки продолжительность гусеничной фазы сокращается на 5–6 суток (дубовый и непарный шелкопряд на дубе и березе), на 3–4 суток (лунка серебристая и непарный шелкопряд на березе и яблоне) по сравнению с контролем – вариант «свежий лист» (табл. 6). В варианте кормления гусениц листом, выдержанным 72 часа, их развитие достоверно замедляется.

Параллельно уменьшению продолжительности развития возрастает жизнеспособность гусениц изучаемых видов на 10–15% в вариантах выдержки корма 24–48 часов на всех кормовых растениях без исключения.

В вышеуказанных вариантах кормления повышаются темпы роста насекомых, что является важным показателем состояния организма, а также показателем условий питания гусениц (Руднев, 1962; Амирханова, 1962; Радкевич и др., 1983; Шилов, 1985).

Абсолютная масса гусениц достоверно превышает контрольные показатели в вариантах кормления листом со сроком выдержки 24 и 48 часов. Изучение удельной скорости роста гусениц на примере дубового шелкопряда, как наиболее объективного показателя прироста зоомассы подтверждает выявленную закономерность (рис. 4, 5).

Использование листьев, выдержанных после срезания в течение 24–48 часов, не только сокращает сроки развития, повышает жизнеспособность гусениц и приводит к возрастанию их зоомассы, но и способствует также достоверному повышению плодовитости имаго, жизнеспособности яиц и изменению полового индекса в сторону уменьшения самок (табл. 6).

Особенно четко проявляется изменение соотношения числа самок и самцов у непарного шелкопряда, в природных популяциях которого в первые годы вспышки массового размножения половой индекс не превышает 0,5 и только в годы ее затухания он становится равен 0,6–0,7. При этом самцу приходится спариваться с 6–7 самками, что приводит к снижению жизнеспособности яиц и ослаблению физиологического состояния гусениц, а, следовательно, увеличению их смертности (Бенкевич, 1984). Таким образом, приближение полового индекса к значению 0,5 свидетельствует об оптимальных условиях среды обитания, важнейшим из которых является пищевой фактор.

Полученные значения показателей развития листогрызущих чешуекрылых на срезанных ветвях 24–48-часовой выдержки согласуются с данными об усилении белкового, углеводного и липидного обмена у гусениц и куколок данных вариантов кормления (табл. 6).

Обобщая вышесказанное, следует отметить, что сдвиг обменных процессов в организме дубового, непарного шелкопряда и лунки серебристой в сторону усиления под влиянием специфики химического состава листа кормовых растений, выдержанных в течение 24–48 часов, приводит к увеличению зоомассы всех фаз развития, возрастанию плодовитости имаго, изменению полового индекса в благоприятствующую сторону для наращивания численности популяции.

Увеличение срока выдержки листа до 72 часов приводит к резкому падению уровня углеводов и свободных аминокислот, сильно ухудшает водный баланс листа, баланс белка и углеводов,

уменьшению содержания витаминов и увеличению содержания фенолов и танинов, что оказывает отрицательное влияние на уровень содержания белка, углеводов и липидов в организме гусениц и куколок насекомых-фитофагов и угнетающе действует на процессы роста и развития листогрызущих насекомых.

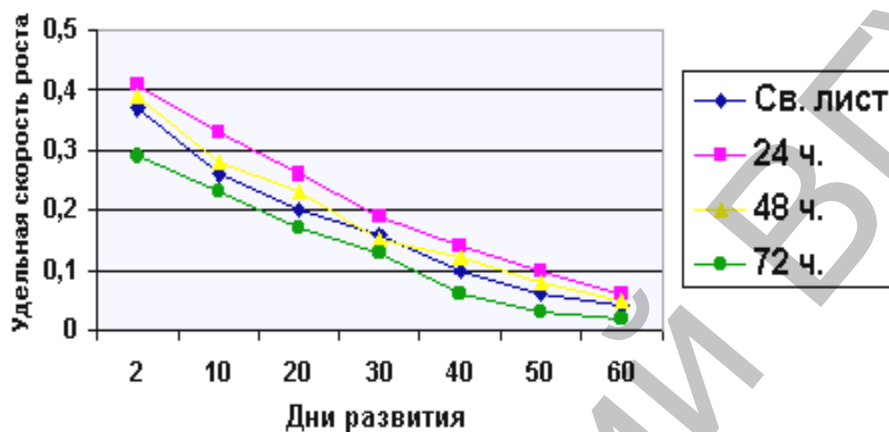


Рисунок 4 – Удельная скорость роста гусениц дубового шелкопряда в зависимости от физиологического состояния дуба черешчатого.

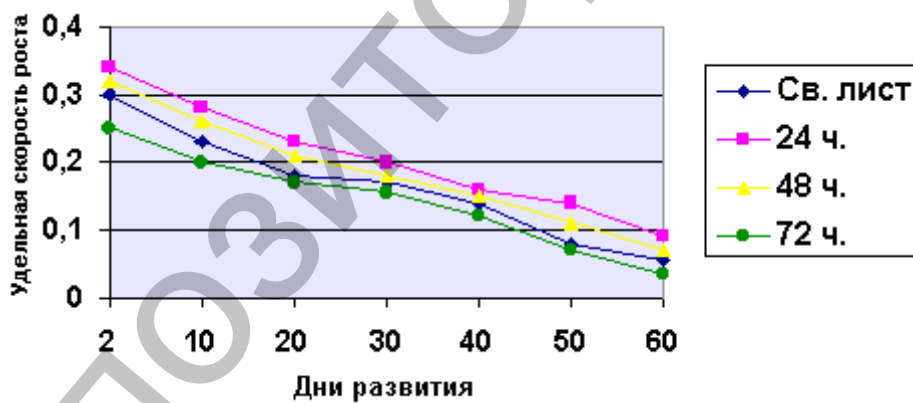


Рисунок 5 – Удельная скорость роста гусениц дубового шелкопряда в зависимости от физиологического состояния березы бородавчатой.

Таблица 6 – Влияние сроков выдержки листа кормовых растений на биологические показатели развития некоторых чешуекрылых

Название растения	Сроки выдержки, сут.	Продолжительность развития гусениц, сут.	Жизнеспособность яиц, %	Жизнеспособность гусениц, %	Масса гусениц перед окукливанием, г	Масса куколки, г	Масса яиц, мг	Потенциальная плодовитость, шт.	Фактическая плодовитость, шт.	Половой индекс
Дубовый шелкопряд										
Берёза	св. лист	60,17±0,85	80,03±1,45	63,18±1,66	14,84±0,21	5,76±0,04	8,5±0,02	203,6±4,05	165,3±2,14	0,55
	24 ч	54,13±0,71	90,37±1,17	78,25±2,48	17,65±0,42	8,05±0,09	8,3±0,01	232,3±4,33	207,83±5,15	0,52
	48 ч	57,11±0,92	90,48±1,63	69,22±0,97	15,61±0,27	6,22±0,12	8,3±0,01	210,35±4,41	178,83±2,21	0,54
	72 ч	68,13±1,43	58,21±1,94	44,37±1,15	10,15±0,34	4,65±0,21	8,4±0,03	167,5±5,61	129,1±3,3	0,6
Дуб	св. лист	57,08±1,05	85,24±1,07	70,31±2,42	11,9±0,27	4,84±0,08	7,5±0,01	184,21±2,38	168,0±3,41	0,48
	24 ч	51,18±1,17	96,1±1,52	85,38±1,54	14,63±0,15	6,54±0,02	7,5±0,02	212,49±1,78	185,24±3,15	0,48
	48 ч	54,24±1,4	90,63±1,15	77,81±1,33	13,21±0,61	6,05±0,18	7,4±0,001	191,35±4,47	173,53±2,79	0,5
	72 ч	62,26±1,04	62,48±0,55	52,25±1,07	9,06±0,09	4,21±0,5	7,5±0,01	143,1±2,02	115,1±1,3	0,55
Непарный шелкопряд										
Дуб	св. лист	52,11±0,41	91,49±1,23	54,9±0,45	1,71±0,001	1,16±0,002	2,5±0,03	418,3±2,11	344,9±7,32	0,5
	24 ч	47,21±0,39	98,53±0,8	64,34±0,65	2,23±0,001	1,57±0,001	2,7±0,001	442,9±1,24	369,3±4,24	0,47
	48 ч	49,75±1,04	93,79±0,6	58,23±1,2	1,93±0,02	1,25±0,04	2,5±0,004	389,8±2,72	322,7±3,67	0,48
	72 ч	59,56±0,82	73,12±0,72	42,24±0,21	0,75±0,06	0,53±0,003	1,5±0,01	350,6±3,24	248,2±2,61	0,58
Яблоня	св. лист	57,35±0,45	92,13±0,51	42,1±0,41	1,28±0,01	0,83±0,001	2,1±0,04	353,42±7,13	283,3±6,3	0,58
	24 ч	53,68±0,72	96,74±0,33	54,62±0,15	1,61±0,005	1,15±0,003	2,4±0,01	385,6±4,52	319,23±9,28	0,52
	48 ч	57,32±0,33	91,69±1,14	51,14±0,7	1,32±0,03	0,95±0,001	2,2±0,004	321,53±8,3	279,63±3,7	0,56
	72 ч	63,01±0,52	69,34±0,92	35,12±0,95	0,64±0,01	0,53±0,006	1,3±0,02	241,61±10,64	210,9±4,52	0,66
Лунка серебристая										
Дуб	св. лист	32,49±0,39	83,48±1,6	72,24±0,66	1,5±0,03	0,89±0,04	2,3±0,7	287,13±10,63	235,22±4,21	0,45
	24 ч	29,81±0,42	89,73±0,45	83,0±0,5	1,89±0,005	1,09±0,01	2,5±0,03	325,84±2,28	271,4±1,3	0,43
	48 ч	31,36±0,37	86,18±0,21	79,31±0,71	1,42±0,04	0,91±0,04	2,3±0,02	309,16±3,7	238,8±4,45	0,48
	72 ч	37,14±0,3	67,53±0,39	56,15±0,77	0,98±0,02	0,65±0,06	1,7±0,018	196,8±2,48	162,93±2,13	0,6
Берёза	св. лист	39,65±0,26	71,71±0,24	60,03±0,25	1,21±0,01	0,71±0,01	2,1±0,02	221,4±6,3	181,13±3,6	0,5
	24 ч	36,74±0,77	79,24±0,44	76,98±0,36	1,44±0,09	0,92±0,01	2,3±0,01	238,0±8,8	210,21±1,32	0,48
	48 ч	38,21±0,81	73,62±0,55	70,19±0,3	1,29±0,05	0,81±0,03	1,8±0,001	219,44±2,2	190,32±1,03	0,5
	72 ч	43,12±0,23	60,27±0,85	47,81±0,31	0,75±0,001	0,58±0,02	1,4±0,004	185,6±2,73	160,41±3,41	0,65

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что ключевыми биологическими показателями, указывающими на степень физиологического ослабления кормового растения, следует считать половой индекс, удельную скорость роста гусениц, фактическую плодовитость и жизнеспособность яиц в кладках.

Эти показатели достигают наиболее оптимальных значений в момент повышения уровня растворимых углеводов и свободных аминокислот в листьях кормовых растений, находящихся в стрессовом состоянии на начальном этапе экспериментального ослабления растений.

В весенне-летний период 1998–2000 годов в дубовых насаждениях Придвинского заказника наблюдалась вспышка массового размножения совки-лишайницы. О численности вредителя на деревьях вне очага и в очаге можно судить по данным, суммированным в табл. 7.

Почвенные и климатические условия для произрастания дубов в очаге и вне его однотипные, учет гусениц проводился на 20 деревьях одного возраста. Характер распределения гусениц по частям кроны указывает на высокую интенсивность «очагового состояния» дубовых насаждений, которое, по классификации А.С. Рожкова (1965), относится к первичному очагу. Для первичного очага характерно более или менее равномерное распределение гусениц в кроне. Когда величина очагового состояния уменьшается или очаг не развивается, гусеницы чешуекрылых-филлофагов сосредотачиваются на нижних частях кроны, где они лучше выживают (Максимов, 1998). Данные о биологических показателях роста и развития совки-лишайницы на деревьях очагового состояния и вне очага приведены в табл. 8. Исходя из данных табл. 8, можно констатировать, что популяция совки-лишайницы находится в особом гетерозиготном состоянии, наблюдающемся в очагах грызущих филлофагов (Рожков, 1965; Руднев, 1969; Викторов, 1971; Радкевич, 1980; Бенкевич, 1984). Такое очаговое состояние совки-лишайницы, согласно трофической теории динамики численности хвое-листогрызущих вредителей, индуцируется, в первую очередь, особым физиологическим состоянием кормового растения, которое обеспечивает повышенную выживаемость личинок насекомых. Проведенный нами анализ биохимического состава листа дуба черешчатого, произрастающего в очаге и вне его (табл. 9), показал, что трофические свойства растения из первичного очага совки-лишайницы во многом сходны с показателями физиологического состояния дуба черешчатого при его экспериментальном ослаблении путем выдержки в течение 24 часов (табл. 3).

Таблица 7 – Распределение гусениц совки-лишайницы в кроне дуба черешчатого

Интенсивность очагового состояния	Количество гусениц 1–2 возраста на 100 побегов	
	нижняя часть кроны	верхняя часть кроны
в очаге (окрестности д. Придвинье)	17,3±0,5	23,9±0,7
вне очага (дубовый лес поймы р. Шевинка)	1,6±0,05	0,5±0,04

Таблица 8 – Биологические показатели организма совки-лишайницы в очаге ее массового размножения

Показатели	В очаге	Вне очага
масса гусениц V возраста, мг	285,1	213,6
продолжительность развития гусениц, сут.	48,5	57,3
выживаемость гусениц, %	69,1	34,2
масса куколки, г	♂	1,47
	♀	2,28
половой индекс	0,5	0,43

Таблица 9 – Биохимические особенности кормового растения совки-лишайницы в очаге ее массового размножения

Показатели, % к сухой массе	«Здоровое дерево»	«Ослабленное дерево»
	вне очага	из очага
вода	62,3±2,12	60,5±1,60
сухое вещество	37,7±0,95	39,5±1,11
растворимые углеводы	13,1±0,15	16,9±0,09
общий азот	3,2±0,03	3,0±0,01
белковый азот	2,5±0,02	2,7±0,001
свободные аминокислоты	8,6±0,33	15,3±0,05
жиры	3,9±0,001	5,4±0,001
зола	4,1±0,02	5,7±0,06

Таким образом, очаговое состояние дуба черешчатого характеризуется лучшими питательными качествами, которые обеспечивают повышенную выживаемость, большую скорость развития и ускорение темпов накопления зоомассы гусеницами совки-лишайницы. Сходство показателей биохимического состава дуба черешчатого из очага массового размножения совки-лишайницы с показателями физиологического состояния его срезанных ветвей при 24-часовой выдержке указывает на то, что выкормка гусениц листогрызущих насекомых на срезанных ветвях различных сроков хранения может служить моделью для изучения процессов возникающих в растениях при воздействии неблагоприятных факторов.

Итак, специфика биохимического состава листа кормовых растений насекомых-фитофагов 24–48-часовой выдержки срезанных ветвей характеризуется более высоким уровнем содержания растворимых углеводов и свободных аминокислот и витаминов, более высокими показателями углеводно-белкового баланса по сравнению с контролем.

Питание гусениц китайского дубового шелкопряда, непарного шелкопряда, а также лунки серебристой листом 24–48-часовой выдержки приводит к усилению процессов накопления белков, углеводов и липидов, что влечет за собой увеличение массы гусениц, куколок, яиц, ведет к повышению жизнеспособности и плодовитости, то есть к возрастанию численности насекомых-фитофагов при питании листом вышеуказанного химического состава.

Сходство показателей физиологического состояния дуба черешчатого из первичного очага массового размножения совки-лишайницы с показателями физиологического состояния его срезанных ветвей при 24-часовой выдержке указывает на то, что выкормка гусениц листогрызущих насекомых на срезанных ветвях различных сроков хранения может служить моделью для изучения процессов возникновения «очагового состояния» кормовых растений.

Использование выдержанных срезанных ветвей кормовых растений насекомых-вредителей для их выращивания в экспериментальных условиях может служить моделью как для выявления биохимических изменений, происходящих при физиологическом ослаблении растений, так и для изучения влияния данных изменений на ход процессов роста и развития насекомых-фитофагов. Ключевыми биологическими показателями состояния насекомых, тестирующими степень физиологического ослабления кормовых растений, можно считать половой индекс, удельную скорость роста, фактическую плодовитость, концентрацию белков и углеводов в гемолимфе гусениц, жизнеспособность яиц.

2.3. Зависимость развития дубового шелкопряда от минерального состава листьев ослабленных растений

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 (Генсицкий, 1977; Денисова, 1994). 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 (Проссер, 1977). Полученные нами данные о динамике содержания физиологически наиболее важных минеральных элементов листа кормовых растений различных сроков выдержки приведены в табл. 10.

Из табл. 10 следует, что уровень содержания кальция и калия у дуба выше, чем у березы, но меньше, чем у ивы. Количество фосфора у всех трех кормовых растений приблизительно одинаково, а магния несколько больше в листьях ивы по сравнению с листом дуба и березы (вариант «свежий лист»). Анализ содержания макроэлементов в листьях растений под воздействием выдержки показал, что количество кальция, калия, магния при увеличении срока выдержки до 72 ч уменьшается, а содержание фосфора незначительно увеличивается. Так как китайский дубовый шелкопряд относится к насекомым с углеводным типом питания, что означает необходимость поддержания высокой щелочности кишечной среды для обеспечения нормального питания гусениц, а щелочная реакция, в свою очередь, в значительной мере определяется поступлением катионов Са и К с пищей (Эдельман, 1954), то уменьшение содержания К и Са в листьях 72-часовой выдержки на 20–25% по сравнению с контролем свидетельствует об ухудшении кормовых качеств такого листа.

Для насекомых-фитофагов большое значение имеет не столько количественное содержание минеральных компонентов, сколько соотношение между ними. Балансовые отношения оказывают существенное влияние на состояние кислотно-основного равновесия в организме насекомых, а следовательно, на их жизнеспособность. Установлено (Проссер, 1977; Самарсов, 1974), что чем больше величина соотношения калия к фосфору превышает

Таблица 10 – Динамика макроэлементов листа кормовых растений листогрызущих чешуекрылых в процессе выдержки (1990–1995 гг.)

Сроки выдержки, ч	Содержание макроэлементов, % сухого вещества			
	Ca	K	Mg	P
Дуб				
Свежий лист	1,03±0,07	0,95±0,04	0,40±0,01	0,26±0,01
24	0,91±0,01	0,97±0,03	0,37±0,02	0,26±0,01
48	0,86±0,01	0,90±0,03	0,38±0,04	0,23±0,01
72	0,83±0,02	0,88±0,04	0,34±0,01	0,22±0,02
Береза				
Свежий лист	0,81±0,02	0,78±0,01	0,41±0,08	0,25±0,01
24	0,73±0,01	0,77±0,05	0,31±0,01	0,26±0,01
48	0,68±0,01	0,61±0,01	0,35±0,02	0,26±0,02
72	0,62±0,01	0,54±0,02	0,33±0,01	0,22±0,03
Ива				
Свежий лист	0,97±0,01	1,25±0,02	0,63±0,02	0,23±0,01
24	0,89±0,01	1,12±0,03	0,59±0,01	0,22±0,03
48	0,84±0,02	0,86±0,01	0,51±0,02	0,22±0,01
72	0,76±0,01	0,79±0,02	0,57±0,01	0,20±0,01

единицу, тем оптимальнее лист растения для успешного роста и развития насекомого. Сравнение значений калий-фосфорного баланса в листьях дуба, березы и ивы в зависимости от степени выдержки срезанных ветвей (табл. 10) показало, что по мере выдержки листа количественное содержание калия по отношению к фосфору уменьшается на всех кормовых растениях, т.е. лист растений 72-часовой выдержки переваривается хуже, чем в предыдущих вариантах. Избыток фосфора в пище способствует сдвигу кислотно-основного равновесия в сторону подкисления, что уменьшает щелочность среды кишечного содержимого, а следовательно, уменьшает активность пищеварительных ферментов (Эдельман, 1954; Tuncer, Erzen, 1995). Затруднение процессов переваривания такого листа ослабляет организм гусениц, что согласуется с данными о снижении жизнеспособности гусениц дубового шелкопряда в варианте кормления листом выдержки 72 ч (табл. 11). Важным показателем полноценности пищи служит также соотношение K и Ca. Количественно и качественно минеральный состав растений зависит от характера протекающих в тканях и органах процессов обмена веществ.

Таблица 11 – Влияние срока выдержки листа кормовых растений на показатели развития дубового шелкопряда

№ п/п	Сроки выдержки, ч	Продолжительность развития гусениц, сут	Жизнеспособность, %		Масса гусениц перед завивкой, г	Масса		Потенциальная плодовитость, шт.	Фактическая плодовитость, шт.	Половой индекс
			яиц	гусениц		куколок, г	яиц, мг			
Береза	свежий лист	60,17±0,8 5	80,03±1,4 5	63,18±1,6 6	14,84±0,2 1	5,76±0,0 4	8,5±0,0 2	203,6±4,05	165,3±2,14	0,55
	24	54,13±0,7 1	90,37±1,1 7	78,25±2,4 8	17,65±0,4 2	8,05±0,0 9	8,3±0,0 1	232,3±4,33	207,83±5,15	0,52
	48	57,11±0,9 2	90,48±1,6 3	69,22±0,9 7	15,61±0,2 7	6,22±0,1 2	8,3±0,0 1	210,35±4,41	178,83±2,21	0,54
	72	68,13±1,4 3	58,21±1,9 4	44,37±1,1 5	10,15±0,3 4	4,65±0,2 1	8,4±0,0 3	167,5±5,61	109,1±3,3	0,6
Дуб	свежий лист	57,08±1,0 5	85,24±1,0 7	70,31±2,4 2	11,9±0,27	4,84±0,0 8	7,5±0,0 1	184,21±2,38	168,0±3,41	0,48
	24	51,18±1,1 7	96,1±1,52	85,38±1,5 4	14,63±0,1 5	6,54±0,0 2	7,5±0,0 2	212,49±1,78	185,24±3,15	0,48
	48	54,24±1,4	90,63±1,1 5	77,81±1,3 3	13,21±0,6 1	6,05±0,1 8	7,4±0,0 1	191,35±4,47	173,53±2,79	0,50
	72	62,26±1,0 4	62,48±0,5 5	49,25±1,0 7	8,6±0,09	4,21±0,5	7,5±0,0 1	143,1±2,02	106,1±1,3	0,55
Ива	свежий лист	61,4±0,45	85,0±0,5	52,3±0,9	10,7±0,27	3,5±0,02	7,0±0,0 5	167,8±1,2	158,7±5,3	0,50

	24	58,1±0,12	89,5±0,45	64,7±0,4	12,8±0,2	4,9±0,01	8,1±0,0 1	182,7±3,1	171,5±1,4	0,53
	48	62,3±0,69	85,2±0,33	60,8±0,43	12,0±0,33	4,0±0,02	7,2±0,0 4	175,9±1,8	165,3±1,7	0,50
	72	69,2±0,81	63,4±0,6	41,3±0,15	8,1±0,25	2,7±0,03	6,0±0,0 1	133,6±2,6	107,4±2,3	0,44

РЕПОЗИТОРИЙ БГУ

Из характера расположения кривых (рис. 6) видно, что экскременты гусениц, получающих корм 72-часовой выдержки, имеют более кислую реакцию по сравнению с другими вариантами кормления. Так как по значениям кислотности экскрементов гусениц можно судить о питательных достоинствах корма (Эдельман, 1954), причем снижение их кислотности – показатель ухудшения качества пищи для насекомых-фитофагов с углеводным типом питания, то подкисление экскрементов гусениц варианта кормления «72 ч» указывает на более низкие кормовые качества листа березы и дуба при выдерживании срезанных ветвей в течение 72 ч. Таким образом, питание гусениц листом 72-часовой выдержки сопровождается сдвигом кислотно-основного равновесия кишечной среды в сторону образования избытка кислот. Изменение реакции кишечной среды в кислую сторону, снижает активность ферментов, что затрудняет процессы пищеварения и, следовательно, обуславливает снижение жизнеспособности гусениц.

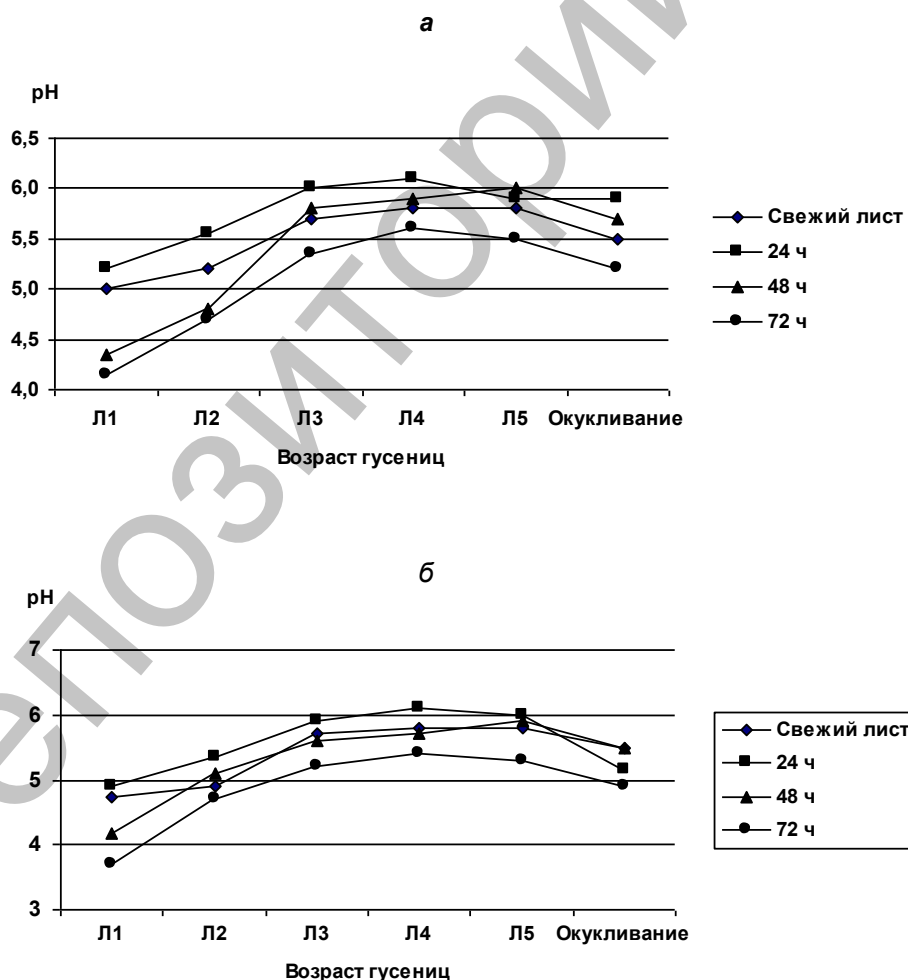


Рисунок 6 – Кислотность экскрементов гусениц дубового шелкопряда в зависимости от срока выдержки листа дуба (а) и березы (б).

Сдвиг кислотно-основного равновесия в организме дубового шелкопряда в сторону окисления при кормлении гусениц листом 72-часовой выдержки подтверждается данными о значениях рН гемолимфы гусениц (рис. 7).

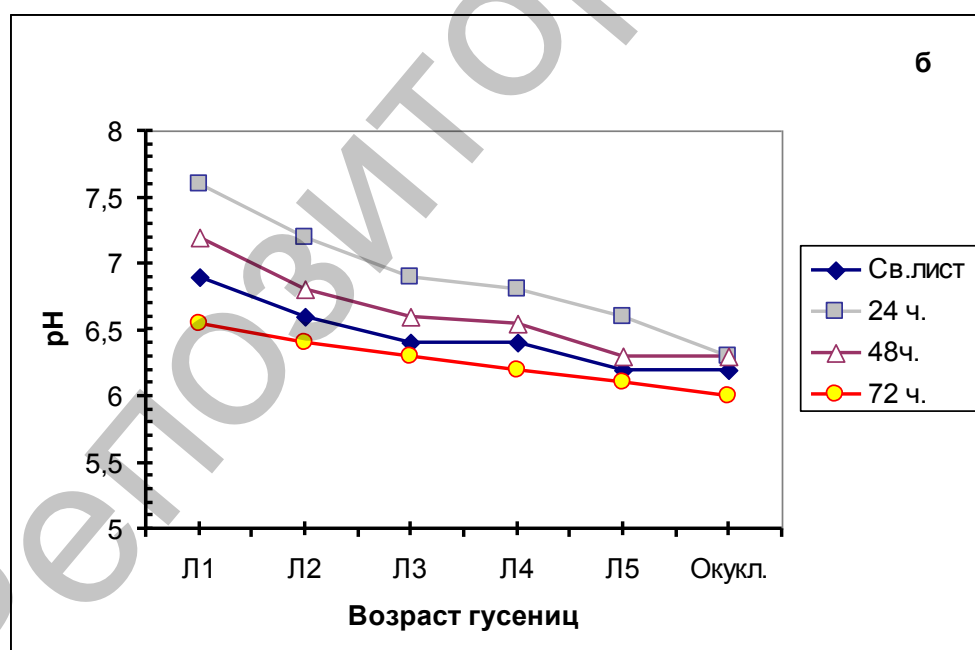
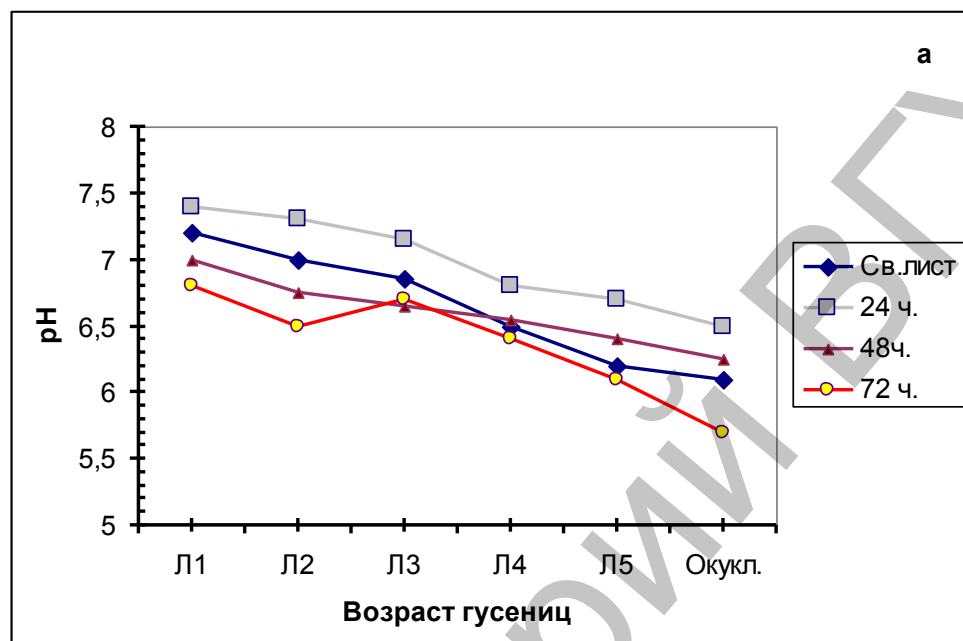


Рисунок 7– Кислотность гемолимфы гусениц дубового шелкопряда в зависимости от срока выдержки листа дуба (а) и березы (б).

Обобщая все вышесказанное, укажем, что специфика химического состава листа в варианте выдержки «72 ч» характеризуется неблагоприятными для развития насекомых-фитофагов калий-фосфорным и калий-кальциевым балансами, а также мень-

шим содержанием важнейших минеральных элементов – К и Са, которые необходимы для успешного протекания процессов обмена веществ в организме насекомых. В результате у гусениц вышеуказанного варианта кормления снижается темп накопления зоомассы и развития, жизнеспособность гусениц уменьшается. Происходит достоверное уменьшение плодовитости насекомых именно в данном варианте кормления, что подтверждается корреляционным анализом: оценка сопряженности жизнеспособности, массы гусениц и плодовитости имаго дубового шелкопряда с содержанием кальция в листьях дуба 72-часовой выдержки выражается следующими коэффициентами корреляции – 0,2, 0,36 и 0,58 при $P > 0,05$. Какой-либо закономерности в изменении значений полового индекса в зависимости от изменения минерального состава листа ослабленных растений не обнаружено. Специфика минерального состава листа растений вариантов 24–48-часовой выдержки заключается в том, что показатели калий-фосфорного и калий-кальциевого соотношений приближаются к оптимуму для дендрофильных чешуекрылых, что характеризует его как более полноценный корм для насекомых-фитофагов по сравнению с листом 72-часовой выдержки и контролем (вариант «свежий лист»). Итак, срезанные ветви кормовых растений насекомых-фитофагов в начальный период отмирания характеризуются преобладанием гидролитической направленности обмена веществ и в этот короткий период перестройки обмена веществ, приобретают свойства, обеспечивающие благоприятное развитие растительоядных насекомых. 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 (Чернавина, 1970; Quicke Donald, Wyeth, Fawke James, Basibuyuk, Vincent Julian, 1998).

Роль микроэлементов в питании и ходе обменных процессов насекомых изучалась на примере создания искусственных сред (Эдельман, 1954; Шилов, 1985) и влияния химической обработки корма микроэлементами на развитие насекомых (Еремина, Баканова, 1999). Полученные нами предварительные данные о характере изменения содержания основных микроэлементов в листьях кормовых растений различной степени ослабления в результате 3-суточной выдержки срезанных ветвей показали, что кобальта и марганца больше всего в свежих листьях дуба по сравнению с другими кормовыми растениями; хрома больше всего в листьях ивы; меди, железа и цинка больше всего в листьях березы и ивы по варианту опыта «свежий лист» (табл. 12).

Таблица 12 – Динамика микроэлементов в листьях кормовых растений разных сроков выдержки

Сроки выдержки, ч	Содержание микроэлементов, % сухого вещества					
	Co	Cr	Cu	Fe	Mn	Zn
Дуб						
Свежий лист	0,0008	0,0020	0,0003	0,0198	0,0167	0,0032
24	0,0008	0,0022	0,0003	0,0188	0,0173	0,0029
48	0,0008	0,0023	0,0004	0,0185	0,0170	0,0035
72	0,0006	0,0025	0,0005	0,0142	0,0171	0,0037
Береза						
Свежий лист	0,0007	0,0018	0,0004	0,0216	0,0159	0,0038
24	0,0008	0,0019	0,0004	0,0213	0,0160	0,0043
48	0,0006	0,0019	0,0005	0,0204	0,0158	0,0044
72	0,0005	0,0020	0,0005	0,0190	0,0160	0,0045
Ива						
Свежий лист	0,0003	0,0024	0,0004	0,0252	0,0160	0,0039
24	0,0006	0,0027	0,0004	0,0243	0,0161	0,0045
48	0,0007	0,0031	0,0005	0,0216	0,0164	0,0047
72	0,0006	0,0038	0,0005	0,0197	0,0168	0,0050

Анализ изменения содержания микроэлементов в листьях под воздействием выдержки позволил сделать некоторые обобщения.

Во-первых, в результате физиологического ослабления растений под воздействием выдержки идет накопление таких элементов, как хром и медь у всех изучаемых растений без исключения. Согласно данным многих исследователей (Арсеньев, Бромлей, 1957; Чернавина, 1970; Шилов, 1985), повышенное содержание хрома в пище приводит к замедлению роста животных-фитофагов и нарушениям углеводного обмена. Возрастание концентрации меди в растении оказывает токсическое действие на организм фитофагов. Во-вторых, обнаружено достоверное уменьшение количества железа при увеличении срока выдержки листа всех кормовых растений. Уменьшение содержания железа возможно снижает интенсивность тканевого дыхания насекомых, что согласуется с данными о замедлении процессов метаболизма, роста и развития насекомых в варианте кормления «72 ч выдержки».

Установлено также некоторое повышение содержания цинка при выдержке корма. В-третьих, изучение изменения содержания марганца в тканях растений разной степени выдержки дало противоречивые результаты. В листьях дуба и березы накопления марганца по мере увеличения срока выдержки не обнаружено, в

листьях ивы в варианте «72 ч» количество марганца увеличивается по сравнению с другими вариантами. Дальнейшие исследования позволят уточнить полученные данные, обусловленные особенностями ответных реакций у данных видов растений на действие стресса. В-четвертых, следует отметить скачкообразность изменения концентрации кобальта. При общей тенденции снижения его содержания по мере увеличения срока выдержки листа наблюдается кратковременное возрастание его содержания на начальных этапах выдержки (вариант «24 ч»). Учитывая роль кобальта как стимулятора синтеза аминокислот и ферментов, можно предположить, что одной из причин ускорения роста и развития гусениц дубового шелкопряда, питающихся этим листом, является установленное нами повышенное содержание кобальта.

Таким образом, экспериментальное физиологическое ослабление кормовых растений путем выдержки срезанных ветвей в течение 3 сут. характеризуется следующими количественными изменениями содержания микроэлементов: с увеличением срока выдержки происходит накопление меди, хрома и цинка, уменьшение содержания железа, кобальта, причем снижение содержания последнего происходит неравномерно. На начальных этапах выдержки его количество увеличивается, а затем резко падает.

Выдержка срезанных ветвей в течение 24–48 ч приводит к улучшению калий-фосфорного и калий-кальциевого балансов листа. С увеличением срока выдержки до 3 сут. содержание калия, кальция, магния и фосфора уменьшается, что ухудшает балансовые отношения между этими элементами. Происходит накопление меди, хрома, цинка, уменьшение содержания железа и кобальта, что указывает на снижение кормовых качеств листа.

Питание гусениц китайского дубового шелкопряда листом 24–48-часовой выдержки приводит к увеличению массы гусениц, куколок, яиц, повышению жизнеспособности и плодовитости. Питание гусениц листом 72-часовой выдержки сопровождается развитием ацидоза вследствие изменения реакции кишечной среды в кислую сторону под воздействием уменьшения концентрации К и Са и ухудшения калий-фосфорного и калий-кальциевого балансов листа, что сопровождается достоверным снижением жизнеспособности массы и плодовитости китайского дубового шелкопряда.

Согласно данным многих ученых (Гущина, Трапезникова, 1981; Овчаров, 1958; Олюнина и соавт., 1970), недостаток калия и фосфора приводит к потере синтеза полисахаридов и накоплению в листьях растворимых сахаров и соответствующих аминокислот и других органических кислот, замедляется синтез липидов и

белков. Следовательно, установленное нами увеличение содержания растворимых сахаров и свободных аминокислот на начальных стадиях ослабления растений (табл. 2) происходит не только из-за замедления оттока и снижения синтеза биополимеров, но и усугубляется недостатком калия и фосфора в листьях ослабленных растений. В результате происходит накопление в листьях сахаров, органических кислот. Положение о замедлении синтеза липидов при недостатке калия и фосфора хорошо согласуется с нашими данными об уменьшении количества липидов при хранении срезанного корма (табл. 2), которое сопровождается установленным нами уменьшением содержания калия и фосфора (табл. 10).

Недостаток калия, кальция и фосфора снижает содержание аскорбиновой кислоты в листьях, в присутствии меди витамин С быстро окисляется, недостаток калия снижает биосинтез витамина В₁ (Овчаров, 1958). Следовательно, в темноте биосинтез витаминов падает, но это падение усиливается оттоком элементов минерального питания из листьев срезанных ветвей при увеличении срока хранения до 3 суток. Все вместе замедляет биосинтез белков, углеводов, жиров и способствует падению содержания первичных метаболитов в листьях 3-суточной выдержки срезанных ветвей. Таким образом, процессы протеолиза при увеличении срока хранения срезанных ветвей активизируются и преобладают под синтезом и одной из причин данного явления можно считать недостаток основных элементов минерального питания, вследствие их оттока из листьев в стебли.

В литературе имеются сведения о накоплении фенолов у растений под влиянием избытка и недостатка минеральных элементов. Так Ю.С. Смирнов (1982) показал, что избыток никеля, хрома или бора обуславливает значительное увеличение общего содержания фенольных соединений в растительном организме. Обнаружено, что высокие дозы цинка повышают содержание фенолов в тканях фасоли (Robb et. al., 1980). Накопление фенолов при цинковой недостаточности было обнаружено Ридом и Дюфренуа (1938, 1942) в исследованиях, проведенных на листьях и почках абрикоса и грецкого ореха. Имеются также данные об увеличении содержания фенолов при недостатке некоторых макроэлементов: азота, фосфора, калия, кальция (Проуко, Кравец, 1972; Krause, Resnik, 1976; Lehman, Rice, 1972; Meravy, 1974). Имеются данные о большой роли цинка в функциях мембран. Ион цинка, наряду с ионами кальция участвует в транспорте ионов через мембрану. Цинк может быть интегральной частью

мембран. Кальций рассматривается как стабилизатор в растительных тканях (Epstein, 1961; Christiansen, Foy, 1979). Причиной повышения содержания фенольных соединений в растительной ткани под влиянием экстремальных условий минерального питания М.Я. Школьник (1983) считает появление нарушений в мембранном аппарате, ведущих к переходу мембранно-связанных ферментов фенольного обмена из латентного состояния в свободное, активное. Установленный нами недостаток одних элементов – калий, кальций, фосфор и избыток других – цинка и хрома при увеличении срока выдержки срезанных ветвей до 3 суток оказывает влияние на усиление синтеза фенольных соединений в листьях 3-суточной выдержки.

Таким образом, наблюдается сложная взаимосвязь между содержанием первичных, вторичных метаболитов и элементов минерального питания при экспериментальном ослаблении кормовых растений дендрофильных чешуекрылых. Эта взаимосвязь заключается в том, что одной из причин снижения синтеза витаминов, белков, жиров и углеводов и повышения синтеза фенолов при экспериментальном ослаблении растений является недостаток элементов минерального питания калия, кальция, фосфора и магния, который наряду с выявленным избытком цинка и хрома одновременно приводит к возрастанию количества фенолов в листьях физиологически ослабленных растений.

2.4. Особенности питания дендрофильных чешуекрылых на экспериментально ослабленных растениях

2.4.1. Индексы питания дендрофильных чешуекрылых

Изучение эффективности переваривания и усвоения насекомыми различной по химическому составу пищи имеет важное значение в связи с выяснением их роли в процессах трансформации вещества и энергии в наземных биоценозах (Рафес, 1968; Одум, 1975; Сущеня, 1975; Риклефс, 1979; Радкевич, 1980; Вшивкова, 1998; Исаев, Овчинникова, Пальникова, Суховольская, Тарасова, 1999; Morais, Diniz, Baumgarten, 1995 и др.).

Ход процессов потребления, усвоения и использования пищи на рост насекомых отражают индексы питания: коэффициент утилизации корма (КУ), эффективность использования по-

требленного корма на рост (ЭИП), эффективность использования усвоенного корма на рост (ЭИУ), эффективность утилизации азота пищи (ЭУN) (Тыщенко, 1976; Баранчиков, 1987; Вшивкова, 1998; Петков Здравко, 1998; Waldbauer, 1968; Scriber, Feeny, 1979; Sharma, Agarwal, 1981; Morais, Diniz, Baumgarten, 1995; Magnoler, Cambini, 1997; Joern, Bermer Spencer, 1998).

Утилизация пищи (КУ) и эффективность использования ее на рост имеют прямо пропорциональную зависимость, чем меньше усвоение пищи, тем хуже она используется на прирост массы (Тыщенко, 1976; Ижевский, 1981; Баранчиков, 1987; Singhal, 1980; Fraenkel, 1981; Ali, 1983; Koul, Singh, Sharma, 1994; Krishnan, Jeyakumar, Dinakaran, 1997; Singh, 1999).

Изменчивость коэффициента использования усвоенной пищи на рост массы (ЭИУ) в онтогенезе насекомых изучена еще весьма слабо. Согласно сводке Ф. Слански и М. Скрайбера (1982), дендрофильным чешуекрылым свойственны следующие границы изменчивости основных показателей питания: для КУ – от 12 до 84%; для ЭИП – от 4 до 31%; для ЭИУ – от 5 до 93%. С другой стороны, для чешуекрылых известны и гораздо более высокие показатели. Так, ЭИП у гусениц павлиноглазки (*Hemileuca olivia*) равен 41% (Schowalter et. al., 1977); у гусениц *Earias vittella* на коробочках хлопчатника 62,5% (Sharma, Agarwal, 1981).

В литературе имеются сведения о потреблении листа дуба и березы гусеницами китайского дубового шелкопряда (Седашева, 1948; Павельева, 1951; Конилов, 1952; Бабицкі, 1954; Денисова, 1984, 1985; Денисова, Роменко, 1988). Многочисленны сведения о питании хвойными и лиственными породами гусениц непарного шелкопряда (Ликвентов, 1954; Эдельман, 1954; Баранчиков, 1980, 1987; Вшивкова, 1982, 1998; Денисова, Роменко, 1988; Денисова, Соболев, 1993; Денисова, 1998; Slizynski, 1978; Magnoler, Cambini, 1997; Degenhardt, Trier, Mattson, 1999 и др.). Сведения о питании лунки серебристой очень немногочисленны (Ильинский, Тропин, 1965; Воронцов, 1978; Маслов, Ведерников, Андреева, 1988).

Нами были изучены процессы потребления, утилизации и использования пищи на прирост массы в зависимости от специфики ее биохимического состава искусственном физиологическом ослаблении путем выдержки срезанных ветвей кормовых растений китайской павлиноглазки, непарного шелкопряда и лунки серебристой. Данные о потреблении и утилизации корма

гусеницами вышеуказанных филлофагов приведены в табл. 13, 14, 15. Согласно данным этих таблиц, количество поглощаемой пищи гусеницами насекомых-фитофагов возрастает при увеличении срока выдержки срезанных ветвей кормовых растений. Но данные по среднесуточным рационам почти нивелируют эти различия, так как с увеличением срока выдержки корма уменьшается период активного питания гусениц в вариантах опыта «24 часа» и возрастает период питания в варианте «72 часа» по сравнению с контролем. Скорость развития гусениц при питании кормом трехсуточной выдержки замедляется и за более длительный период развития они поглощают больше пищи. Процессы усвоения корма претерпевают следующие изменения. Лист дуба, березы, яблони и ивы 24-часовой выдержки усваивается наиболее успешно, на что указывают значения коэффициента утилизации (табл. 13–15).

Затем, по мере увеличения срока выдержки, усвояемость корма уменьшается. Так как питательная ценность листа 24-часовой выдержки самая высокая за счет увеличения концентрации свободных аминокислот и растворимых углеводов (табл. 13), очевидно, такой высокопитательный корм гусеницы усваивают с наибольшей эффективностью. Уменьшение пищевой ценности листа кормовых растений дубового шелкопряда при увеличении срока выдержки корма до 72 часов ухудшает его усвоение почти на 28% по сравнению с вариантом опыта «24 часа» и на 10% по сравнению с контролем (вариант «свежий лист») (табл. 13). Сходные данные получены при изучении индексов питания непарного шелкопряда и лунки серебристой (табл. 14, 15). Итак, питание насекомых-фитофагов экспериментально ослабленным трехсуточной выдержкой кормом разной видовой принадлежности выявило некоторое возрастание кормовых рационов и ухудшение утилизации пищи, что согласуется с данными других исследователей (Krishnan, Jeyakumar, Dinakaran, 1997; Singh, 1999). Так, Кришнан и Динакаран (1997) сравнивали индексы усвоения пищи самками *Mylabris pustulata* при питании свежими и увядшими цветками и установили, что уровень метаболизма и потребление пищи повышались при питании увядшими цветками, тогда как усвояемость пищи снижалась.

Таблица 13 – Индексы питания гусениц дубового шелкопряда в зависимости от сроков выдержки корма

Срок выдержки корма	Среднесуточный рацион, г/экз.		Период активного питания, сут.	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, % КУ	Эффективность использования на прирост массы, %	
	сырая масса	сухая масса		сырая масса	сухая масса			потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
Дуб									
Св. лист	1,1	0,43	42,5	46,7±0,19	18,3±0,03	7,5±0,01	40,8±1,1	31,0±0,8	60,2±0,6
24 часа	1,3	0,52	37,1	49,2±0,15	19,5±0,1	11,1±0,01	56,9±0,5	37,1±0,17	68,0±0,4
48 часов	1,2	0,45	40,3	48,4±0,4	18,2±0,25	9,2±0,002	50,6±0,3	33,4±0,31	59,2±0,10
72 часа	1,3	0,47	47,3	59,7±0,9	20,4±0,3	6,6±0,01	29,4±0,25	23,0±0,7	47,3±0,2
Береза									
Св. лист	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
24 часа	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
48 часов	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
72 часа	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
Ива									
Св. лист	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
24 часа	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
48 часов	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
72 часа	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

Таблица 14 – Индексы питания гусениц непарного шелкопряда в зависимости от сроков выдержки корма

Срок выдержки корма	Среднесуточный рацион, г/экз.		Период активного питания, сут.	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, % КУ	Эффективность использования на прирост массы, %	
	сырая масса	сухая масса		сырая масса	сухая масса			потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
Дуб									
Св. лист	1,26	0,10	39,2	10,3±0,2	4,1±0,01	1,37±0,001	33,6±0,5	8,6±0,5	32,1±0,6
24 часа	1,31	0,13	36,1	11,8±0,17	4,7±0,02	1,93±0,01	41,2±0,4	13,1±0,1	40,0±1,9
48 часов	1,32	0,13	38,4	12,5±0,15	4,9±0,01	1,44±0,02	29,5±0,5	9,0±0,3	36,5±2,7
72 часа	1,28	0,12	46,5	13,4±0,61	5,6±0,03	1,08±0,01	19,4±0,3	5,7±0,03	22,1±0,5
Яблоня									
Св. лист	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
24 часа	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
48 часов	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
72 часа	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
Ива									
Св. лист	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
24 часа	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
48 часов	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
72 часа	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

Таблица 15 – Индексы питания гусениц лунки серебристой в зависимости от сроков выдержки корма

Сроки выдержки корма	Среднесуточный рацион, г/экз.		Период активного питания, сут.	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы	Коэффициент утилизации, % КУ	Эффективность использования на прирост массы	
	сырая масса	сухая масса		сырая масса	сухая масса			потребленно-по корма ЭИП	усвоенного корма ЭИУ
Дуб									
Св. лист	0,30	0,12	23,8	7,4±0,15	3,0±0,01	1,6±0,001	55,2±1,1	21,5±0,9	51,3±0,2
24 часа	0,42	0,18	21,6	9,2±0,06	3,8±0,03	2,84±0,03	74,5±0,7	29,7±0,5	62,9±0,8
48 часов	0,38	0,14	22,1	8,4±0,19	2,4±0,02	2,10±0,01	61,6±0,5	26,4±0,4	59,7±0,5
72 часа	0,40	0,18	27,5	11,0±0,22	4,8±0,05	1,94±0,02	40,5±0,2	15,5±0,5	43,3±0,6
Береза									
Св. лист	0,38	0,16	27,4	10,4±0,05	4,2±0,08	2,08±0,09	49,6±0,3	18,5±0,3	45,8±0,3
24 часа	0,54	0,22	24,3	13,0±0,13	5,4±0,04	2,42±0,07	63,4±0,8	23,9±0,1	52,9±0,5
48 часов	0,42	0,16	28,6	11,8±0,31	4,8±0,02	2,82±0,11	58,7±0,2	20,1±0,4	49,3±0,1
72 часа	0,44	0,20	31,7	14,2±0,08	6,2±0,01	2,04±0,04	32,9±0,3	13,6±0,1	39,1±0,2

8

Определенная степень физиологического ослабления растения, а именно 24–48-часовая выдержка его срезанных ветвей, улучшает питательную ценность такого корма за счет возрастания количества первичных метаболитов и стимулирует процессы усвоения и использования пищи на прирост массы, на что указывают значения индексов питания ЭИП и ЭИУ (табл. 13–15). Эффективность превращения пищи в собственную массу тела возрастает на 6–8% в варианте выдержки «24 часа» по сравнению с контролем (вариант «свежий лист») и на 10–15% превышает эффективность использования потребленного корма на прирост массы (ЭИП) в варианте выдержки «72 часа».

По мнению многих исследователей (Гримальский, 1971; Харборн, 1985; Помазков, 1990; Жужиков, 1999; Babu, Kumar, Senthil, Jeyabalan, Sivaramakrishnan, Kavitha, Murugan, 1996), биодоступность пищи блокируется вторичными метаболитами, такими, как фенолы и цианогенные глюкозиды.

Существует и другая точка зрения на ведущие факторы в процессах потребления и усвоения пищи насекомыми. Суть ее в том, что первичные метаболиты, их балансовые отношения играют ведущую роль в пищевой привлекательности корма для фитофагов (Кузнецов, 1948; Танский, Мокроусова, 1969; Тыщенко, 1976; Проссер, 1977; Самерсов, Горовая, 1976; Ижевский, 1974; Шумаков, Эдельман, 1979; Вилкова, 1979; Радкевич, 1980; Larsson, Tenov, 1981).

Так, Робертс и Ольсон (1999), резюмируя собственные данные о питании насекомых и данные своих коллег, считают, что высокая питательная ценность листьев компенсирует любые отрицательные эффекты, связанные с присутствием вторичных метаболитов. Иначе, оптимальные значения первичных метаболитов в пище дают организму насекомого дополнительную энергию для детоксикации аллелохимиков и повышения уровня процессов биосинтеза. Полученные данные (разд. 2.1) о повышении содержания фенолов в листьях дуба и березы при физиологическом ослаблении растений, также указывают на то, что количество первичных метаболитов в листьях кормовых растений насекомых-фитофагов является ведущим фактором, определяющим пищевую ценность растения для насекомых-фитофагов.

Лист 72-часовой выдержки имеет максимальную концентрацию аллелохимиков фенольного комплекса и (рис. 6) он усваивается гусеницами хуже, чем лист всех других вариантов кормления, так как кроме этого характеризуется недостаточным содержанием растворимых углеводов, аминокислот и минераль-

ных элементов, неблагоприятным углеводно-белковым соотношением и пониженной кислотностью клеточного сока.

Лист 24-часовой выдержки имеет кратковременное, но наиболее оптимальное соотношение содержания первичных и вторичных метаболитов, что способствует его наиболее эффективному перевариванию, усвоению и использованию на прирост массы, на что указывают данные увеличения массы гусениц, куколок, яиц, более высокий уровень накопления резервных веществ, повышение выживаемости и плодовитости насекомых-фитофагов на всех использованных в опытах кормовых растениях, приведенные в разд. 2.2.

Вариант «свежий лист» – лист, не подвергавшийся экспериментальному ослаблению, характеризуется пониженной по сравнению с вариантом «24 часа» концентрацией первичных метаболитов, что снижает уровень метаболической активности насекомых, питающихся таким листом, и не позволяет им достигать максимально возможной биомассы и численности.

Лист 48-часовой выдержки по утилизации и использованию на прирост массы гусеницами листогрызущих насекомых (табл. 13–15) занимает промежуточное положение между вариантом «свежий лист» и «24 часа» и, следовательно, дает дополнительные сведения для понимания возникновения и развития «вспышечного состояния» у насекомых-вредителей в очагах их массового размножения.

Срезанные ветви, по образному выражению В.А. Радкевича (1980), являются физиологически ослабленными умирающими частями организма. Биохимические процессы, протекающие в них, сходны с изменениями биохимического состава листа растений из очагов массового размножения насекомых-вредителей, как это показано нами на примере совки-лишайницы (разд. 2.2). Следовательно, растение из очага и срезанные с дерева ветви после 24-часовой выдержки находятся в состоянии аналогичного физиологического ослабления и оказывают одинаковое благоприятное влияние на состояние насекомых-фитофагов, но только при определенной степени ослабления, границы которой можно определить и спрогнозировать, используя предложенный нами метод выдержки срезанных ветвей.

Так как дубовый шелкопряд и лунка серебристая относятся к олигофагам, а непарный шелкопряд к полифагам, то следует дать сравнительный анализ процессам потребления и усвоения пищи гусеницами этих насекомых. Для олигофагов характерны наиболее высокие значения индексов питания, они лучше утилизируют и используют на прирост тела потребленную массу листа,

чем полифаг – непарный шелкопряд. Причем дубовый шелкопряд имеет наиболее высокие значения ЭИП и ЭИУ, что, возможно, связано с необходимостью накапливать большое количество белка в шелкоотделительной железе для завивки кокона, в котором куколка зимует, чем лунка серебристая, куколка которой зимует в почве. Непарный шелкопряд использует потребленную биомассу корма (ЭИП) на прирост массы тела в 2 раза хуже, чем лунка серебристая, и почти в 3 раза хуже, чем дубовый шелкопряд при питании идентичными видами кормовых растений по всем вариантам опыта (табл. 13–15).

Аналогичные данные об эффективности питания насекомых – олигофагов и полифагов – получены рядом исследователей (Ковалевская, 1981; Гниненко, 1983; Баранчиков, 1987). О механизме более полной утилизации листвы растений олигофагами можно судить по результатам интересных работ Н.И. Ковалевской (1977, 1981). На ряде видов чешуекрылых – консументов березы ею показано, что с увеличением уровня трофической специализации у гусениц повышается суммарное количество форм гидролитических ферментов, что может служить приспособлением к более полной утилизации вторичных соединений.

Утилизация белковых аминокислот достигает у насекомых-фитофагов, независимо от трофической специализации, 60–80%, утилизация углеводов корма 80–90% (Ковалевская, 1977).

Около 40% усвоенного корма у моно- и олигофагов чешуекрылых могут составлять трансформированные вторичные вещества (Мокроносков, Иванова, 1971). Но гусеницы олигофагов, несколько трансформируя, все же выводят основное количество аллелохемиков с экскрементами, а гусеницы полифагов полностью трансформируют вторичные метаболиты растения, в экскрементах не обнаружено даже следов этих соединений (Баранчиков, 1987). Полифаги имеют широкий спектр кормовых растений, но платят за это снижением экологической эффективности питания (ЭИП) за счет траты энергии не на накопление биомассы, а на детоксикацию широкого набора вторичных соединений кормовых растений.

Олигофаги экономят энергию за счет уменьшения энергозатрат на полную детоксикацию аллелохемиков и, кроме этого, повышают значения ЭИП за счет увеличения утилизации потребленного корма. Значения КУ непарного шелкопряда в среднем на 10–15% меньше, чем у дубового шелкопряда и лунки серебристой на одних и тех же растениях по всем вариантам опыта (табл. 13–15).

Таким образом, развитие «вспышечного состояния» у насекомых-вредителей будет корректироваться степенью их полифагии. Пищевой стратегией полифагов является адаптация к макси-

мальному использованию растений в «очаговом состоянии», когда защитные свойства растения ослабевают, а его питательная ценность возрастает. Полифаги получают наибольший энергетический выигрыш за счет уменьшения затрат энергии на преодоление защитных механизмов растений и используют освободившуюся энергию пищи на процессы размножения, на увеличение численности популяции за счет повышения плодовитости и выживаемости.

Энергетический выигрыш насекомых-олигофагов при питании растениями «очагового состояния» несколько меньший, так как у них другой, менее затратный, механизм детоксикации аллелохимиков и более высокий уровень пищевой специализации. Они образуют очаги на меньшей территории, с меньшими размерами популяций, чем полифаги. Так, значения ЭИП у непарного шелкопряда в варианте опыта «24 часа» почти на 50% превышает контрольный показатель (вариант «свежий лист»), в то время, как у дубового шелкопряда и лунки серебристой эффективность использования пищи на прирост массы увеличивается в аналогичном варианте опыта лишь на 20–30% по сравнению с контролем на всех кормовых растениях.

Итак, анализ индексов питания листогрызущих чешуекрылых в зависимости от сроков выдержки корма показал, что лист 24–48-часовой выдержки, характеризующийся увеличением концентрации первичных метаболитов, незначительным повышением вторичных и оттоком минеральных соединений и витаминов, наиболее эффективно используется гусеницами на прирост биомассы, независимо как от вида растения, но и вида насекомого.

При увеличении срока хранения корма до 72 часов наблюдается снижение значений коэффициентов утилизации и использования пищи на рост массы гусениц вследствие падения концентрации основных питательных веществ: аминокислот и углеводов, увеличения содержания фенолов и танинов, уменьшения содержания витаминов, макро- и микроэлементов. По мере увеличения степени экспериментального ослабления кормовых растений филлофагов в результате трехсуточной выдержки их срезанных ветвей наблюдается некоторое возрастание кормовых рационов. Возникающий при физиологическом ослаблении кормовых растений особый наиболее оптимальный для насекомых биохимический состав корма лучше всего используется насекомыми-полифагами, так как они получают наибольший энергетический выигрыш при питании растениями «очагового состояния», моделью которого может служить химизм растений 24-часовой выдержки.

2.4.2. Утилизация минеральных компонентов листа ослабленных растений гусеницами дубового шелкопряда

Ход процессов утилизации минеральных компонентов корма практически не изучен. Мы не нашли ни одной работы по данному вопросу. Поэтому одной из задач данного исследования стало изучение закономерностей утилизации макро- и микроэлементов корма гусеницами дубового шелкопряда в зависимости от степени экспериментального ослабления кормовых растений.

Потребность насекомых в различных катионах и анионах установить очень трудно, так как почти все элементы входят в состав тела растений, а, следовательно, проходят через организм насекомого. Но некоторые из них аккумулируются организмом насекомого, что является подтверждением их физиологической важности и необходимости. Так, достоверно известно, что из минеральных компонентов пищи наибольшее значение в обмене веществ насекомого имеют элементы Na, K, Ca, Mg, P (Тыщенко, 1976; Кузнецов, 1948). В сводке Е.В. Кларка (1958) чрезвычайно большое значение придается кальцию. По его мнению, без Ca присутствие K и Mg в нормальных концентрациях токсично для клетки. А.Ф. Арсеньев (1959) установил, что кальций является постоянной составной частью шелка, выделяемого гусеницами тутового шелкопряда. Кальций, выделяемый гусеницами с шелком, составляет 66–74% от его общего количества, накопленного за гусеничный период. Одновременно с шелком кокона выделяется около 6–7% Mg, 9,5% K и 11% фосфора от общего количества каждого из этих элементов, содержащегося в теле зрелых гусениц. Кроме этого установлено, что недостаточное поступление усвояемых соединений кальция в период образования и накопления шелка приводит к заболеваниям гусениц и куколок, связанным с нарушением состояния и функции кишечника (Арсеньев, 1957, 1959).

Исследованиями А.Б. Арсеньева и Н.В. Бромлей (1957, 1951) для дубового шелкопряда и Н.М. Эдельман (1954) для непарного шелкопряда была определена повышенная щелочность кишечного сока гусениц. Высокая щелочность кишечного сока целиком обуславливается присутствием не ионов Na, как у большинства групп организмов, а присутствием ионов калия. В листьях дуба содержание натрия ничтожно, в то время как калийные и кальциевые соли обнаруживаются в заметных количествах и являются, по-видимому, главным источником веществ основного характера для гусениц дубового шелкопряда (Самерсов, Горювая, 1976; Арсеньев, 1957; Тыщенко, 1976). Так как на поддержание оптимальной реакции в кишечнике дубовый шелкопряд затрачивает большое количество основных эквивалентов (катио-

нов К, Са), то необходимо постоянное их пополнение за счет содержания этих элементов в корме, так как все фитофаги элементы минерального питания не синтезируют, а получают с пищей (Кузнецов, 1948; Шилов, 1985; Проссер, 1977; Тыщенко, 1976; Smith, 1960; Самерсов, Горювая, 1976). Недостаточное поступление с кормом этих катионов может привести к чрезмерному напряжению буферных систем организма гусениц и сдвигу активной реакции кишечника и тканей в кислую сторону, т.е. в сторону ацидоза. Фактором, влияющим на возникновение ацидоза у гусениц, является также повышенное содержание фосфорных соединений в корме. Так, по данным Д.С. Смита (1960), высокое содержание фосфора в листьях пшеницы задерживало развитие и снижало плодовитость *Melanoplus bilituratus*. В.Ф. Самерсов и С.Л. Горювая (1976) установили, что питание гусениц капустной совки кормом, обогащенным фосфатами, приводит к увеличению продолжительности их развития, повышению смертности и снижению активности пищеварительных ферментов. При помощи меченого фосфора (P^{32}) установлено, что фосфор накапливается в эпителии средней кишки, в мальпигиевых сосудах, в месте их впадения в прямую кишку (Шовен, 1953).

В опытах А.Б. Арсеньева и Н.В. Бромлей (1951) при скармливании гусеницам дубового и тутового шелкопрядов листьев шелковицы и дуба, богатых фосфором, также наблюдалось накопление в кишечнике фосфорных соединений, которые подкисляют кишечное содержимое и тем способствуют возникновению ацидоза. Все это указывает на особое значение для шелкопряда уровня содержания в листьях кормовых растений К, Са, Р. Физиологическая роль меди обусловлена ее входением в состав фермента цитохромоксидазы и других ферментов, регулирующих усвоение железа, процессы роста и размножения растений и животных, тканевое дыхание и кроветворение (Чернавина, 1970; Вадковская, Лукашев, 1981; Школьник, 1974). Повышенное содержание меди оказывает токсическое действие на животных и растения (Gongatskii, Butovsky, 1998; Lebedeva, Minkina, 1998). Медь имеет тенденцию накопления в тканях насекомых (Gongatskii, Butovsky, 1998; Lebedeva, Minkina, 1998; Butovsky, 1998). В условиях гипоксии токсическое действие меди усиливалось у личинок поденки *Ephoron virgo* (Vander, Harm, Soppe, Greef, 2002).

Марганец оказывает влияние на ход окислительно-восстановительных процессов, минеральный и углеводный обмены у растений и животных. Участвует в процессе кроветворения. Ионы марганца принимают непосредственное участие в биосинтезе нуклеиновых кислот и белков, он необходим для функционирования яичников и семенников (Леннинджер, 1985; Третьяков, 2008).

Исходя из приведенных выше данных многих ученых, мы решили исследовать содержание наиболее значимых для дубового шелкопряда элементов Са, К, Р, Мп, Си в листьях и экскрементах для определения их усвоения при изменении качества корма в результате экспериментального ослабления растений. Исследования в этом направлении имеют большое значение для выявления роли физиологического состояния кормового растения в регуляции численности популяций насекомых-фитофагов.

Анализ полученных данных, приведенных в табл. 16, показал, что исследуемые нами элементы (калий, кальций, фосфор, медь и марганец) присутствуют в листьях всех кормовых растений гусениц дубового шелкопряда. Так, максимальное содержание макроэлементов характерно для дуба черешчатого. Листья березы бородавчатой и ивы корзиночной отличаются меньшим содержанием калия, кальция и фосфора по сравнению с таковыми в листьях дуба по варианту «свежий лист». В листьях березы бородавчатой и ивы корзиночной калия содержится на 12,4% меньше, а кальция примерно на 18,0% меньше по сравнению с дубом. Фосфора в листьях березы обнаружили меньше на 22,8%, а в листьях ивы – на 16,1% по сравнению с дубом. Следует отметить, что концентрации макроэлементов в листьях березы и ивы между собой отличаются незначительно.

Исследования содержания микроэлементов в листьях кормовых растений шелкопрядов по варианту опыта «свежий лист» показали следующее: у березы и ивы обнаружено марганца в 3 раза меньше, чем у дуба; содержание меди у березы не отличается от такового у дуба, а у ивы меди обнаружено на 33,0% меньше по сравнению с дубом. Установлено, что содержание элементов в листьях зависит от варианта выдержки корма. Согласно данным табл. 16, максимальная концентрация калия, кальция и фосфора отмечена в свежих листьях и при суточной выдержке ветвей дуба, березы и ивы, минимальная – при 3-суточной выдержке. Содержание меди в листьях всех кормовых растений увеличивается к 3-м суткам выдержки. А содержание марганца остается постоянным во всех вариантах опыта. Таким образом, сравнительное исследование зависимости концентрации макро- и микроэлементов от вида кормового растения показало, что лист дуба черешчатого характеризуется максимальным содержанием кальция, калия, фосфора, меди и марганца по сравнению с березой бородавчатой и ивой корзиночной. А анализ динамики макро- и микроэлементов в листьях всех кормовых растений при выдержке корма в течение 3 сут. показал, что физиологическое ослабление растений при 3-суточной выдержке срезанных ветвей характеризуется накоплением меди и уменьшением концентрации калия, кальция и фосфора. Срезанные ветви, по образному выражению В.А. Радкевича (1980), – это

умирающие растения. В.В. Кузнецов и Г.А. Дмитриев (2005) указывают, что недостаток воды и питательных веществ, а также уменьшение притока цитокининов из корня ускоряют старение листа. В нашем опыте у срезанных ветвей листья находятся в условиях прекращения притока цитокининов из корня и уменьшения количества питательных веществ и воды (табл. 17).

Согласно данным табл. 17, увеличение срока хранения срезанных ветвей до 3 суток приводит к уменьшению в листьях воды примерно на 10%. Содержание растворимых углеводов при суточной выдержке корма повышается на 4–5%, а затем неуклонно падает с увеличением срока выдержки ветвей до 3 суток. Такая же закономерность наблюдается в изменении содержания свободных аминокислот при 3-суточной выдержке корма. Количество жиров понижается примерно на 2% в листьях дуба и ивы, на 4% – в листьях березы, содержание общего и белкового азота колеблется в незначительных пределах. Следовательно, лист срезанных ветвей характеризуется подъемом содержания питательных веществ (свободных аминокислот, растворимых углеводов) в начальный период выдержки срезанных ветвей, что объясняется, очевидно, ускорением процесса гидролиза и уменьшением количества питательных веществ в конечный период выдержки, что можно объяснить оттоком питательных веществ из листьев по мере их ускоренного искусственного старения в процессе выдержки.

Итак, листья срезанных ветвей – это быстро стареющие листья и отток ионов кальция, калия, фосфора, свободных аминокислот и растворимых сахаров из таких листьев можно объяснить только процессами ускоренного, искусственно созданного старения, отмирания листа. На процессы оттока магния, кальция, калия, фосфора, азота и питательных веществ из стареющих листьев указывает ряд авторов (Кузнецов, Дмитриева, 2005; Лебедев, 1988; Полевой, Саламатова, 1991). Рассмотрим, как усваиваются минеральные элементы такого листа насекомыми на примере китайского дубового шелкопряда.

Наряду с накоплением происходит частичное выведение макро- и микроэлементов из организма гусениц. Органы выделения удаляют из гемолимфы ионы или молекулы, которые появляются в ней в значительных количествах. Неорганические ионы, играющие важную роль в экскреторной деятельности мальпигиевых сосудов, в относительно больших количествах присутствуют в первичной моче, но подвергаются обратному всасыванию в задней кишке. Однако и выделяемые наружу экскреты содержат многие неорганические соединения, в особенности соли кальция, магния, калия и др. (Тыщенко, 1976; Леннинджер, 1985).

Для определения утилизации минеральных компонентов корма необходимо их определение в экскрементах. В экскремен-

тах гусениц китайского дубового шелкопряда обнаружены калий, кальций, фосфор, марганец и медь в незначительных количествах (табл. 16). Это говорит о том, что некоторая доля этих элементов не включается в биогенные процессы в организме гусениц и выводится наружу как лишние. Следует отметить, что содержание некоторых элементов в экскрементах зависит от степени выдержки потребленного корма (табл. 16). Так, концентрация калия и фосфора в экскрементах возрастает при питании листьями 3-суточной выдержки всех кормовых растений, а содержание меди увеличивается в экскрементах при питании листом березы и ивы 3-суточной выдержки. Количество кальция и марганца в экскрементах изменяется незначительно при питании кормом разной степени выдержки. По данным табл. 18, масса потребленного гусеницами корма варьирует в зависимости от вида кормового растения: в среднем по всем вариантам опыта листьев березы гусеницами съедается больше на 24,0% по сравнению с дубом и на 26,0% – по сравнению с ивой. Следует отметить, что масса потребленного корма увеличивается к 72 ч выдержки при питании всеми видами кормовых растений, что означает ухудшение качества корма, выдержанного в течение 3 суток, и согласуется с данными табл. 19 о снижении питательности листа с увеличением срока выдержки. Анализ значений полученных коэффициентов утилизации макро- и микроэлементов по варианту «свежий лист» (табл. 19) в зависимости от вида кормовых растений показал, что установленные нами различия в содержании макро- и микроэлементов у листа дуба, березы и ивы не отражаются на процессах их усвоения. Гусеницы усваивают примерно сходное, необходимое им количество элементов минерального питания для процессов жизнедеятельности, следовательно, уровень их содержания в кормовых растениях достаточен для нормального развития. Исследование утилизации минеральных компонентов корма в зависимости от срока его хранения показало, что на начальном этапе выдержки (24 ч) усиливается усвоение калия, кальция, фосфора, меди и марганца, а затем усвоение данных элементов минерального питания из листа 72-часовой выдержки достоверно ухудшается на всех кормовых растениях (табл. 19). Наблюдаемое ухудшение утилизации макро- и микроэлементов из листьев ослабленных 3-суточной выдержкой срезанных ветвей растений гусеницами китайского дубового шелкопряда возможно объясняется оттоком из листьев калия, кальция, фосфора и накоплением в них меди. Это, вероятно, также приводит к наблюдаемому возрастанию массы потребленного гусеницами корма для компенсации недостатка элементов минерального питания, растворимых углеводов и свободных аминокислот в ослабленных растениях.

Таблица 16 – Динамика минеральных компонентов листа кормовых растений при их экспериментальном ослаблении

Вариант выдержки	Содержание элементов в пересчете на сухую массу, % (n = 15)									
	в листьях					в экскрементах				
	макроэлементы			микроэлементы		макроэлементы			микроэлементы	
	калий	кальций	фосфор	медь	марганец	калий	кальций	фосфор	медь	марганец
Дуб черешчатый										
Свежий лист (контроль)	1,61±0,03	1,95±0,01	1,85±0,02	0,0003±0,0001	0,003±0,001	0,82±0,01	1,09±0,03	1,06±0,04	0,0002±0,0001	0,0007±0,0001
24 ч	1,62±0,01	1,90±0,01*	1,57±0,01*	0,0003±0,0001	0,003±0,001	0,64±0,01*	0,85±0,01*	0,82±0,01*	0,0002±0,0001*	0,0007±0,0001
48 ч	1,53±0,01*	1,80±0,02*	1,63±0,01*	0,0003±0,0001	0,003±0,001	0,70±0,02*	0,90±0,02*	0,88±0,01*	0,0002±0,0001*	0,0008±0,0001
72 ч	1,29±0,02*	1,37±0,01*	1,53±0,01*	0,0005±0,0001*	0,003±0,001	1,01±0,03*	1,05±0,01	1,31±0,03*	0,0003±0,0001*	0,0008±0,0001
Береза бородавчатая										
Свежий лист (контроль)	1,41±0,08	1,60±0,02	1,44±0,03	0,0003±0,0001	0,001±0,001	0,65±0,01	1,01±0,04	1,07±0,01	0,0001±0,0001	0,0006±0,0001
24 ч	1,36±0,01*	1,50±0,01*	1,47±0,02	0,0004±0,0001*	0,001±0,001	0,59±0,01	1,09±0,02	1,08±0,01	0,0002±0,0001*	0,0006±0,0001
48 ч	1,23±0,01*	1,41±0,07*	1,46±0,01	0,0005±0,0001*	0,001±0,001	0,80±0,02*	1,06±0,02	1,09±0,01	0,0002±0,0001*	0,0007±0,0001
72 ч	1,13±0,01*	1,15±0,01*	1,32±0,01*	0,0005±0,0001*	0,001±0,001	0,89±0,01*	0,91±0,01*	1,16±0,01*	0,0002±0,0001*	0,0007±0,0001
Ива корзиночная										
Свежий лист (контроль)	1,41±0,05	1,60±0,01	1,55±0,01	0,0002±0,0001	0,001±0,001	0,68±0,01	0,80±0,02	0,83±0,02	0,00008±0,00001	0,0004±0,0001
24 ч	1,33±0,01*	1,65±0,05*	1,61±0,01*	0,0002±0,0001	0,001±0,001	0,58±0,02*	0,80±0,01	0,78±0,01	0,00008±0,00001	0,0003±0,0001
48 ч	1,20±0,01*	1,53±0,07*	1,46±0,01*	0,0003±0,0001*	0,001±0,001	0,63±0,01	0,93±0,01*	0,90±0,05	0,0002±0,0001*	0,0004±0,0001
72 ч	1,10±0,02*	1,20±0,01*	1,29±0,02*	0,0003±0,0001*	0,001±0,001	0,75±0,05*	0,85±0,01*	1,14±0,06*	0,0002±0,0001*	0,0006±0,0001*

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

Таблица 17 – Биохимическая характеристика листа кормовых растений дубового шелкопряда в зависимости от срока выдержки срезанных ветвей

Вариант выдержки корма	Содержание, % к сухой массе						
	вода	сухое вещество	растворимые углеводы	общий азот	белковый азот	жиры	свободные аминокислоты
Дуб							
Контроль (свежий лист)	62,23±1,65	37,77±0,64	14,14±0,22	2,97±0,01	2,42±0,01	4,84±0,01	12,54±0,11
24 ч	60,03±1,12	39,97±0,81	19,49±0,45	2,78±0,01	2,51±0,04	4,61±0,02	17,42±0,35
48 ч	58,15±0,35	41,85±1,08	16,21±0,36	2,82±0,02	2,45±0,01	3,85±0,02	16,69±0,41
72 ч	54,35±1,03	45,65±1,32	12,57±0,22	3,01±0,01	2,43±0,01	3,18±0,09	10,16±0,31
Береза							
Контроль (свежий лист)	61,77±1,21	38,23±0,37	12,44±0,25	2,71±0,02	2,45±0,03	9,05±0,08	10,42±0,32
24 ч	60,45±1,22	39,55±0,12	16,18±0,45	2,72±0,06	2,49±0,04	8,47±0,35	14,45±0,25
48 ч	55,44±0,32	44,56±1,25	13,45±0,37	2,84±0,08	2,53±0,01	6,31±0,01	13,52±0,36
72 ч	50,14±1,32	49,86±1,35	10,31±0,56	3,02±0,25	2,61±0,15	5,12±0,05	9,18±0,21
Ива							
Контроль (свежий лист)	60,31±1,41	39,69±0,91	10,11±0,24	2,82±0,04	2,67±0,02	4,25±0,01	10,78±0,15
24 ч	58,48±1,53	41,52±0,31	14,11±0,25	2,79±0,03	2,70±0,01	3,98±0,03	14,61±0,12
48 ч	55,12±1,64	44,88±0,65	10,01±0,14	2,61±0,02	2,69±0,01	2,76±0,05	11,76±0,25
72 ч	50,25±0,93	49,75±0,86	7,87±0,12	3,01±0,06	2,77±0,05	2,11±0,02	8,31±0,12

Таблица 18 – Масса корма и экскрементов гусениц дубового шелкопряда при питании листом разной степени выдержки (n = 30)

Вариант выдержки	Потребленный корм (С)	Экскременты (F)
	Сухая масса корма, г/экз.	Сухая масса экскрементов, г/особь
Дуб черешчатый		
Свежий лист (контроль)	18,3±0,22	10,8±0,11
24 ч	19,5±0,15*	8,4±0,15*
48 ч	18,2±0,10*	9,0±0,11*
72 ч	20,4±0,15*	13,4±0,15*
Береза бородавчатая		
Свежий лист (контроль)	22,1±0,17	12,2±0,12
24 ч	24,1±0,15*	11,2±0,10*
48 ч	25,8±0,18*	15,5±0,17*
72 ч	30,2±0,25*	22,5±0,15*
Ива корзиночная		
Свежий лист (контроль)	18,3±0,21	12,2±0,15
24 ч	18,5±0,14	8,6±0,16*
48 ч	17,4±0,15*	9,9±0,15*
72 ч	20,8±0,12*	15,3±0,13*

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

Таблица 19 – Утилизация макро- и микроэлементов растений различной степени выдержки гусеницами китайского дубового шелкопряда (n = 30)

Вариант выдержки	Коэффициент утилизации, %				
	макроэлементы			микроэлементы	
	калий	кальций	фосфор	медь	марганец
Дуб черешчатый					
Свежий лист (контроль)	68,9±4,21	66,6±2,81	60,7±2,30	71,4±1,65	84,2±3,20
24 ч	83,8±2,25*	81,0±4,17*	77,4±2,10*	90,0±2,80*	90,0±1,56
48 ч	78,6±1,49*	75,7±3,15*	70,3±1,16*	90,0±2,15*	86,2±2,13
72 ч	50,0±2,18*	51,0±1,27*	44,1±1,55*	84,6±1,40*	50,3±1,45*
Береза бородавчатая					
Свежий лист (контроль)	74,2±3,15	62,8±2,55	59,4±2,18	85,7±2,81	65,0±1,10
24 ч	75,9±2,10	66,6±1,51	65,7±1,49*	88,8±1,21	65,0±1,35
48 ч	62,5±1,85*	55,5±1,15*	54,4±1,25*	76,9±2,16*	66,6±2,15
72 ч	41,2±1,25*	42,8±1,45*	30,0±3,17*	73,3±1,46*	46,7±2,71*
Ива корзиночная					
Свежий лист (контроль)	69,2±2,15	65,5±1,25	64,3±4,25	75,0±2,10	75,0±1,63
24 ч	80,0±2,33*	76,6±2,90*	76,6±3,17*	82,5±1,45*	85,0±2,55*
48 ч	71,4±1,85	66,5±1,43	64,9±2,10	80,0±1,30*	80,2±2,17*
72 ч	52,2±1,47*	48,0±3,20*	25,0±2,25*	66,6±1,40*	50,1±3,16*

* Достоверность различий при $P \leq 0,05$

Усиление поглощения макро- и микроэлементов гусеницами из корма на начальных стадиях ослабления (при 24–48-часовой выдержке срезанных ветвей) можно объяснить активацией процессов жизнедеятельности растений при попытке преодоления стресса, вызванного ускоренным искусственным старением листа и активацией процессов жизнедеятельности гусениц при питании более питательным кормом, каким является лист после суточной выдержки срезанных ветвей.

Установлено улучшение утилизации элементов минерального питания гусеницами из корма начальных стадий ослабления (24–48-часовой выдержки) и ухудшение их утилизации при питании листом 72-часовой выдержки на всех кормовых растениях.

Подъем содержания свободных аминокислот и растворимых углеводов в начальный период ослабления кормового растения улучшает питательные свойства корма, что возможно, является причиной улучшения усвоения элементов минерального питания. Установленное уменьшение содержания в листьях калия, кальция, фосфора, свободных аминокислот и растворимых углеводов при 3-суточной выдержке срезанных ветвей ухудшает питательные свойства кормовых растений и возможно является причиной ухудшения утилизации элементов минерального питания гусеницами дубового шелкопряда.

2.5. Анализ формирования очагов массового размножения дендрофильных чешуекрылых на северо-востоке Беларуси

2.5.1. Условия формирования очагов массового размножения совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки

Исследования, проведенные нами по изучению причин возникновения и условий формирования очагов массового размножения листогрызущих чешуекрылых на территории Белорусского Поозерья характеризуется следующим фактическим материалом. В 1993 году в дубравах Дисненского лесхоза Витебской области был зарегистрирован резкий подъем численности зеленой дубовой листовертки, который продолжался и в 1994 году, а в 1995 г. подъем численности уменьшился, но начиная с 1996 г. численность зеленой дубовой листовертки вновь возросла и сохранила высокие значения до 2000 г. включительно (рис. 8).

Рост размеров популяции зеленой дубовой листовертки в дубравах Дисненского лесхоза происходил за счет увеличения

выживаемости на гусеничной стадии развития. Так, выживаемость гусениц первого возраста на начальной фазе вспышки возросла в 5 раз по сравнению с контролем (табл. 20). В 1995 году произошло достоверное снижение жизнеспособности гусениц первого возраста, контрольные значения превысились только в 3 раза, а по сравнению с 1994 годом жизнеспособность гусениц снизилась на 24%. Начиная с 1996 года, опять зафиксирован значительный, почти на 30% превышающий 1995 год, рост выживаемости гусениц. Эта вторая волна вспышки массового размножения зеленой дубовой листовертки продолжается по настоящее время (2000 г.).

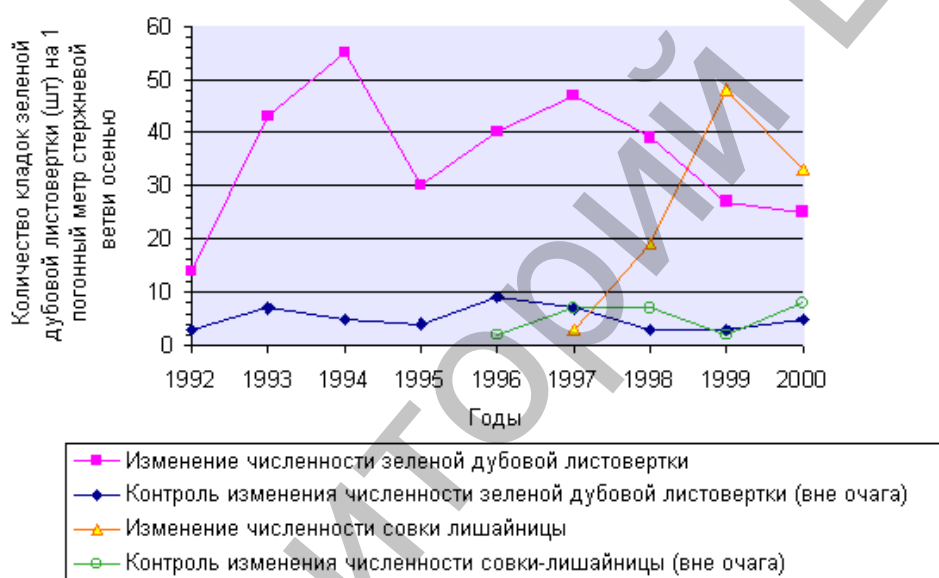


Рисунок 8 – Динамика вспышек массового размножения насекомых-филлофагов в Белорусском Поозерье.

Одновременно с уменьшением смертности возрастает скорость развития гусениц (продолжительность развития гусениц сокращается примерно на 10–15 суток по сравнению с контролем). Наблюдается многолетний устойчивый рост массы куколок в очаге по сравнению с контролем, что сопровождается достоверным, почти на 50% по сравнению с контролем увеличением плодовитости (табл. 20). По данным многих исследователей массовые размножения этой листовертки затягиваются на 10 и даже на 20 лет (Ефремова, 1973; Прокопенко, 1975; Gasov, 1925). В Воронежской области ее вспышка продолжалась 7–8 лет (Егоров, Рубцова, Соложеникина, 1961) в Подмосковье – 6–7 лет (Воронцов, 1974; Знаменский, 1975); в ФРГ – 10 лет (Schütte, 1957). В Закарпатье очаги этой листовертки не затухали на протяжении

10 лет (Логойда, 1969). Ареал этой листоветки, опасного и распространенного вредителя дубрав, охватывает всю Западную Европу, в Восточной простирается на север до Ленинградской области, на восток – до Урала, встречается в горных лесах Кавказа и Крыма, в лесостепях (Рубцов, Рубцова, 1984).

Согласно предсказанному П.М. Рафесом (Рафес, 1980) природному механизму трансформации энергии атмосферных процессов в физиологическое состояние деревьев, необходимо проанализировать количественные характеристики атмосферных процессов, индуцировавших вспышки массового размножения зеленой дубовой листоветки на территории Дисненского лесхоза.

Таблица 20 – Показатели физиологического состояния насекомых-вредителей в процессе развития очагового состояния кормовых растений на территории Белорусского Поозерья

Насекомое	Годы	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	
	фаза вспышки	межвспышечный период	начальная	продромальная	эруптивная	продромальная	продромальная	эруптивная	эруптивная	эруптивная	
зеленая дубовая листоветка	Выживаемость гусениц I возраста, %	20,3	80,5	86,3	62,9	90,1	87,9	76,5	70,8	71,6	
	контроль	17,4	15,2	20,4	22,3	16,9	13,5	16,7	21,4	22,8	
	продолжительность развития гусениц, сут.	36,1	20,5	21,6	27,7	20,9	23,4	24,1	22,3	22,2	
	контроль	37,2	39,1	36,4	35,2	34,3	37,9	35,1	36,8	36,6	
	масса куколок, г	0,033	0,055	0,061	0,043	0,057	0,056	0,055	0,052	0,059	
	контроль	0,039	0,037	0,041	0,035	0,036	0,033	0,045	0,042	0,036	
	плодовитость, шт.	42,9	96,3	124,5	119,1	127,4	127,3	126,5	107,1	119,6	
	контроль	50,5	59,2	51,6	54,5	69,1	66,3	55,2	48,1	49,7	
совка-лишайница	фаза вспышки	межвспышечный период					начальная	продромальная	эруптивная	кризисная	
	Выживаемость гусениц I возраста, %	–	–	–	–	–	55,6	81,5	89,6	49,6	
	контроль	–	–	–	–	–	20,1	21,5	18,6	23,6	
	продолжительность развития гусениц, сут.	–	–	–	–	–	42,9	40,1	44,8	50,3	
	контроль	–	–	–	–	–	53,8	55,6	58,1	56,7	
	масса куколок, г	–	–	–	–	–	0,24	0,26	0,28	0,21	
	контроль	–	–	–	–	–	0,16	0,18	0,17	0,18	
	масса куколок, г	–	–	–	–	–	96,5	121,3	119,7	–	
	контроль	–	–	–	–	–	43,4	40,9	54,5	–	

Анализ погодных ситуаций в годы, предшествующие вспышке, показал, что за три года до начала вспышки наблюдалась весенняя засуха – $S_B = 0,55$ (табл. 20), но она не оказала влияния на физиологическое состояние растений в такой степени, чтобы вызвать очаговое состояние (рис. 9).

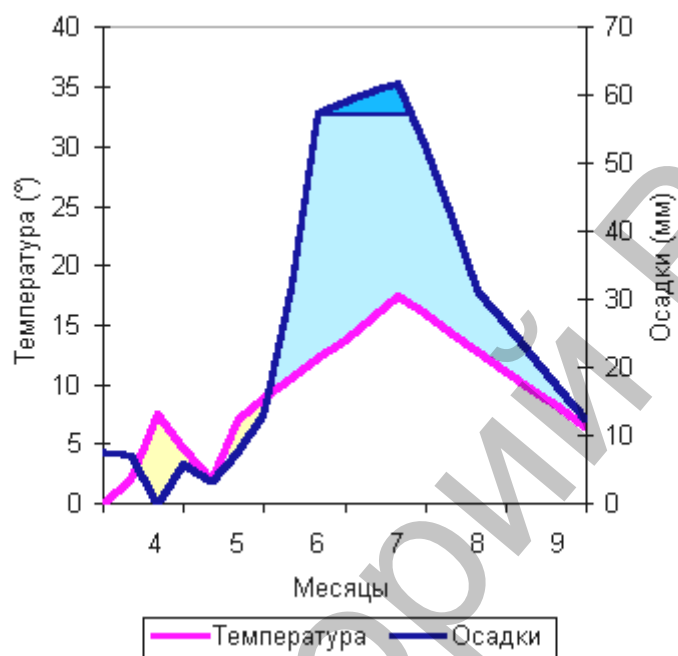


Рисунок 9 – Климатодиаграмма 1990 г.

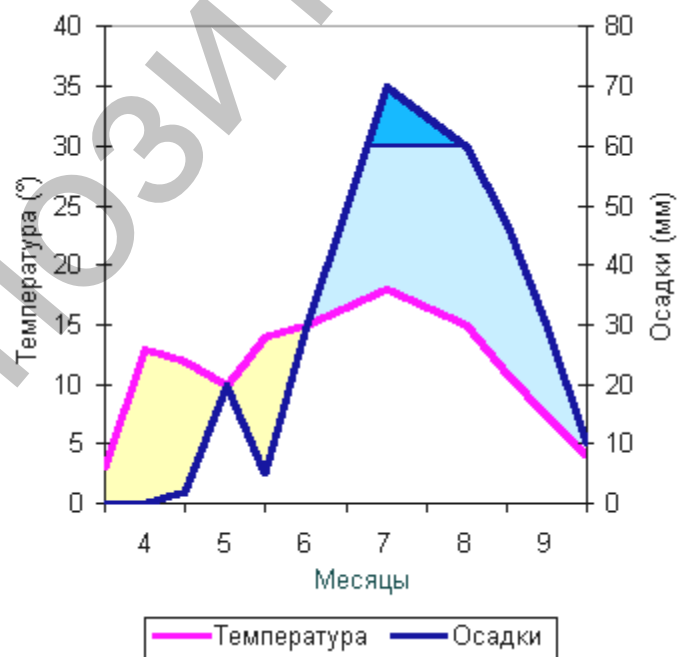


Рисунок 10 – Климатодиаграмма 1992 г.

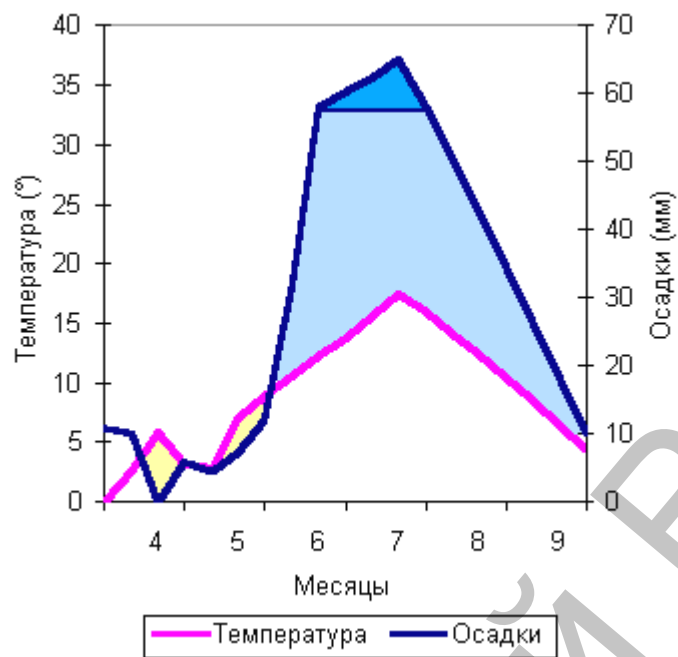


Рисунок 11 – Климатодиаграмма 1993 г.

Таблица 21 – Величины зимне-весенних и летне-осенних засух, вызвавших вспышки массового размножения листогрызущих насекомых на территории Белорусского Поозерья

Год учета	Год возникновения вспышки	Зимняя засуха K_3	Весенняя засуха S_B	Скорость перехода от зимней к весенней погоде V	Зимне-весенняя засуха $S_{3B}=K_3S_BV$	Летняя засуха $H_{л+и}$	Осенняя засуха $H_{а+с}$
1990	зеленой дубовой листовертки	0,67	0,55*	1,0	0,33	0,11	0,14
1991		1,16	0	1,0	1,16	0,12	0,17
1992		1,20	4,5*	2,2	11,9*	0,15	0,17
1993		2,5	0,50*	4,5	6,18*	0,12	0,16
1994	новая волна вспышки зеленой дубовой листовертки совки-лишайницы	1,3	2,5*	3,0	8,58*	0,10	0,13
1995		0,55	0	1,0	0,55	0,04*	0,06*
1996		1,26	1,7*	4,5	9,6*	0,06*	0,07*
1997		1,5	3,0*	4,0	18,0*	0,06*	0,07
1998		3,12	0,2	1,0	0,62	0,07*	0,08*
1999		0,56	0	1,0	0,56	0,05*	0,07*
2000		0,60	2,3*	1,0	1,38	0,04*	0,03*

Примечание: * – величины коэффициентов, указывающие на наступление засух.

За год до возникновения вспышки наблюдалась сильная зимне-весенняя засуха $S_{ЗВ} = 11,9$ (рис. 10), тогда как для развития очагового состояния кормовых растений непарного шелкопряда достаточно значений $S_{ЗВ} \geq 6$ [13, 106]. В год начала вспышки массового размножения зеленой дубовой листовертки также наблюдалась зимне-весенняя засуха $S_{ЗВ} = 6,18$ (рис. 11), причем скорость перехода от зимней к весенней погоде – V – приближалась к максимальным значениям (табл. 21).

Этот элемент погодных ситуаций имеет очень важное значение в переходе насаждений в «очаговое состояние», так как последствия зимней засухи усугубляются быстрым переходом от отрицательных к высоким положительным температурам за короткий промежуток времени (рис. 12, 13). Причем зимне-весенняя засуха вызывает переход насаждений в очаговое состояние только в том случае, если фактор V вступает в действие не позднее, чем через месяц после окончания зимних морозов: по-видимому, последствия зимней засухи деревья испытывают в течение месяца. Водный стресс, вызванный засухой 1993 года усугубился зимне-весенней засухой 1994 года, что способствовало нарастанию численности вредителя на ослабленном засухами кормовом растении (табл. 21, рис. 18). О том, что растение находится в состоянии водного стресса, вызванного чередующимися друг за другом зимне-весенними засухами, свидетельствуют данные о содержании воды и количественных изменениях растворимых углеводов и свободных аминокислот в листьях растений (рис. 15–17).

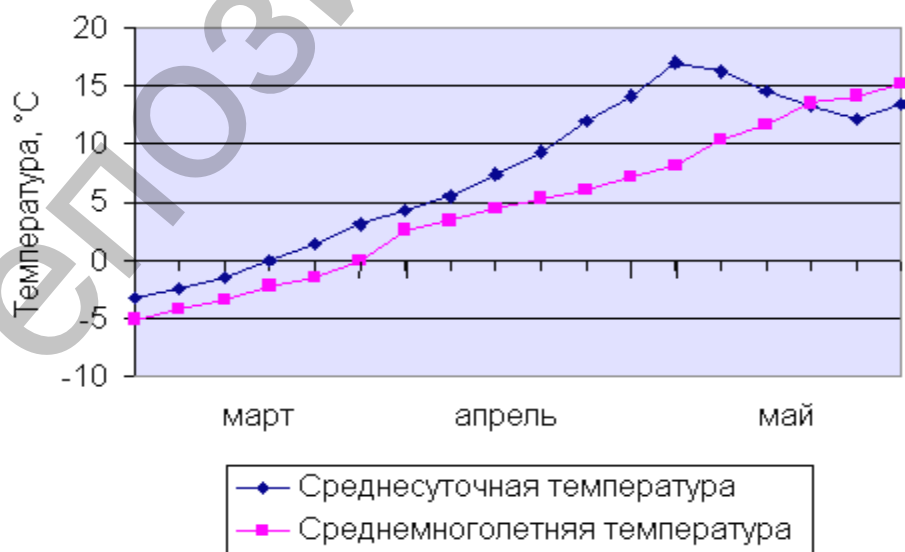


Рисунок 12 – Ход среднесуточных температур (v) на территории Витебской области в марте–мае 1990, 1991, 1995, 1998, 1999, 2000 гг. (5, 10, 15, 20, 25, 30 число каждого месяца).

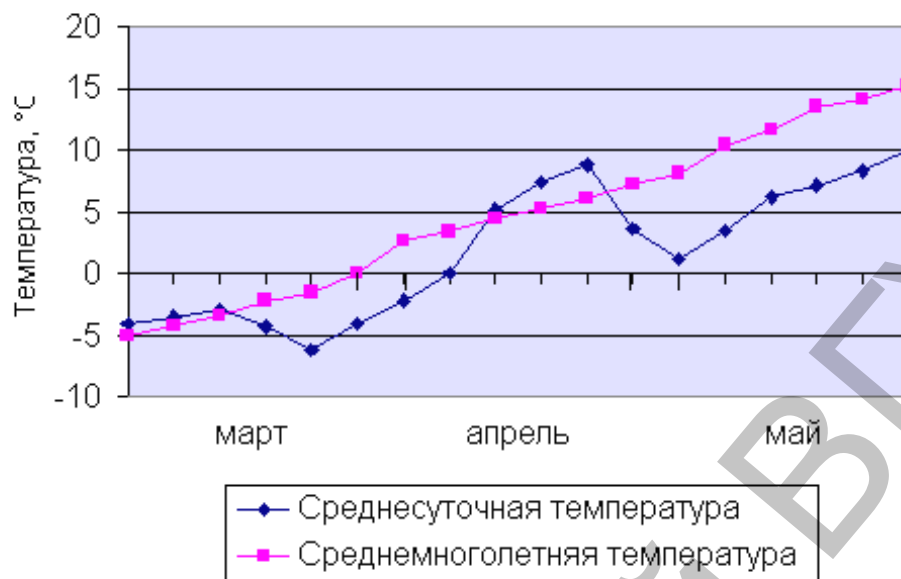


Рисунок 13 – Ход среднесуточных температур (v) на территории Витебской области в марте–мае 1993, 1996, 1997 гг. (5, 10, 15, 20, 25, 30 число каждого месяца).

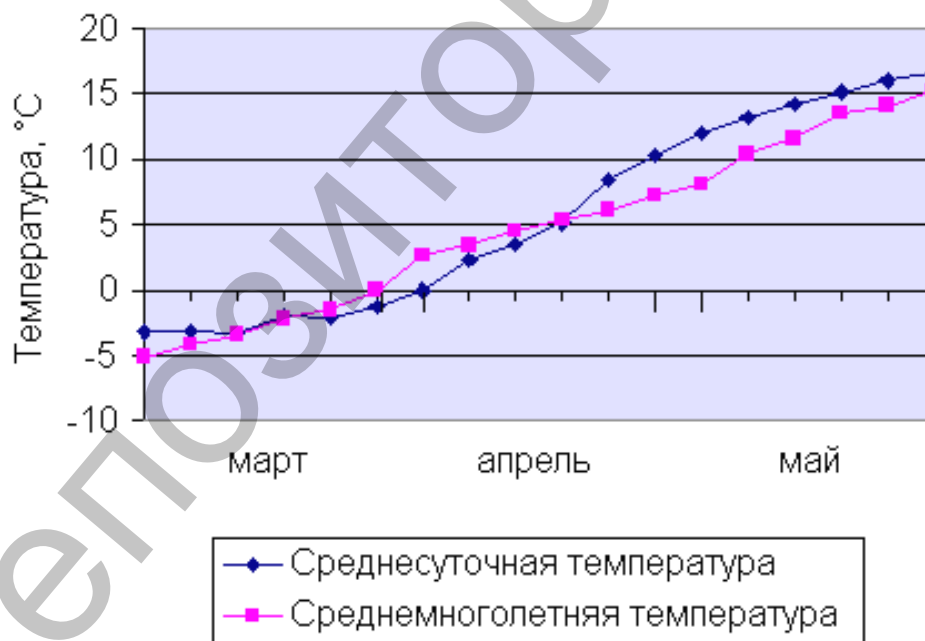


Рисунок 14 – Ход среднесуточных температур (v) на территории Витебской области в марте–мае 1992, 1994 гг. (5, 10, 15, 20, 25, 30 число каждого месяца).

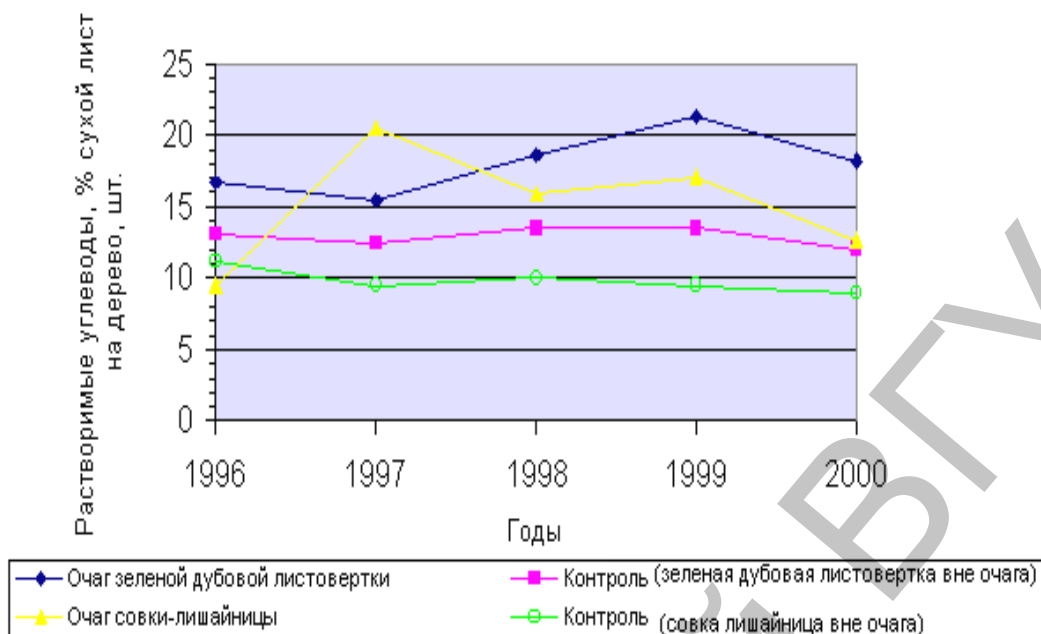


Рисунок 15 – Динамика содержания растворимых углеводов в зависимости от интенсивности очагового состояния дубовых насаждений.

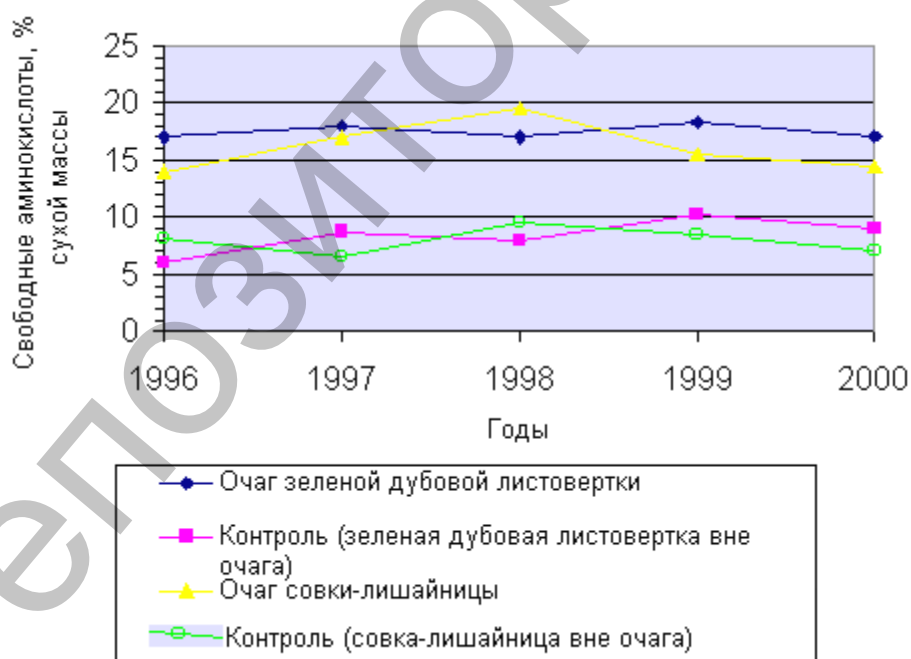


Рисунок 16 – Динамика содержания свободных аминокислот в листьях дуба в зависимости от интенсивности его очагового состояния.

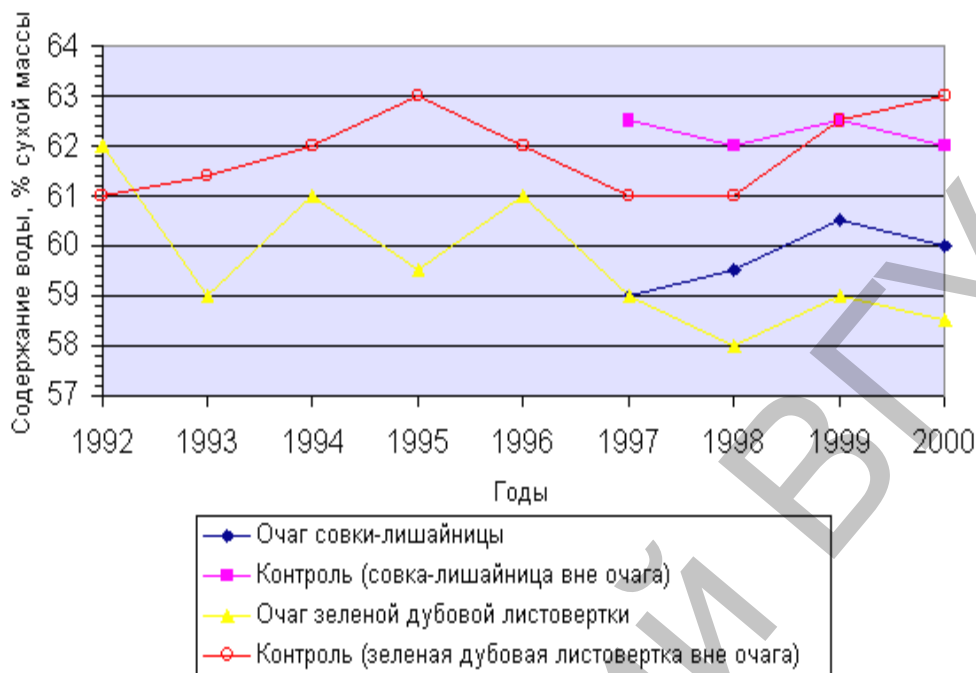


Рисунок 17 – Содержание воды в листьях дуба на протяжении существования очагов массового размножения некоторых чешуекрылых в Белорусском Поозерье.

Уровень содержания низкомолекулярных органических соединений в листьях дуба из очага зеленой дубовой листовертки на 9–10% превышает их содержание в листьях дуба вне очага (рис. 15, 17). Более низкий уровень содержания воды в листьях дуба из очагов филлофагов поддерживается на протяжении всего времени существования очагов (рис. 17). Таким образом, эти различия сохраняют стабильность на протяжении нескольких лет, что свидетельствует о длительности «очагового состояния» дуба черешчатого на территории Дисненского лесхоза.

Длительность особого очагового состояния дуба поддерживается сочетанием нескольких зимне-весенних засух и критическими значениями V в 1992, 1993, 1994, 1996 и 1997 годах (табл. 21, рис. 12–14, 19, 20). Причем отсутствие засухи в 1995 году сопровождалось уменьшением жизнеспособности гусениц первого возраста (табл. 20) и снижением численности вредителя в целом (рис. 8).

Новая волна вспышки численности зеленой дубовой листовертки произошла после зимне-весенней засухи 1996 года, которая характеризовалась высокими значениями V . Следует также отметить, что в этом году наблюдалась летне-осенняя засуха (рис. 8, 19).

Выживаемость гусениц первого возраста в 1996 году увеличилась почти на 30% по сравнению с этим показателем в 1995 году, численность популяции опять стала нарастать, наблюдалось дальнейшее развитие особого «вспышечного состояния» популяции зеленой дубовой листовертки, которое характеризуется повышенной выживаемостью, увеличенной плодовитостью и ускоренным ростом и развитием особей.

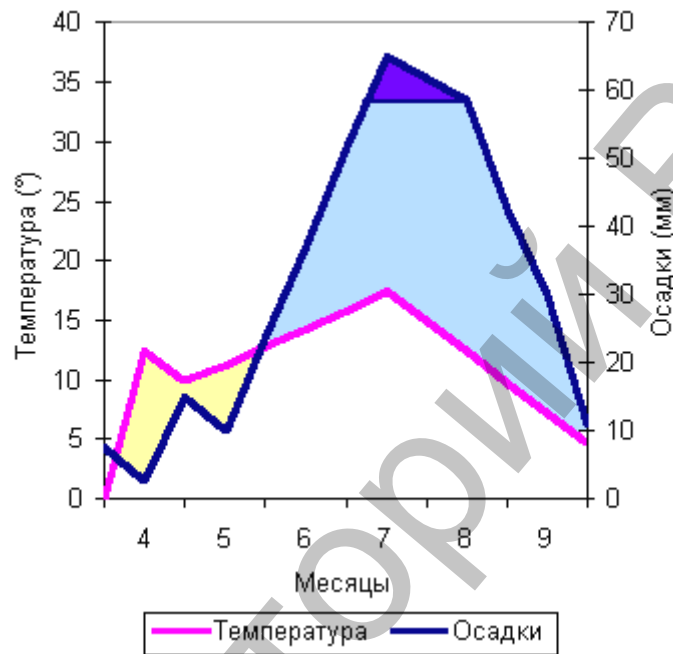


Рисунок 18 – Климатодиаграмма 1994 г.

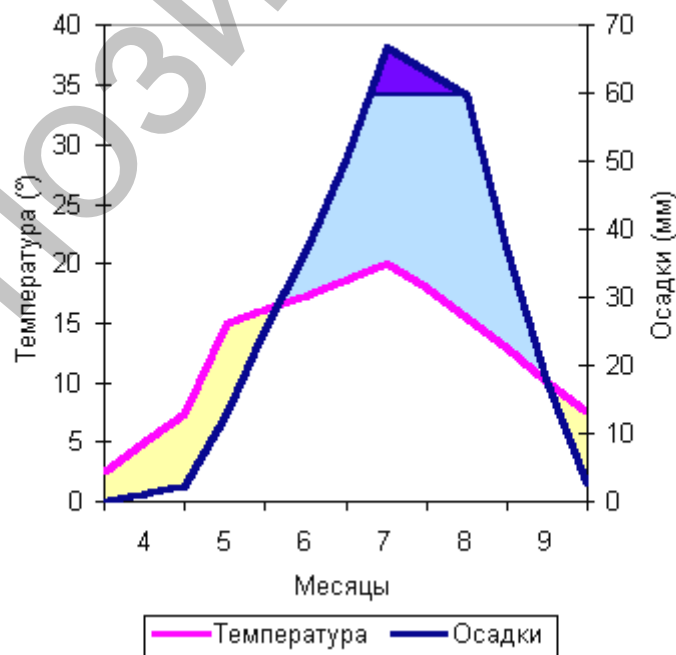


Рисунок 19 – Климатодиаграмма 1996 г.

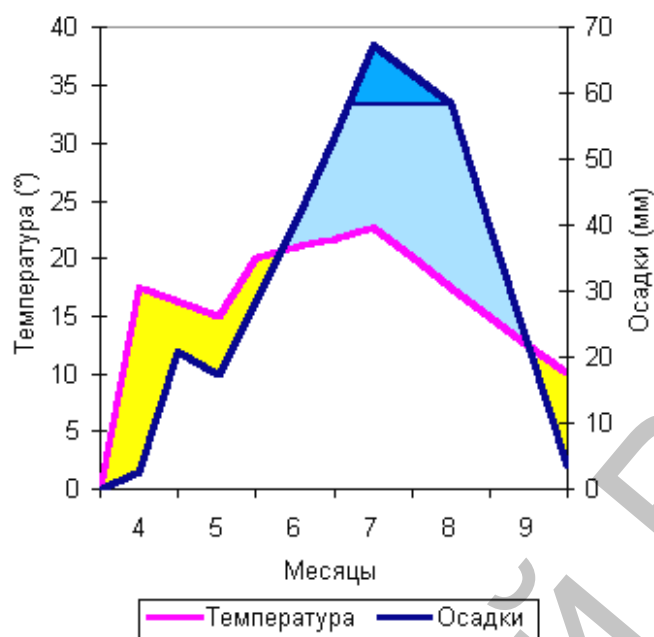


Рисунок 20 – Климатодиаграмма 1998 г.

Очевидно, в период всплеск массового размножения насекомых приобретают значительно большие физиологические возможности в преодолении защитных реакций кормовых растений. Поэтому особую ценность, на наш взгляд, приобретает изучение адаптаций насекомых к существованию на физиологически ослабленных растениях с использованием искусственного ослабления растений в результате выдержки срезанных ветвей в течение 3 суток.

Таким образом, сочетание нескольких специфических климатических факторов, а именно: двух последовательно идущих друг за другом зимне-весенних засух, сопровождающихся быстрым наступлением жаркой сухой погоды после зимних холодов вызывает дефицит водоснабжения у древесных растений. Для преодоления водного стресса у растений возникает особое физиологическое состояние, характеризующееся максимальными затратами энергии на синтез соединений, препятствующих обезвоживанию, – растворимых углеводов и свободных аминокислот, с соответственным уменьшением затрат энергии на защитные вещества против насекомых-фитофагов, что экономит энергию на поддержание роста корней в условиях засухи.

Интересно отметить, что, по данным многих исследователей (Рожков, 1965; Пиндюра, Плешанов, 1975; Гирс, 1982; Эпова, Плешанов, 1995; Ченикалова, Глазунова, 1996; Habermann, Ott, 1995), угнетенные в росте сосны и лиственницы, растущие на болотных почвах, также накапливают в хвое большее количество растворимых углеводов, чем деревья, растущие в оптимальных

условиях, что связано с неблагоприятными условиями существования корневых систем. Кроме этого у ослабленных хвойных пород наблюдается нарушение оттока растворимых углеводов из хвои, что приводит к их накоплению (Гирс, 1982). В результате у растения развивается особое физиологическое состояние, по образному выражению А.С. Рожкова (1965) «очаговое состояние», химизм которого наиболее оптимален для ускоренного развития и размножения насекомых-фитофагов, многие из которых многократно увеличивают свою численность в течение двух-трех поколений и дают вспышку массового размножения. Вспышки массового размножения свойственны насекомым, развивающимся на живых растениях, т.е. эволюционно более молодой группе. Это явление более прогрессивное по сравнению с обычным увеличением численности, оно характерно для видов, обладающих обширным ареалом и, следовательно, максимальной конкурентной мощностью. Их способность использовать циклически возникающие «очаговые состояния» кормовых растений для поддержания самой высокой средней численности по сравнению с другими видами позволяет господствовать на обширных территориях и выигрывать конкуренцию за кормовые ресурсы с другими филофагами.

Д.Ф. Руднев (1958, 1962) считал, что изменение качества пищи под влиянием погодных, почвенных и антропогенных факторов – это главная причина в колебании численности насекомых-фитофагов, способных к быстрому наращиванию численности и поэтому получивших статус вредителей. Но циклические погодные ситуации, изменяющие биохимический состав тканей растений и способствующие тем повышению выживаемости популяций насекомых-фитофагов, охватывают большие площади и влияют на всех растительных насекомых биоценоза, но вспышки массовых размножений встречаются не везде и не у всех видов. Очевидно, имеются еще какие-то неучтенные, неизвестные нам факторы из группы модифицирующих, которые способствуют переходу популяций насекомых-фитофагов во вспышечное состояние. Возможно, надо установить последовательность воздействия факторов, как это было сделано при изучении влияния зимне-весенней засухи на возникновение очагового состояния растений. Но и зимне-весенняя засуха, охватывая обширные площади, вызывает состояние водного стресса не у всех растений одного вида в пределах ареала. Так, например, в Дисненском лесхозе первичный очаг массового размножения зеленой дубовой листовертки возник только в Язвенской дубраве. Следовательно, условия произрастания растений, из которых состав и

химизм почвы являются ведущими, также относятся к группе модифицирующих факторов, включающих механизм массового размножения, в данном конкретном случае – зеленой дубовой листовертки. Анализ собранных нами данных о почвенных и лесорастительных условиях в очаге массового размножения зеленой дубовой листовертки показал, что при прочих равных условиях с контролем – по возрасту, составу, бонитету, полноте дубовые насаждения, произрастающие в очаге, испытывают недостаток элементов минерального питания (табл. 22). Почвы в очаге характеризуются также более кислой реакцией почвенного раствора, меньшим содержанием гумуса (табл. 22). По типу почвы в очаге и вне очага относятся к серым лесным почвам, но минеральный состав их различен. Анализ лесотаксационных параметров древостоев в различных очагах насекомых-вредителей, проведенный рядом исследователей (Руднев, 1962; Ханисламов, Гирфанова, Яфаева, 1958; Воронцов, 1977; Ильинский, 1961; Колтунов, 1993; Максимов, 1999), показал, что формирование очага массового размножения мало зависит от значений плотности древостоев, микрорельефа и возраста растений, но минеральный состав почв, их кислотность, мощность гумусового слоя влияет на расположение корневых систем.

На бедных почвах деревья имеют поверхностные корневые системы (Миронов, 1981). Следовательно, на таких почвах скорость развития и интенсивность реакции древостоев на наступление засухи будет наиболее выраженной. На разных почвах скорость наступления физиолого-биохимических сдвигов у растений в ответ на воздействие стресса будет различна. Так, Е.В. Колтунов (1993) обнаружил, что древостои на наиболее бедных почвах сильнее и в первую очередь повреждаются непарным шелкопрядом. У этих древостоев обнаружена более интенсивная реакция на наступление засухи (климатический стресс), чем у древостоев на богатых почвах. Сходные данные получены С.А. Максимовым (1997) для шелкопряда-монашенки.

Таким образом, влияние циклических зимне-весенних засух на трофические свойства кормовых растений насекомых-фитофагов реализуется только на маломощных, обедненных по минеральному составу почвах. Итак, засуха резко изменяет качество корма в сторону оптимума для насекомых-фитофагов в первую очередь на бедных почвах, и именно на таких участках ареала возникают первичные очаги хвое-листогрызущих эволюционно молодых видов насекомых.

Таблица 22 – Структурно-функциональные особенности древостоев в очагах массового размножения насекомых-фитофагов

Вариант	Площадь, га	Возраст, лет	Состав	Полнота	Класс бонитета	Гумус, %	рН почвы	Содержание, мг/100 г почвы		
								N	K ₂ O	P ₂ O ₅
Зеленая дубовая листовертка										
очаг	51,9	160	8 Д. 10 С.	0,8	2,5±0,35	20,8±0,32	5,4±0,05	46,3±1,25	1008,9±4,13	16,5±10,55
вне очага	50,1	140	5 Д. 3 С. 2 Ос.	0,8	2,5±0,35	25,8±0,75	6,1±0,27	64,5±1,12	127,3±3,47	20,2±0,45
Совка-лишайница										
очаг	20,5	45	8 Д. 10 С.	0,8	2,5±0,31	22,2±0,54	5,1±0,27	34,7±0,51	71,9±0,74	63,5±1,3
вне очага	16,9	40	7 Д. 3 С. 3Ос.	0,8	2,5±0,31	28,5±0,43	6,3±0,06	58,3±0,49	99,8±0,86	22,0±0,39

Изучение причин формирования очага другого вида чешуекрылых – совки-лишайницы – показало, что здесь механизм реализации вспышки массового размножения несколько иной. Согласно данным табл. 21, зимне-весенние засухи и критические значения V – 1992, 1993 и 1994 гг., индуцировавшие вспышки размножения зеленой дубовой листовертки, не оказали влияния на биохимический состав дубовых насаждений Придвинского заказника в виде «очагового состояния», хотя состав почв очага совки-лишайницы схож с таковым у зеленой дубовой листовертки (табл. 22). Но следует обратить внимание на то, что в годы, предшествовавшие вспышке (1995, 1996) и в год начала массового размножения (1997) наблюдалось совпадение зимне-весенних и летне-осенних засух, о чем свидетельствуют значения гидротермических коэффициентов $H_{и+и} < 0,09$ и $H_{а+с} < 0,09$ и $S_{зв} > 6$ (табл. 21).

Очевидно, только такое сочетание нескольких видов следующих друг за другом засух оказывает отрицательное влияние на функционирование корневых систем дубовых насаждений в данном случае и возникает «очаговое состояние» кормового растения совки-лишайницы, сходное с очаговым состоянием дуба в очаге зеленой дубовой листовертки, о чем свидетельствуют данные о содержании воды, свободных аминокислот и растворимых углеводов в листьях дуба из очага совки-лишайницы (рис. 15–17). Такое очаговое состояние дубовых насаждений на территории Придвинского заказника более кратковременно, чем в очаге зеленой дубовой листовертки. Оно возникло в 1997 году, что повлекло за собой резкое возрастание численности гусениц (рис. 11) за счет увеличения их выживаемости в оптимальных кормовых условиях (табл. 20). О том, что трофические свойства растений в очаговом состоянии приближаются к оптимуму, свидетельствуют полученные нами экспериментальные данные об эффективности потребления и усвоения корма, обладающего повышенным содержанием аминокислот и сахаров в результате искусственного ослабления путем выдержки срезанных ветвей на протяжении 24–48 часов (гл. 2). К 1999 году численность вредителей достигла максимума (эруптивная фаза), а уже в 2000 году наблюдалось значительное уменьшение жизнеспособности гусениц и соответственно падение их численности (табл. 20, рис. 11, 21), что, возможно, связано с началом выхода кормового растения из очагового состояния, на что указывают значения концентраций растворимых углеводов и свободных аминокислот в листьях кормового растения из первичного очага совки-лишайницы (рис. 15, 16). Данные о степени дефолиации крон дубовых насаж-

дений в очагах массового размножения совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки также указывают на кратковременность существования очага второго изучаемого нами вида вредителя дуба – совки-лишайницы (рис. 18).

Степень объедания листвы гусеницами зеленой дубовой листовертки достигает 40–45% и сохраняет тенденцию к стабилизации достигнутого уровня, а повреждение листвы гусеницами совки-лишайницы не превышает 10% и имеет ясно выраженную тенденцию к снижению. На примере изучения механизмов возникновения вспышки массового размножения у зеленой дубовой листовертки и совки-лишайницы на территории Белорусского Поозерья можно выявить следующие закономерности. Во-первых, и в том, и в другом случае определенный подбор и последовательность климатических факторов в виде различных засух вызывает состояние водного стресса у древесных растений. В результате возникает особое физиологическое состояние растений, все аспекты которого еще до конца не изучены, так как не выявлен весь спектр модифицирующих факторов, вызывающих особое «очаговое состояние» древесных пород. Так, например, очаговое состояние дуба черешчатого на изучаемой нами территории для разных видов чешуекрылых вызывается разным набором климатических факторов.

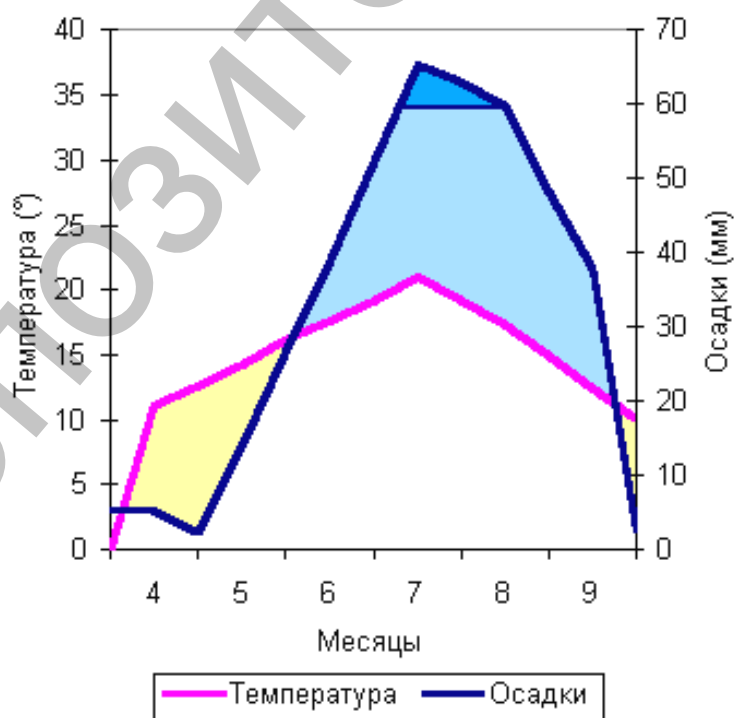


Рисунок 21 – Климатодиаграмма 2003 г.

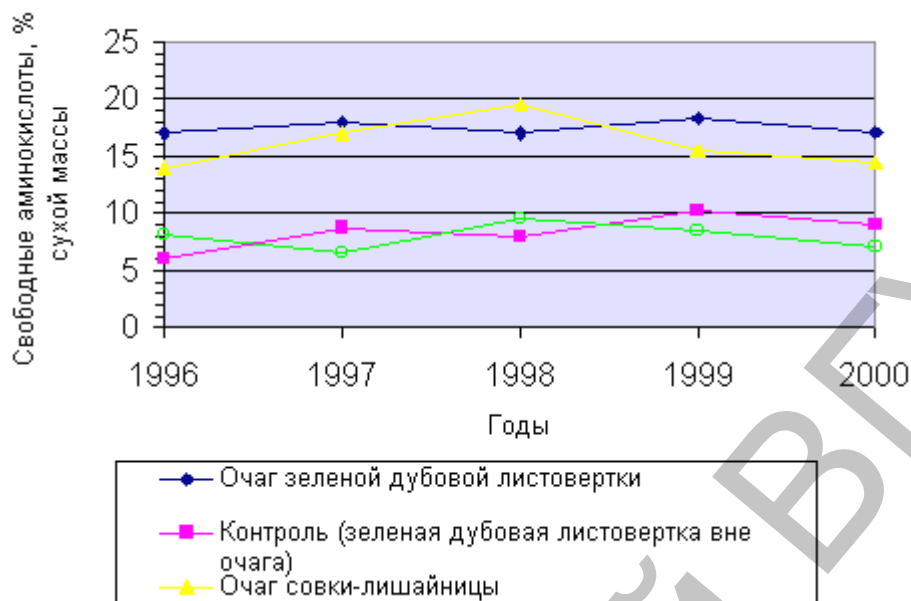


Рисунок 22 – Динамика содержания свободных аминокислот в листьях дуба в зависимости от интенсивности его очагового состояния.

В научной литературе нет полных сведений о переходе всех популяций изучаемых видов во «вспышечное состояние» на всех подходящих по почвенным условиям участках ареала, где может развиваться очаговое состояние растений; следовательно, нет возможности говорить об универсальности механизма возникновения очагового состояния растений.

Во-вторых, для более полного понимания механизма возникновения «очагового состояния» растений, существенным моментом которого является изменение качественного и количественного состава вторичных метаболитов, необходимо большое количество экспериментальных данных как о временной и пространственной динамике содержания аллелохимиков в растениях, так и о влиянии данных веществ на физиологическое состояние насекомых-фитофагов во «вспышечном состоянии» и вне его.

В-третьих, почти нет данных о влиянии насекомых-фитофагов на растения, находящиеся в «очаговом состоянии», хотя взаимосвязь компонентов системы фитофаг–кормовое растение во всех возможных аспектах биологии как одного, так и другого несомненна, но обратные связи между ними мало изучены.

Известно, что повреждение деревьев филлофагами приводит к снижению прироста побегов и стволовой древесины (Рожков, 1965; Плешанов, 1982; Колтунов, 1993). Причиной снижения ростовых процессов считается недостаток продуцирования фотоассимилятов листвой. Кроме снижения скорости биосинтеза наблюдаются более глубокие нарушения метаболизма у повреж-

денных насекомыми деревьев, заключающиеся, в частности, в повышении содержания свободных аминокислот в 2,1 раза по сравнению с хвоей здоровых деревьев пихты (Каверзина, 1979).

Качественный состав аминокислот хвои после частичной дефолиации крон пихты сибирским шелкопрядом становится богаче, чем в хвое здоровых деревьев: в поврежденной хвое – 11 аминокислот, в неповрежденной – 8, часть из которых в следовых количествах (Гирс, 1982).

Наряду с возрастанием синтеза аминокислот, синтез углеводов при частичной дефолиации хвойных уменьшается (Мокроносов, Иванова, 1971). По данным Л.Н. Каверзиной (1973), количество крахмала, так же, как и растворимых углеводов, снижается пропорционально степени повреждения деревьев. Это объясняется тем, что при снижении листовой массы из ассимилирующей хвои отток углеводов идет интенсивнее, чем у здоровых деревьев.

Нет сомнения в том, что при дефолиации происходит нарушение корнелистовых отношений, изменяющее водный режим растений.

Сведения о водном режиме растений, поврежденных филлофагами, малочисленны. Наиболее хорошо изменения водного режима хвои изучены у лиственницы (Рожков, 1965; Васильева, Плешанов, 1975; Плешанов, Щербатюк, Орехова, Эпова, 1978; Гирс, 1982; Васильева, 1995). При частичной дефолиации ее крон происходит понижение содержания воды в хвое, что связано, вероятно, с дополнительным испарением влаги из мест повреждения. Но, с другой стороны, уменьшение площади испарения за счет дефолиации, особенно у широколиственных пород, должно уменьшать водный стресс растений от засухи и этим способствовать их выходу из «очагового состояния».

Как влияет на водный режим растения соотношение процессов уменьшения площади транспирации при частичной дефолиации и увеличение испарения поврежденными листьями? Полученные нами данные о содержании влаги в листьях деревьев различной степени дефолиации в очаге массового размножения зеленой дубовой листовертки позволяют сделать некоторые предположения по этому вопросу (табл. 23). Так, нами установлено, что содержание воды в листьях деревьев, подвергшихся наибольшему объеданию (40% дефолиации), уменьшается почти на 5% по сравнению с контролем, хотя контрольные деревья произрастают в зоне действия факторов засухи и водоснабжение их листьев меньше, чем у деревьев вне очага (табл. 23).

Таблица 23 – Влияние степени дефолиации на химизм листа дуба черешчатого в очаге массового размножения зеленой дубовой листовертки

Степень дефолиации, %	Показатели, % сухой массы		
	вода	растворимые углеводы	свободные аминокислоты
10	59,6±0,43	20,8±0,23	16,7±0,17
20	59,8±0,76	18,9±0,15	18,9±0,25
30	57,9±0,61	17,1±0,25	20,6±0,15
40	55,4±0,35	15,7±0,31	25,5±0,11
Контроль (неповрежденные деревья)	59,3±0,51	20,4±0,12	17,1±0,13

Следовательно, процессы транспирации, несмотря на уменьшение числа листовых пластинок при дефолиации, возрастают пропорционально степени объедания листвы насекомыми, и состояние водного стресса, вызывающее очаговое состояние растений, усиливается под воздействием объедания листвы насекомыми.

Повышение интенсивности транспирации при частичной дефолиации крон отмечено также у сосны, ели и лиственницы (Пиндюра, Чубук, 1975; Баранчиков, Конанкова, 1998) и лиственных пород (Stephens, Turner, Roo, 1972). Таким образом, уровень возрастания транспирации положительно коррелирует со степенью повреждения дерева филлофагами и ухудшение водного режима корней у растений очагового состояния усиливается.

Как установлено, для очагового состояния кормового растения характерны повышение концентрации растворимых углеводов и свободных аминокислот, что делает трофические свойства растений в очаге особо привлекательным для фитофагов. Но, согласно данным табл. 23, в процессе существования очага количество первичных метаболитов в листьях растений корректируется интенсивностью питания листогрызущих насекомых. Количество свободных аминокислот возрастает по сравнению с контролем на 7–8%, количество растворимых углеводов уменьшается примерно на 5% при увеличении степени объедания кроны, и концентрация последних приближается по значениям к концентрации растворимых углеводов у деревьев, не испытывающих водного стресса, т.е. у деревьев, не имеющих очагового состояния.

Снижение содержания воды и растворимых углеводов в листьях дефолируемых растений блокирует усвоение азотистых соединений гусеницами, что отрицательно сказывается на процессах роста и размножения вредителей и способствует сниже-

нию их численности, как было показано нами при анализе усвоения гусеницами азота корма, экспериментально ослабленного путем выдержки срезанных ветвей в течение трех суток (гл. 2).

Таким образом, увеличение свободных аминокислот при дефолиации в листьях растений очагового состояния, улучшающее питательную ценность такого корма для гусениц филлофагов, частично нивелируется ухудшением их усвоения под воздействием уменьшения содержания воды и углеводов в растениях.

Следовательно, осуществление «очагового состояния» кормовых растений насекомых-вредителей древесных пород корректируется обратными связями, обусловленными процессами жизнедеятельности насекомых-фитофагов.

В заключение следует отметить, что для организации эффективных мер борьбы с насекомыми-вредителями, для долгосрочного прогнозирования вспышек массового размножения и для возможного предупреждения этих вспышек знание всех особенностей и связей в системе фитофаг–кормовое растение очень важны и необходимы. Поэтому создание методик, позволяющих в экспериментальных условиях моделировать процессы возникновения «очагового состояния» кормовых растений и «межвспышечного состояния насекомых-фитофагов», имеет несомненное теоретическое и практическое значение.

2.5.2. Оценка физиологического состояния зимней пяденицы в очаге массового размножения

Зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.) – опасный многоядный вредитель плодовых деревьев и лиственных пород в Европе, на Кавказе, в Приморском крае, Японии (Давыдов, 1920; Кожанчиков, 1950; Кобахидзе, 1957; Белосельская, 1965; Болотникова, Сильванович, 1984; Шакирова и соавт., 1999; Моисеев, 2000; Райххолф-Рим, 2002; Хотько и соавт., 2005).

Гусеницы развиваются почти на всех плодовых деревьях (яблоня, груша, вишня, черешня, слива, персик, абрикос, айва), ирге, черемухе, боярышнике, рябине обыкновенной и черноплодной, шиповнике, малине, землянике, кизильнике, мушмуре, фундуке, гранате, виноградной лозе, черной и красной смородине, крыжовнике, а также на дубе, буке, грабе, вязе, клене, конском каштане, ясене, липе, иве, осине, тополе, ольхе, лещине, калине, жимолости, персидской сирени (Батиашвили, 1965; Беляев, 1988; Васильев, 1988; Васильев, Лившиц, 1984; Покозий и др., 1989; Кузнецов, 1999).

Этот вид периодически дает вспышки массового размножения, нанося заметный ущерб плодовым культурам и лесным насаждениям.

Особую вредоносность зимняя пяденица проявляет на территории Средней и Центральной Европы, а также в Прибалтике и Ленинградской области (Белосельская, 1965; Точенов и др., 1984; Савковский, 1976; Миронов, 1999). На Дальнем Востоке, в Крыму и Украине, на Кавказе также отмечаются вспышки массового размножения данного вида, где гусеницы сильно повреждают плодовые деревья, кедрово-широколиственные и кедрово-дубовые насаждения (Беляев и др., 1988; Аракелян, 1964; Бадалян, 1984; Покозий и др., 1989).

Причины возникновения и развития очагов зимней пяденицы практически не исследовались. Имеются немногочисленные работы по анализу массовых размножений зимней пяденицы в Теллермановском опытном лесничестве (Рубцов, Рубцова, 1984). Установлено, что в Теллермановском лесничестве очаги зимней пяденицы носят хронический характер и существуют более 10 лет на территории в 35 тыс. га (Рубцов, Рубцова, 1984). Выявлено, что первичные очаги зимней пяденицы возникают в пойменных лесах, а вторичные очаги – в нагорных солонцовых дубравах (Моравская, 1960).

Вредоносность зимней пяденицы в садах Белоруссии изучали В.В. Болотникова и С.И. Сильванович (1984). Вышеуказанные авторы отмечают, что численность вредителя в 1981–1982 годах в садах Минской области определялась получением 10–15 яиц на погонный метр веток яблони, что превышает экономический порог вредоносности.

Данных по изучению особенностей биологии зимней пяденицы в очагах массового размножения в лесных насаждениях Беларуси нет.

Фаза гусеницы приурочена к распусканию листьев дуба черешчатого. Гусеницы зимней пяденицы выходят из яиц во время распускания почек дуба и питаются вначале почками, а затем молодыми листьями, скрепляя их паутиной. По данным многих авторов (Кузнецов, 1999; Рубцов, Рубцова, 1984; Беляев и соавт., 1988), период питания гусениц в зависимости от температуры воздуха длится 3–4 недели. Взаимосвязь погодных условий со сроками выхода гусениц и длительностью их развития за период наблюдений отражена в табл. 24 и 25.

Таблица 24 – Развитие гусениц зимней пяденицы в очаге массового размножения

Год	Месяц	t воздуха, °С	Сумма осадков, мм	Срок выхода гусениц	Срок ухода гусениц на окукливание	Продолжительность развития гусениц, сут.
2003	апрель	8,6	37			28,0
	май	11,5	20	14,05		
	июнь	14,8	76		12,06	
2004	апрель	7,2	33			23,0
	май	14,1	40	10,05		
	июнь	16,2	79		3,06	
2005	апрель	4,0	17			25,0
	май	13,9	35	22,05		
	июнь	14,1	45		16,06	

Согласно данным табл. 24, 25, влияние температуры и влажности воздуха на сроки вылупления гусениц выражено очень четко. И в очаге, и вне его выход гусениц в Глубокском лесничестве происходит в мае, в одни и те же сроки по годам и в соответствии со значениями среднемесячных температур и осадков. В 2004 году май был более теплым и влажным по сравнению с маем 2003 года, поэтому гусеницы вышли на 4 дня раньше. В 2005 году по температуре и влажности май практически не отличался от мая 2004 года, но гусеницы вылупились на 12 дней позже. Очевидно, на распускание почек дуба негативное влияние оказало сильное понижение температуры воздуха в апреле 2005 г.

Таблица 25 – Развитие гусениц зимней пяденицы вне очага массового размножения

Год	Месяц	t воздуха, °С	Сумма осадков, мм	Срок выхода гусениц	Срок ухода гусениц на окукливание	Продолжительность развития гусениц, сут
2003	апрель	8,6	37			33,0
	май	11,5	20	15,05		
	июнь	14,8	76		17,06	
2004	апрель	7,2	33			28,0
	май	14,1	40	9,05		
	июнь	16,2	79		6,06	
2005	апрель	4,0	17			31,0
	май	13,9	35	23,05		
	июнь	14,1	45		23,06	

Влияние температуры и влажности воздуха на сроки окукливания гусениц не столь однозначны. Во все годы наблюдений гусеницы в очаге заканчивали развитие раньше, чем вне очага. Иначе, продолжительность развития гусениц сокращалась на 5–6 дней в очаге, по сравнению с контролем, несмотря на то, что температура и влажность воздуха были одни и те же и в очаге, и вне очага (табл. 24, 25).

Благоприятной для развития гусениц считается температура воздуха +14–+19⁰С (Кузнецов, 1999). За весь период развития

гусениц в очаге и вне очага температура воздуха в среднем по годам имела следующие значения: 2003 г. – +13,1⁰С; 2004 г. – +15,1⁰С; 2005 г. – +14,0⁰С.

Следовательно, температурные условия развития гусениц в Глубокском лесхозе находятся в пределах нижней границы температурного оптимума для этого вида и даже температура воздуха может опускаться ниже, чем в 2003 году.

Данных об оптимальных значениях влажности воздуха для развития гусениц зимней пяденицы не обнаружено. Наши данные показывают, что за время развития гусениц средние значения суммы осадков колеблются в пределах 40–60 мм за годы наблюдений.

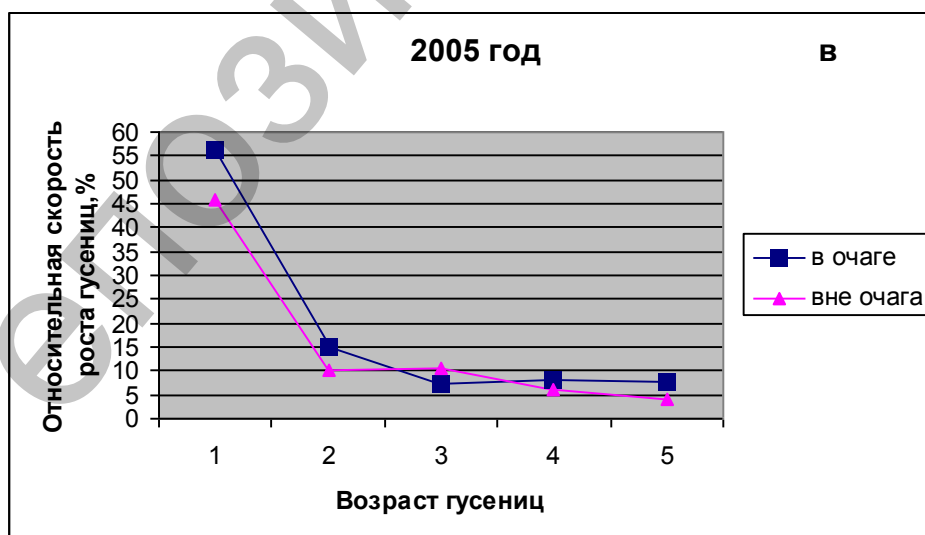
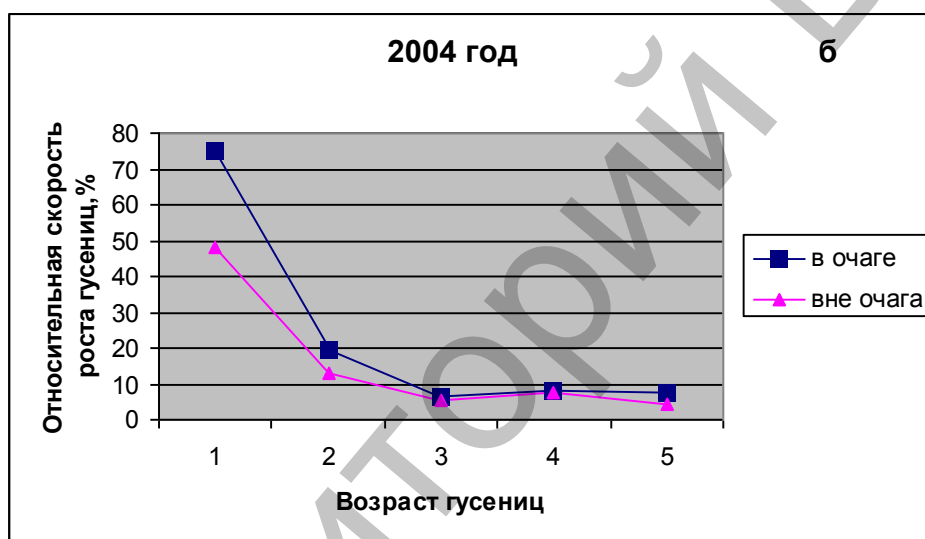
Так как гусеничная фаза развития зимней пяденицы завершилась окукливанием большинства особей, очевидно, климатические условия северо-востока Беларуси находятся в пределах выносливости данного вида.

Активная жизнь протекает на стадии гусеницы и бабочки в течение весенне-летнего и осенне-зимнего периода. Стадия куколки протекает в почвенных условиях на глубине 1,5–15 см в слабых овальных коконах. Развитие куколок, по нашим данным, длится 4–5 месяцев с конца июня до середины ноября. По данным многих авторов (Рубцов, 1975; Рубцов, Рубцова, 1984; Васильев, 1988; Беляев, 1988; Романовский, 2002 и др.), развитие куколок зимней пяденицы в Украине, Приморском крае, Крыму, на Кавказе длится 3–4 месяца – с середины июня до конца сентября.

По нашим данным, на северо-востоке Беларуси лет бабочек начинается с конца октября и заканчивается в начале декабря, т.е. период развития куколок увеличивается на 3–4 недели и лет бабочек начинается почти на месяц позже, чем в Украине или Приморье.

Кроме этого, в 2003 году в связи с теплой и сухой осенью (табл. 26) лет бабочек начался на месяц позже, чем обычно – с 20 ноября и длился до середины декабря (рис. 23).

Степень объедания листвы гусеницами зеленой дубовой листовёртки достигает 40–45% и сохраняет тенденцию к стабилизации достигнутого уровня, а повреждение листвы гусеницами совки-лишайницы не превышает 10% и имеет ясно выраженную тенденцию к снижению.



**Рисунок 23 – Динамика прироста массы гусениц зимней пяденицы в зависимости от качества корма в очаге массового размножения
а) 2003 г., б) 2004 г., в) 2005 г.**

На примере изучения механизмов возникновения вспышки массового размножения у зеленой дубовой листовёртки и совки-лишайницы на территории Белорусского Поозерья можно выявить следующие закономерности. Во-первых, и в том, и в другом случае определенный подбор и последовательность климатических факторов в виде различных засух вызывает состояние водного стресса у древесных растений. В результате возникает особое физиологическое состояние растений, все аспекты которого еще до конца не изучены, так как не выявлен весь спектр модифицирующих факторов, вызывающих особое «очаговое состояние» древесных пород. Так, например, очаговое состояние дуба черешчатого на изучаемой нами территории для разных видов чешуекрылых вызывается разным набором климатических факторов.

Таблица 26 – Климатические условия развития куколок и лета бабочек зимней пяденицы в осенне-зимний период на территории Глубокского лесхоза

Год	Климатические факторы	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
2003	t °C	13,7	11,6	10,5	- 1,3
	сумма осадков, мм	17,0	27,0	63,0	37,0
2004	t °C	11,1	7,4	5,2	- 4,1
	сумма осадков, мм	98,0	51,0	91,0	60,0
2005	t °C	9,4	9,4	4,3	- 1,6
	сумма осадков, мм	18,0	77,0	82,0	80,0

Наиболее интенсивный лет наблюдался через 10 дней после появления первых бабочек и продолжался 15 дней. Понижение температуры в период массового лета до 5⁰С мороза не оказало значительного влияния на выход бабочек из куколок.

Согласно данным В.И. Кузнецова (1999), на юге лет бабочек может происходить в январе–феврале и они хорошо переносят непродолжительные заморозки до -15⁰С. Наиболее активный лет наблюдался (по данным В.И. Кузнецова) при температуре воздуха 7–12⁰С. Задержка развития куколок в 2003 году, очевидно, обусловлена тем, что развитие яиц начинается осенью при температуре -2,5⁰С и останавливается на фазе зародышевой полосы, окруженной оболочками, после чего наступает диапауза (Кузнецов, 1999). Иначе, для наступления диапаузы у яиц необходимы отрицательные значения температуры воздуха, поэтому лет бабочек начинается при устойчивом понижении температуры воздуха осенью и с наступлением заморозков. В 2003 году аномально теплая осень отодвинула период заморозков почти на месяц, но широкая экологическая пластичность зимней пяденицы, трансформируясь в соответствии с изменением климатических

факторов, позволила ей успешно закончить годичный жизненный цикл и оставить жизнеспособное потомство.

Яйца откладываются самками на тонких веточках у основания почек в кроне дубов. Случаев откладки яиц на лишайники, мох и кору деревьев, как отмечают некоторые авторы (Совковский, 1980; Справочник, 1988), нами не обнаружено.

Территория Беларуси входит в зону вредоносности зимней пяденицы, указанной на ее ареале (Кожанчиков, 1950), поэтому конкретные сведения об экологических условиях развития популяции этого опасного вредителя в Беларуси имеют важное практическое значение.

Таким образом, фенология зимней пяденицы в климатических условиях северо-востока Беларуси характеризуется более поздним выходом гусениц из яиц по сравнению с южными частями ареала, потому что оптимальные для развития гусениц значения температуры и влажности воздуха наступают только с середины мая, а не в апреле, как в Украине и Приморском крае, а также более растянутыми сроками лета бабочек вследствие резкого перепада температуры и влажности воздуха в осенне-зимний период.

Нами предпринята попытка изучения внешней морфологии имаго зимней пяденицы во время массового лета в осенне-зимний период 2003 года. Бабочка с сильным половым диморфизмом. У самца крылья светлые, серовато-коричневые, слегка просвечивающиеся. Передние – несколько темнее задних, исчерчены серыми волнистыми поперечными линиями с черными точками на пересечении с жилками крыла. Задние – одноцветные, с двумя слабо выраженными поперечными линиями. Гребни усика в 2 раза длиннее диаметра его стержня. Самка с укороченными крыльями, которые достигают только 1-х сегментов брюшка, толстая, буровато-серая. Сверху брюшка проходит темная, размытая по краям полоса. Ноги у самки длинные, бегательного типа.

Размеры бабочек из очага их массового размножения (табл. 27) приближаются к максимальным (2,5–3 см), зарегистрированным для данного вида в литературных источниках (Совковский, 1990; Васильев, 1988). У самок длина брюшка достоверно превышает длину брюшка самца, а грудные сегменты лучше развиты у самца. Усики самцов почти в 1,5 раза длиннее, чем у самок, а масса самок почти в 2 раза больше массы самцов, что, очевидно, объясняется наличием яиц в их гонадах.

Таблица 27 – Морфометрия имаго зимней пяденицы в дубравах Глубокского лесхоза

Пол	Размеры, мм				
	голова	грудь	брюшко	усики	размах крыльев
в очаге					
♂	0,55±0,01	6,11±0,05	2,75±0,03	6,50±0,04	29,63±0,74
♀	0,85±0,01	3,40±0,03	8,28±0,04	4,15±0,03	–
вне очага					
♂	0,41±0,01	5,07±0,02	2,15±0,05	6,30±0,02	21,50±0,62
♀	0,66±0,01	2,91±0,02	6,17±0,05	4,10±0,02	–

Гусеницы зимней пяденицы в очаге развиваются чрезвычайно быстро – в течение 23–28 дней (табл. 24) и за этот период проходят 5 возрастов. Каждый возраст характеризуется определенными морфологическими признаками (табл. 28). В первом возрасте гусеницы живут в почках дуба и маленьких листочках. Во втором–третьем возрастах гусеницы живут в свернутых паутинной листьях. Взрослые гусеницы (четвертый–пятый возраст) малоподвижны, живут открыто, в покое располагаются с нижней стороны листа и прикрепляются к листку шелковиной. Гусеницы старших возрастов съедают лист дуба практически полностью, быстро, а затем долго отдыхают. С середины июня гусеницы уходят в почву на глубину до 15 см и там строят хрупкий кокон из частиц детрита, в котором окукливаются. Куколка длиной 8,9 мм, короткая, толстая, с тонко-морщинистыми покровами, светло-коричневая, слабо блестящая. Конец брюшка куколки закруглен, с коротким кремастером и раздвоенным шипиком. Яйцо овальное, желтовато-розового цвета. Размеры гусениц, куколок и яиц зимней пяденицы в очаге превышают размеры гусениц, куколок и яиц вне очага примерно на 15–20% (вне очага – гусеницы пятого возраста длиной 22,5 мм, куколки – 7,1 мм, яйца шириной 0,4 мм, длиной 0,6 мм).

Тот факт, что морфологические показатели имаго и других стадий развития зимней пяденицы приближаются к верхней границе размеров, присущих для данного вида, свидетельствует о благоприятных условиях существования популяции насекомого в дубравах Глубокского лесхоза и наличии предпосылок для дальнейшего развития очага массового размножения этого опасного вредителя плодовых деревьев и лиственных пород.

Таблица 28 – Морфологическая характеристика гусениц зимней пяденицы и типы повреждения растений в очаге массового размножения

Возраст гусениц	Ширина головной капсулы, мм	Длина тела, мм	Окраска тела и головной капсулы	Характер повреждения растений
I	0,16	2,3	Гусеница зеленая с желто-бурой головой.	Повреждают почки, проедают отдельные отверстия в листьях.
II	0,36	8,4	Гусеница желтовато-зеленая с темной продольной линией на спине, голова светло-бурая.	Листья свертывают паутиной и объедают их на 75%.
III	1,1	12,1	Гусеница желтовато-зеленая с темной продольной линией на спине, голова светло-бурая.	Два листа свертывают паутиной и объедают их на 75%.
IV	1,6	17,7	Гусеница желтовато-зеленая с желто-бурой головой, коричневой продольной полосой на спине и тремя светлыми боковыми линиями.	Полностью объедают лист, оставляя лишь жилки.
V	2,2	27,3	Гусеница желтовато-зеленая с желто-бурой головой, коричневой продольной полосой на спине и тремя светлыми боковыми линиями.	Полностью объедают лист, оставляя лишь черешок.

Важным показателем состояния популяций чешуекрылых, свидетельствующим об условиях их существования, служат продолжительность развития гусениц, скорость прироста их биомассы и жизнеспособность (Шпет, 1971; Радкевич, 1980). В предыдущем разделе мы начали характеристику темпов развития гусениц зимней пяденицы в дубравах Глубокского лесхоза, а в этом разделе продолжим анализ их развития в зависимости от и лесо-экологических условий дубрав (табл. 29).

Как следует из данных табл. 29, продолжительность развития гусениц возрастает к пятому возрасту и на последний, пятый возраст приходится как в очаге, так и вне его до 40% времени от

общего периода развития гусениц. Но темп развития гусениц в очаге за все годы наблюдений сохранялся более высоким, чем у гусениц, развивающихся в дубравах вне очага.

Таблица 29 – Продолжительность развития гусениц зимней пяденицы по возрастам в очаге ее массового размножения (сут.)

Год	За весь период развития	Л ₁	Л ₂	Л ₃	Л ₄	Л ₅
в очаге						
2003	28,0	3,0	3,0	4,0	7,0	11,0
2004	23,0	2,0	2,0	4,0	6,0	9,0
2005	25,0	2,0	3,0	4,0	6,0	10,0
среднее	25,3	2,3	2,6	4,0	6,3	10,0
вне очага (контроль)						
2003	33,0	3,0	4,0	5,0	8,0	13,0
2004	28,0	3,0	3,0	5,0	9,0	11,0
2005	31,0	3,0	3,0	4,0	10,0	14,0
среднее	30,7	3,0	3,3	4,7	9,0	12,6

И за более короткий период развития гусеницы зимней пяденицы в очаге достигали в 1,5 раза большего прироста зоомассы по сравнению с контролем (табл. 30).

Таблица 30 – Масса гусениц зимней пяденицы по возрастам в очаге ее массового размножения (мг)

Год	Масса отродившихся гусениц	Л ₁	Л ₂	Л ₃	Л ₄	Л ₅
в очаге						
2003	0,6	4,5	7,2	9,4	20,5	42,0
2004	0,6	6,0	10,9	14,1	23,6	50,3
2005	0,6	7,1	11,0	14,9	24,7	53,3
среднее	0,6	5,9	9,7	12,8	23,3	48,5
вне очага (контроль)						
2003	0,5	2,3	3,0	5,0	8,1	18,1
2004	0,5	3,1	4,6	6,5	14,1	23,7
2005	0,5	2,8	3,9	6,3	12,0	21,9
среднее	0,5	2,7	3,9	5,9	11,4	21,2

Более наглядную картину процесса роста гусениц зимней пяденицы в зависимости от возраста и условий питания в различных дубравах на территории Глубокского лесхоза можно наблюдать при анализе графиков относительной скорости роста гусениц (рис. 24).

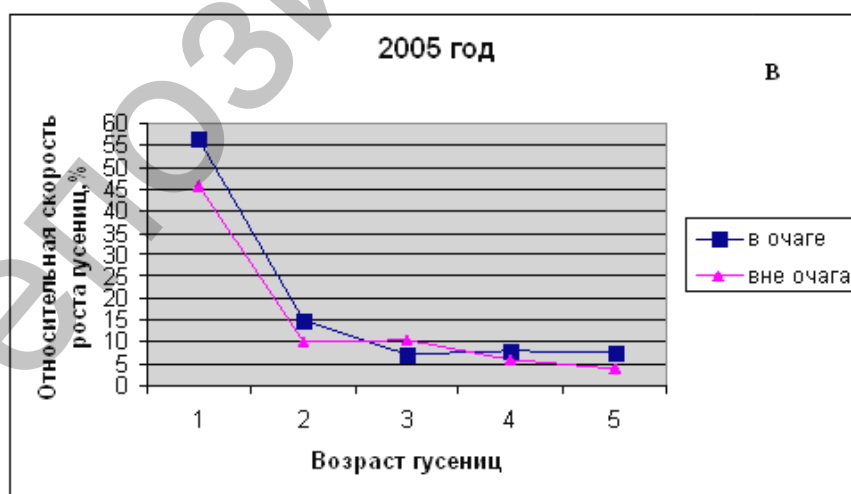
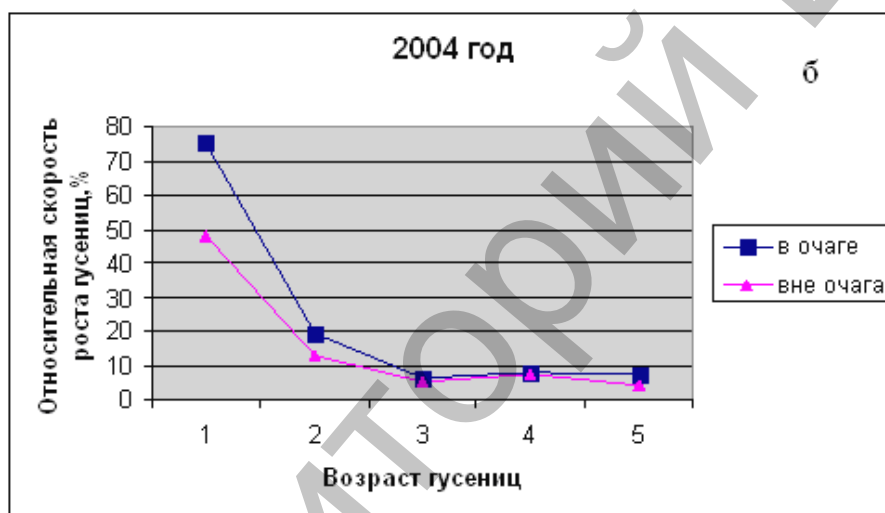
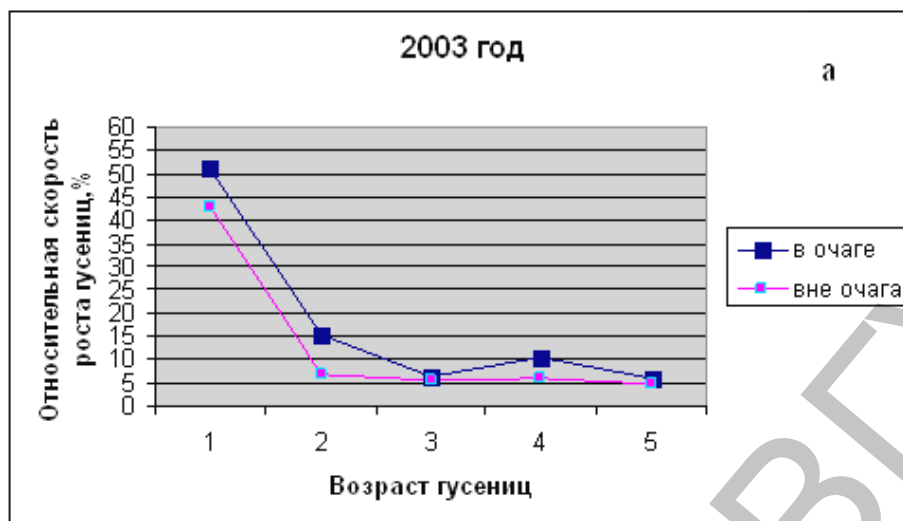


Рисунок 24 – Динамика прироста массы гусениц зимней пяденицы в зависимости от качества корма в очаге массового размножения
а) 2003 г., б) 2004 г., в) 2005 г.

Разница в скорости роста гусениц всех возрастов при питании листом дуба в очаге и вне его сохраняется во все годы наблюдения, независимо от колебаний температуры и влажности воздуха по годам. Согласно модели динамики численности насекомых-фитофагов, в которой ведущим является физиологическое состояние кормового растения (Руднев, 1962; Рафес, 1980; Радкевич, 1980; Романовский и соавт., 2004), мы исследовали биохимический состав листа дуба черешчатого, произрастающего в различных лесорастительных условиях Глубокского лесхоза. Большинство веществ, определяющих устойчивость растений к вредителям, относятся к классу высших, конечных продуктов метаболизма. Их наработка – функция благоприятности года, условий роста. Соответственно периоды, когда полный, завершённый метаболический цикл с образованием всего спектра конечных продуктов в достаточно высоких концентрациях не осуществляется, выделяются пониженной устойчивостью растений-хозяев и возможностью вспышек размножения консументов.

В последние десятилетия у растений выявлены активные фитозкдистероидные вещества, служащие гормонами линьки насекомых и влияющие на успешность их размножения (Уфимцев, 1999).

Метеорологические факторы одновременно воздействуют и на растение-хозяина и на фитофага. Сухая и теплая погода (Рубцов, Рубцова, 1984) способствует не только выживанию гусениц зеленой дубовой листовертки, но может также угнетать фотосинтез молодых листьев. Качественная перестройка популяций непарного шелкопряда и выход в режим вспышки происходит при теплой и засушливой погоде мая–июля.

Постоянные повреждения древостоев шелкопрядом отмечены на территориях, где частота средних и сильных засух – 20–60%, то есть там, где древостои наиболее часто ослаблены. Дефолиация дубрав ранне-весенним комплексом филлофагов пропорциональна снижению прироста (Рубцов, 1992), тем не менее трудно сказать, усугубляет она снижение или полностью определяет его, или сопутствует ему.

Таким образом, согласно трофической теории (модели) динамики численности насекомых, мы имеем дело с сопряженной эволюцией популяций продуцентов и связанных с ними консументов. Как правило, ведущие элементы в таких системах – продуценты, их физиологическое состояние, их питательность – основные факторы в регуляции численности насекомых-филлофагов.

В то же время филлофаг выступает в качестве агента, регулирующего плотность популяций кормовых растений. Вспышки размножения филлофагов ведут к усыханию и изреживанию дуба. Взаимодействие популяций продуцента и консументов неизбежно сопровождается взаимной селекцией.

Следовательно, изучение закономерностей изменения химизма кормовых растений филлофагов под воздействием метеорологических, почвенных и лесорастительных условий позволит дать ответ на вопрос: какие вещества метаболизма растений определяют их устойчивость к насекомым вредителям.

Анализ полученных нами данных (рис. 25) о содержании первичных и некоторых вторичных метаболитов в листьях дуба черешчатого, произрастающего в очаге и вне очага массового размножения зимней пяденицы, показал, что гусеницы в очаге получают по содержанию свободных аминокислот и растворимых углеводов более питательный корм, чем гусеницы вне очага. В то же время концентрация фенолов и танинов в листьях дуба из очага была значительно меньше, чем в листьях дуба, произрастающего вне очага (рис. 25).

Согласно данным многих авторов (Robert, Olson, 1999; Гудвин, Мессер, 1986), уровень содержания фенолов и танинов в листьях кормовых растений чешуекрылых оказывает регулирующее воздействие на процессы потребления и усвоения корма гусеницами и относится к веществам, определяющим устойчивость растений к вредителям.

Таким образом, химизм листа дуба в очаге отличается от химизма листа дуба вне очага. Уровень содержания низкомолекулярных органических соединений (растворимых углеводов и свободных аминокислот), определяющих привлекательность и питательность пищи для фитофагов (Танский, Мокроусова, 1969; Тыщенко, 1976; Thompson, 1979), в листьях дуба из очага на 7–9% превышает их содержание в листьях дуба вне очага и это различие поддерживалось за весь период наблюдений (рис. 25).

Более благоприятные условия питания в очаге способствуют увеличению выживаемости гусениц и плодовитости имаго. Для количественной оценки выживаемости лучше всего использовать смертность личинок первого возраста, потому что это самая крупная ступень смертности в жизненном цикле растительных насекомых и ее легче всего учесть. Именно «детскую смертность» Д.Ф. Руднев (1962) – один из основателей трофической теории динамики популяций лесных насекомых, считал определяющей для численности многих видов вредителей.

В свою очередь, выживаемость гусениц первого возраста является мерой интенсивности очагового состояния древесных насаждений. Как известно (Справочник «Защита леса от вредителей и болезней», 1988), вспышки при развитии проходят 4 фазы: первую – начальную, вторую – роста численности вредителя (продромальная фаза), третью – собственно вспышки (эруптивная фаза) и четвертую – кризиса.

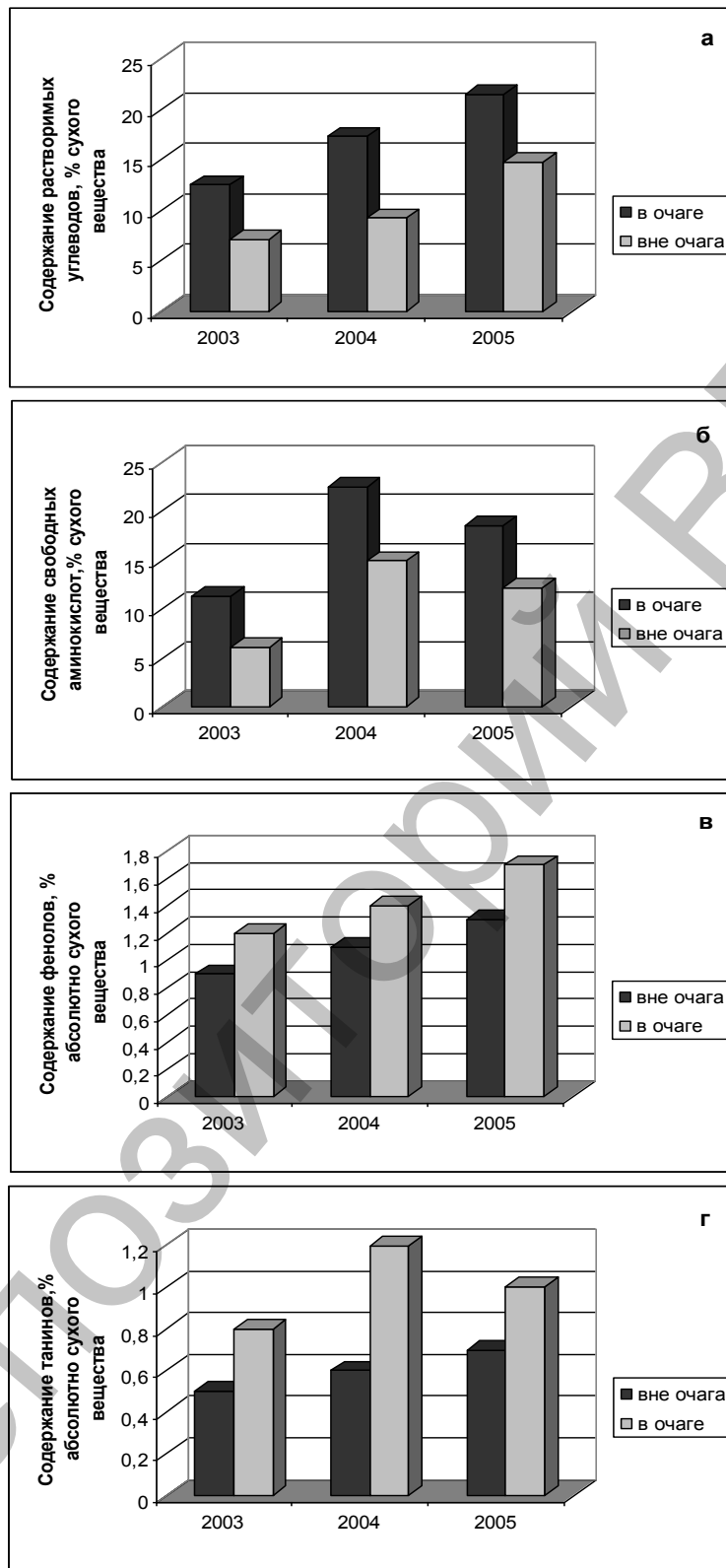


Рисунок 25 – Трехлетняя динамика содержания растворенных углеводов (а), свободных аминокислот (б), фенолов (в), танинов (г) в листьях дуба черешчатого за период питания гусениц зимней пяденицы (июнь) в очаге массового размножения.

В первую фазу численность вредителя увеличивается незначительно – в 2–4 раза.

Во второй фазе, охватывающей несколько поколений (чаще всего два), численность вредителя продолжает нарастать, однако она еще невелика: наносимые вредителем повреждения крон малозаметны. Особи вредителя отличаются повышенным содержанием жировых и белковых веществ, крупными размерами. Происходит формирование очагов размножения вредителя и расширение их площади.

В третьей фазе численность вредителя скачкообразно увеличивается, гусеницы сильно объедают кроны деревьев. Постепенно личинки начинают испытывать недостаток корма, что ведет к их ослаблению, снижению плодовитости, распространению болезней и гибели. Фаза чаще всего охватывает 2 поколения.

В четвертой фазе численность вредителя начинает быстро идти на убыль, высокая плодовитость сменяется низкой. Численность вредителя падает до минимума и вспышка заканчивается. Фаза обычно охватывает также 2 поколения.

В межвспышечные годы численность вредителей держится на низком, но непрерывно колеблющемся уровне, плодовитость близка к средней, свойственной данному виду. Могут наблюдаться значительные отклонения от приведенной схемы, обусловленные различными воздействиями внешних условий и спецификой реагирования на них каждого вида.

Очаг массового размножения зимней пяденицы в Глубокском лесхозе возник в пойменных дубравах в 2001 году на площади 117 га, в 2003 году увеличился до 320 га и к настоящему времени, очевидно, остается первичным действующим очагом, находящимся в третьей или эруптивной фазе вспышки.

Для подтверждения этого предположения нами определена выживаемость гусениц зимней пяденицы первого возраста на модельных дубах № 1, 2 в Глубокском дендропарке (очаг) и модельных дубах № 3, 4 возле д. Станули Глубокского района (вне очага). Полученные данные приведены в табл. 31.

Таблица 31 – Выживаемость гусениц зимней пяденицы I возраста в очаге массового размножения, %

№ дерева	2003 год	2004 год	2005 год
№ 1 (очаг)	60,0±4,0	78,5±5,0	81,0±1,5
№ 2 (очаг)	53,9±2,0	85,0±4,0	72,5±3,0
№ 3 (вне очага)	9,0±0,4	15,0±0,3	8,5±0,4
№ 4 (вне очага)	12,0±3,0	7,1±0,6	12,7±0,6

Анализ приведенных в табл. 31 данных показал, что выживаемость гусениц зимней пяденицы первого возраста в 2003 году в очаге уже была высокой – около 60%. Согласно данным многих авторов (Максимов, 1998; Ильинский, 1965; Распопов, 1977), выживаемость личинок первого возраста листогрызущих насекомых вне очагов массового размножения колеблется в интервале 5–10%, несмотря на очень различные погодные условия. А в 2004–2005 годах выживаемость еще более возросла, по сравнению с 2003 годом, в среднем на 20%, то есть наблюдалось достоверное значительное увеличение выживаемости гусениц, которое характеризует вступление вспышки в третью эруптивную фазу. Об этом свидетельствует и величина дефолиации крон деревьев в очаге, приведенная в табл. 32.

Таблица 32 – Степень дефолиации дуба черешчатого в очаге массового размножения зимней пяденицы

Годы наблюдений	2003	2004	2005
Дефолиация, % в очаге	20,0	50,0	50,0
Дефолиация, % вне очага	2,0	4,5	4,0

Важнейшим показателем физиологического состояния насекомых является их плодовитость (Кузнецов, 1948; Тыщенко, 1976). По данным многих исследователей (Бенкевич, 1984; Рафес, 1980; Радкевич, 1980), для насекомых-фитофагов в очагах их массового размножения наряду с уменьшением смертности характерно возрастание плодовитости вследствие улучшения трофических свойств растений. Это явление обнаружено нами при исследовании плодовитости самок в осенне-зимний период 2003–2005 годов (табл. 33).

Таблица 33 – Плодовитость зимней пяденицы в очаге массового размножения

Год	В очаге		Вне очага	
	масса куколок, мг	плодовитость, шт.	масса куколок, мг	плодовитость, шт.
2003	53,0±3,1	311,4±11,5	33,0±1,5	159,5±7,8
2004	57,9±4,5	316,5±9,6	39,5±2,5	201,6±10,2
2005	61,4±4,1	325,0±9,5	37,7±2,1	183,3±10,4

Число яиц в яичниках самок, собранных в очаге, почти в два раза больше, чем у самок, собранных в природе вне очага (табл. 33).

Максимальное число яиц в яичниках самок, собранных в Теллермановском лесу, равно 548. По данным других авторов (Васильева, 1988; Кузнецов, 1999), самки зимней пяденицы откладывают до 350–400 яиц. Полученные нами данные вполне согласуются с данными вышеуказанных авторов.

Таким образом, развитие гусениц зимней пяденицы в очаге массового размножения происходит более быстрыми темпами, гусеницы более жизнеспособны, набирают больший вес, дают более тяжелых куколок, запаса питательных веществ которых достаточно и для метаморфоза, и для более высокой яйцепродукции по сравнению с контролем.

Высокая концентрация первичных метаболитов – растворимых углеводов и свободных аминокислот в листьях дуба из очага, наряду с уменьшением затрат энергии на продукцию защитных веществ – фенолов и танинов против насекомых-фитофагов создает у растений особое физиологическое состояние, по образному выражению А.С. Рожкова (1965), «очаговое состояние», химизм которого наиболее оптимален для ускоренного развития и размножения зимней пяденицы.

Она многократно увеличила свою численность за счет подъема жизнеспособности гусениц и увеличения плодовитости имаго и дала вспышку массового размножения.

Согласно предсказанному П.М. Рафесом (1980) природному механизму трансформации энергии атмосферных процессов в физиологическое состояние деревьев, необходимо проанализировать количественные характеристики атмосферных процессов, индуцировавших вспышку массового размножения зимней пяденицы.

В лесной энтомологии существует давняя традиция связывать вспышки массовых размножений хвое-листогрызущих вредителей с весенне-летними засухами (Ильинский, 1965; Егоров, 1958; Распопов, 1977; Ханисламов, 1963). С.А. Максимов (1998) указывает, что большинство вспышек численности шелкопряда-монашенки были вызваны засушливой погодой в апреле–мае за несколько лет до вспышки. Но весенняя засуха далеко не всегда приводит к росту численности вредителя. Начиная с 50-х годов, лесные энтомологи связывают начало роста численности монашенки и непарного шелкопряда не только с сухой погодой в мае–июне, но и с высокими коэффициентами жесткости предшествующей зимы (Ханисламов, 1963; Бенкевич, 1984).

М.Г. Ханисламов (1963) считал, что холодные зимы приводят к повышенной гибели энтомофагов, В.И. Бенкевич (1984) полагал, что холодная зима оказывает стимулирующее воздействие на популяцию вредителя. С.А. Максимов (1998) считает, что

сочетание зимней засухи с весенней приводит к возникновению водного стресса у деревьев. При водном дефиците развертывающиеся почки оттягивают пластические вещества и воду от корневой системы, происходит гибель корневых волосков, увеличивается опробкование корней (Якушкина, 1993).

При водном дефиците у растений увеличивается активность ингибиторов роста, активность ферментов, катализирующих процессы распада, возрастает, крахмал распадается на сахара (Полевой, 1989; Якушкина, 1993).

Исходя из вышеизложенного, мы проанализировали количество осадков и среднемесячные температуры за январь–май в годы, предшествующие вспышке размножения зимней пяденицы и рассчитали коэффициент жесткости зимы за январь–март и величину весенней засухи. Полученные данные представлены в табл. 34.

Таблица 34 – Количественные характеристики зимне-весенних засух в Глубокском районе Витебской области за период 1998–2005 гг.

Годы инициации очагового состояния	Коэффициент жесткости зимы за январь–март (K_3)	Величина весенней засухи (среднее значение осадков в мм за апрель–май)*	Степень дефолиации насаждений
1998	1,20	40,0	Не возникло очага
1999	1,25	39,0	Не возникло очага
2000	1,26	36,0	Не возникло очага
2001	1,16	37,0	10% дефолиации
2002	1,50	42,0	10% дефолиации
2003	1,16	57,0	20% дефолиации
2004	1,30	73,0	40% дефолиации
2005	1,45	52,0	40% дефолиации

Примечание: * – данные этой графы сравнивают со средними значениями осадков за аналогичный период предшествующих 10 лет – 59,6 мм.

Анализ погодных ситуаций в годы, предшествующие вспышке, показал, что за три года до начала вспышки наблюдалась весенняя засуха, а жесткость зимы с 1998 по 2005 год превышала средние значения для г. Глубокое в 1,2–1,5 раза (табл. 34). Водный стресс, вызванный сочетанием зимней и весенней засух на протяжении нескольких лет, привел к возникновению у деревьев очагового состояния, на что указывают данные о количественных изменениях содержания растворимых углеводов и свободных аминокислот в листьях растений (рис. 25).

Таким образом, сочетание нескольких специфических климатических факторов, очевидно, вызывает дефицит водоснабжения у древесных растений. Для преодоления водного стресса у растений возникает особое физиологическое состояние, характеризующееся максимальными затратами энергии на синтез соединений, препятствующих обезвоживанию, – растворимых углеводов и свободных аминокислот, и соответственным уменьшением затрат энергии на защитные вещества против насекомых-фитофагов, что экономит энергию на поддержание роста корней в условиях засухи.

Интересно отметить, что по данным многих исследователей (Рожков, 1965; Пиндюра, Плешанов, 1975; Habermann, 1995), угнетенные в росте сосны и лиственницы, растущие на болотных почвах, также накапливают в хвое большее количество растворимых углеводов, чем деревья, растущие в оптимальных условиях. Кроме этого, у ослабленных хвойных пород наблюдается нарушение оттока растворимых углеводов из хвои, что приводит к их накоплению (Гирс, 1982).

Д.Ф. Руднев (1962) считал, что изменение качества пищи под влиянием погодных, почвенных и антропогенных факторов – это главная причина колебания численности насекомых-фитофагов, способных к быстрому наращиванию численности и поэтому получивших статус вредителей.

Трофическая теория динамики численности насекомых-фитофагов, родоначальником которой является Д.Ф. Руднев, в настоящее время получает все большую поддержку и дальнейшее развитие. Так, С.А. Бахвалов и соавторы (2006), М.Г. Романовский и соавторы (2004) утверждают, что ведущим звеном трофической цепи является растение, определяющее как источник корма физиологическое состояние и жизнеспособность следующего звена – растительноядного насекомого.

С другой стороны, сильная дефолиация растений сопровождается увеличением содержания в листьях аллелопатических соединений, снижением жизнеспособности филлофагов и плотности их популяций.

Г Л А В А 3

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ БАЛАНСЫ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ НА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ОСЛАБЛЕННЫХ РАСТЕНИЯХ

3.1. Влияние кормового растения на энергетические балансы насекомых

Насекомые, развивающиеся на определенном виде растения, утилизируют привычную пищу более эффективно, чем новую, пусть даже сходную по химическому составу (Тыщенко, 1976; Баранчиков, 1980). В норме насекомые постоянно вынуждены затрачивать некоторое количество энергии на детоксикацию вторичных веществ, имеющих в любом кормовом растении. При переходе с одного корма на другой происходит «перенастройка» пищеварительной и детоксикационной систем гусениц, то есть идет процесс физиологической адаптации (Баранчиков, 1980, 1981, 1987).

Адаптация насекомого к новому кормовому растению сопровождается изменением энергетических затрат на поддержание жизнедеятельности. В работах Ю.Н. Баранчикова (1980, 1981, 1987) экспериментально показано, что энергопотери при смене корма гусеницами в значительной степени зависят от уровня активности микросомальных оксидаз насекомых, которые индуцируются набором вторичных соединений предыдущего кормового растения. Переход гусениц с биологически активного корма на другое кормовое растение происходит с меньшими энергозатратами, чем переход с биологически менее активного корма на более активный (Баранчиков, 1981). Оценку энергозатрат гусениц при смене кормового растения или энергетическую ценность физиологической адаптации насекомого к новому кормовому растению можно определить путем расчета энергетического баланса насекомого как на одном, так и на другом растении. На важность энергетического подхода к оценке эффективности питания насекомых-фитофагов указывают работы ряда авторов (Schroeder, 1977; Scriber, 1978; Delvi, Pandian, 1979; Hamaneo, Panayota, Shen, 1995; Eijs, Eilers, Van, 1998 и др.). Энергетический подход позволяет количественно оценить характер трофических отношений в биологической системе фитофаг–кормовое растение применительно к видам растений с различной энергетической ценностью

(Шапиро и соавт., 1979). Для оценки состояния популяции нужны сведения об энергетических затратах на рост, размножение, поддержание жизнедеятельности на свойственном виду уровне для того, чтобы определить отклонение энергетического баланса от нормы при изменении условий существования вида. Энергетический принцип изучения трофических связей наиболее полно разработан для ракообразных (Винберг, 1962, 1976; Сущеня, 1975; Хмелева, 1982), птиц и млекопитающих (Дольник, 1978). Применение энергетических принципов в изучении питания насекомых находится в начальной стадии (Дольник, 1978). Из отечественных ученых изучением отдельных элементов энергетического баланса насекомых в последние годы стали заниматься И.А. Богачева (1974, 1980), Ю.Н. Баранчиков (1980, 1981), С.Г. Николаев (1981), Т.А. Вшивкова (1980, 1981), Л.И. Радзинская, И.С. Никольская (1980), И.Д. Шапиро и соавт. (1979), Алексеева, Злотин (1995), Клейменов (1997), С.И. Денисова (1988, 1990а, 1990б, 1996) и некоторые другие. Основное количество работ посвящено изучению энергетики питания личинок насекомых и лишь работы Т.А. Вшивковой (1980) и Ю.Н. Баранчикова (1980) дают сравнительный анализ индивидуального энергетического баланса всех стадий развития насекомого под влиянием пищевого фактора. За рубежом энергетический подход к изучению трофических отношений насекомых с растениями осуществляется рядом ученых в аспекте определения экологической эффективности насекомых в пищевой цепи «первичный консумент–первичный продуцент» (Schroeder, 1977; Delvi, Pandian, 1979; Schroeder, Malmer, 1980; Vats, Kauchal, 1982; Lepage, 1983; Krishnan, Jeyahumar, Dinakaran, 1997 и др.). Часть исследований посвящена изучению энергетики личиночных стадий и питающихся форм имаго в зависимости от качества кормового растения. Так, И. Члодни (Chlodny, 1975) изучал биоэнергетику личиночного развития колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.), Р.Д. Кинг и соавт. (King, Mereer, Meeking, 1981) определяли влияние видового состава растений на усвоение энергии пищи личинками жука *Heteronychus orator*, Ю.М. Скрайбер и соавт. (Scriber, Feeny, 1979) рассматривали влияние формы роста растения на использование растительной биомассы гусеницами 22 видов бабочек, а М. Левельон и А.Л. Кьюреш (Llewellyn, Quresch, 1979) вычисляли энергетику тлей *Megoura viciae*, содержащихся на молодых и зрелых листьях, а также молодых стеблях кормовых бобов.

В результате обширных исследований на животных различного таксономического ранга был установлен ряд соотношений между отдельными элементами энергетического баланса от-

дельных видов и популяций животных. Так, многими авторами на очень большом числе примеров было продемонстрировано, что зависимость скорости энергетического обмена от массы тела у гомойотермных и пойкилотермных животных самого разного систематического положения выражается уменьшением затрат на обменные процессы при увеличении размеров тела (Винберг, 1962; Сущеня, 1975; Винберг, 1976; Хлебович, Винберг, 1984; Кутенкова, 1999; Caspers, 1980 и др). Важным элементом энергетических превращений в организме является использование энергии потребленной и ассимилированной пищи на рост. Количественным показателем связи между этими величинами служат энергетические коэффициенты роста – K_1 и K_2 (Ивлев, 1939).

Энергетический коэффициент роста первого порядка – K_1 или экологическая эффективность роста (Одум, 1975) и энергетический коэффициент второго порядка – K_2 или чистая эффективность роста (Одум, 1975) – оба эти коэффициента при изучении баланса энергии имеют весьма важное значение, поскольку отражают специфическую особенность использования энергии на рост у данного вида и, обладая большой устойчивостью, мало зависят от факторов внешней среды (Ивлев, 1939). В этом отношении особенно показательны величины коэффициента K_2 , который передает соотношение основных жизненных процессов в организме и по сравнению с K_1 является наиболее универсальным. Например, в зависимости от усвояемости пищи, значения K_1 могут существенно изменяться, в то время как величина K_2 практически остается одной и той же.

Максимальная величина K_2 равна 0,7–0,8 для постэмбрионального роста (Винберг, 1976). В процессе роста животных происходит закономерное уменьшение указанных коэффициентов, а с достижением организмом дифинитивных размеров они становятся равны нулю. Определение K_1 и K_2 крайне необходимо не только для анализа баланса энергии на уровне организма, но и для развития продукции животных (Сущеня, 1975; Риклефс, 1979; Хмелева, 1982). Для понимания процессов превращения энергии пищи в организме существенное значение имеет отношение ассимилированной энергии к энергии потребленной пищи или эффективность ассимиляции (Одум, 1975; Риклефс, 1979). Эффективность ассимиляции у гусениц закономерно снижается к куколочной стадии, то есть максимума достигает в первых возрастах (Schowalter, Whitford, Turner, 1977; Schroeder, Malmer, 1980; Magnoler, Combini, 1997 и др.).

Эффективность ассимиляции у растительноядных животных соответствует питательным свойствам их пищи, достигает

60% при поедании молодой листвы и 30–40% при поедании более старых листьев (Риклефс, 1979). Для членистоногих характерны более высокие показатели эффективности ассимиляции от 10% до 83%, значения которых зависят не только от качества пищи, но и от стадии развития (Вшивкова, 1980, 1981; Scriber, 1977).

Например, у гусениц первого возраста павлиноглазки *Nemilusa oliviae* эффективность ассимиляции составляет 69%, а к предкуколичной стадии (через 86 дней) понижается до 41% (Schowalter, Whitford, Turner, 1977). Энергия, которую животные получают из пищи, используется на продукцию биомассы тела и расходуется в процессе дыхания. Сумма этих величин (продукция + дыхание), выраженных в калориях или джоулях, дает величину потока энергии, которая приблизительно равна энергии, ассимилированной стенками кишечника животных (Сущенко, 1975).

Расчет потока энергии, проходящего через сообщество, может быть важным критерием оценки направленности переноса энергии и эффективности ее использования в наиболее ценных для человека звеньях пищевой цепи (Одум, 1975; Сущенко, 1975; Шилов, 2000). В этом плане акклиматизация и интродукция новых видов животных есть не что иное, как попытка человека вмешаться в установившийся в природе поток энергии и направить его по более благоприятному для себя руслу.

Разведение китайского дубового шелкопряда на березе бородавчатой в Беларуси является примером такой попытки. Поэтому очень важно установить, как используется энергия нового вида пищи на прирост массы тела, на дыхание, какая часть энергии пищи тратится на образование полезного для человека продукта, в данном случае шелка. Выявление сдвигов энергетического баланса дубового шелкопряда, возникающих на новом кормовом растении, позволит оценить энергетическую плату такого перехода, определить его целесообразность и наметить пути для преодоления возможных нежелательных изменений в эффективности использования энергии листа березы. Или наоборот, поддержать и закрепить благоприятные для роста и развития дубового шелкопряда направления потока энергии пищи в его организме. Вопросы энергетики питания и распределения энергии пищи в организме дубового шелкопряда совершенно не изучены. За рубежом есть несколько работ по изучению отдельных элементов энергетического баланса чешуекрылых из семейства Attacidae, производящих шелк (Kapil, 1967; Schowalter, Whitford, Turner, 1977). В вышеуказанных исследованиях подробно разбираются вопросы утилизации и усвоения пищи, а также распределение

ее энергии на продукцию и респирацию. Но динамика энергетического бюджета павлиноглазок на разных кормовых растениях не изучалась и затраты энергии на образование шелка не рассчитывались, кроме работ С.И. Денисовой (1988, 1990а, 1996).

Обобщая все вышесказанное, следует сделать вывод, что изменение биохимического состава пищи оказывает непосредственное влияние на эффективность работы кишечника насекомого-фитофага, от которой зависят процессы переработки и усвоения пищи. Эти процессы, в свою очередь, обуславливают характер распределения энергии пищи в организме и, следовательно, взаимосвязаны с ходом процессов роста и развития насекомых, так как оценку усвоения пищи можно производить по показателям их роста, развития и размножения. Переход насекомого с одного корма на другой требует затраты энергии на перестройку процессов метаболизма. Наиболее энергоемкой является перенастройка пищеварительной системы (Баранчиков, 1980; Вшивкова, 1981, Денисова, 1998).

На важность энергетического подхода к оценке эффективности питания насекомых-фитофагов указывают работы ряда авторов (Scriber, 1978; Delvi, Pandian, 1979; Hananao, Panayotov, Shen, 1995; Eijs, Ellers, Van Duijn, 1998). Энергетический подход позволяет количественно оценить характер трофических отношений в биологической системе фитофаг–кормовое растение применительно к видам растений с различной энергетической ценностью (Шапиро, Вилкова, 1976). Для оценки состояния популяции нужны сведения об энергетических затратах на рост, размножение, поддержание жизнеспособности на свойственном уровне для того, чтобы определить отклонение энергетического баланса от нормы при изучении условий существования вида. Энергетический принцип изучения трофических связей наиболее полно разработан для ракообразных (Винберг, 1962; Сушня, 1975; Хмелева, Гигиняк, 1982), птиц и млекопитающих (Дольник, 1978).

Из отечественных ученых изучением отдельных элементов энергетического баланса насекомых занимаются И.А. Богачева (1977, 1980), Ю.Н. Баранчиков (1980, 1987), С.Г. Николаев (1981), Т.А. Вшивкова (1984, 1998), И.Д. Шапиро и соавт. (1976), Т.А. Алексеева, А.И. Злотин (1995), С.Ю. Клейменов (1997), С.И. Денисова (1990, 2002) и некоторые другие. За рубежом энергетический подход к изучению трофических отношений насекомых с растениями осуществляется рядом ученых в аспекте определения экологической эффективности насекомых в пищевой цепи «первичный продуцент–первичный консумент»

(Shroeder, Malmer, 1980; Vats, Kounsai, 1982; Lepage, 1983; Krishnan, Jeyakumar, Dinakaran, 1997).

Важным элементом энергетических превращений в организме является использование энергии потребленной и ассимилированной пищи на рост. Количественным показателем связи между этими величинами служат энергетические коэффициенты K_1 и K_2 (Ивлев, 1939). Энергетический коэффициент роста первого порядка – K_1 или экологическая эффективность роста (Одум, 1975) и энергетический коэффициент роста второго порядка – K_2 или чистая эффективность роста (Одум, 1975) – оба этих коэффициента при изучении баланса энергии имеют весьма важное значение, поскольку отражают специфическую особенность использования энергии на рост у данного вида и, обладая большой устойчивостью, мало зависят от факторов внешней среды (Ивлев, 1939).

В этом отношении особенно показательны величины коэффициента K_2 , который передает соотношение основных жизненных процессов в организме и, по сравнению с K_1 , является наиболее универсальным. Например, в зависимости от усвояемости пищи значения K_1 могут существенно изменяться, в то время как величина K_2 практически остается одной и той же.

Максимальная величина K_2 равна 0,7–0,8 для постэмбрионального роста (Винберг, 1976). Определение K_1 и K_2 крайне необходимо не только для анализа баланса энергии на организменном уровне, но и для изучения продукции животных (Сушения, 1975; Риклефс, 1979; Хмелева, Гигиняк, 1982). Для понимания процессов превращения энергии пищи в организме существенное значение имеет отношение ассимилированной энергии к энергии потребленной пищи или эффективность ассимиляции (Одум, 1975; Риклефс, 1979). Эффективность ассимиляции у растительных животных достигает 60% при поедании молодой листвы и 30–40% при поедании более старых листьев (Риклефс, 1979). Для членистоногих характерны более высокие показатели эффективности ассимиляции – от 10% до 83%, значения которых зависят не только от качества пищи, но и от стадии развития (Вшивкова, 1984, 1998; Scriber, 1977). Энергия, которую животные получают из пищи, используется на продукцию биомассы тела и расходуется в процессе дыхания. Сумма этих величин (продукция + дыхание), выраженная в калориях или джоулях, дает величину потока энергии, которая приблизительно равна энергии, ассимилированной стенками кишечника животных (Сушения, 1975). Расчет потока энергии, проходящего через сообщество, может быть важным критерием оценки направленности переноса энер-

гии и эффективности ее использования в наиболее ценных для человека звеньях пищевой цепи (Одум, 1975; Сущеня, 1975; Шилов, 2000).

Гетеротрофы играют ведущую роль в функционировании энергетического круговорота наземных экосистем. При этом вклад растительноядных животных в дыхание комплекса гетеротрофов исчезающе мал. В экосистеме широколиственного леса он едва достигает 2% от дыхания детритоядных беспозвоночных и 0,3% от суммарного дыхания беспозвоночных и микроорганизмов (Satchell, 1971). Несмотря на ничтожную функцию животных-фитофагов в энергетическом метаболизме лесного сообщества, экологическая роль этой группы консументов крайне велика. Являясь единственным звеном передачи энергии продуцентов на второй трофический уровень, растительноядные животные стоят у основания любой трофической пирамиды. От их разнообразия и продуктивности зависит экологическая и генетическая гетерогенность последующих звеньев трофической цепи. В отличие от сапрофагов это звено метаболизма крайне отзывчиво на модифицирующее воздействие факторов внешней среды. Это позволяет абиотическим и биотическим компонентам биогеоценоза через взаимодействие с популяциями фитофагов изменять скорость потока энергии в системе автотроф–гетеротроф и в ряде случаев приводить к глобальным сукцессиям лесных сообществ. Значительная продуктивность насекомых-фитофагов находит свое выражение в высокой численности особей, и поэтому на втором трофическом уровне они играют определяющую, доминирующую роль, они оказывают значительное влияние на среду обитания и на организмы, населяющие экосистему.

Большие размеры популяций и большое число видов насекомых-фитофагов приводят к возникновению множественного дублирования пищевых цепей, что составляет важное условие стабильности экосистемы, так как выпадение одного вида не прерывает движение вещества и перенос энергии по трофическим уровням экосистемы. Насекомым-фитофагам свойственны самые разнообразные уровни пищевой специализации – от типичной полифагии до монофагии. Для сосущих фитофагов в большей степени, чем для грызущих, характерна олигофагия. Такая широта пищевой специализации позволяет более эффективно использовать энергию листьев и других кратковременно живущих тканей растений, что обеспечивает относительно быстрый возврат питательных веществ в почву и высвобождение энергии в результате дыхания (Тыщенко, 1983). Сапрофаги не могут так быстро

влиять на скорость энергопотока сообщества, они могут влиять лишь опосредованно, создавая условия для повышения первичной продуктивности системы. Итак, потоки энергии через фитотрофные и сапротрофные цепи биогеоценоза различаются по скорости и разветвленности. Изъятая фитофагом энергия идет по трем основным направлениям: высвобождается при дыхании; тратится на создание биомассы тела фитофага и переходит со второго на последующие трофические уровни; поступает к сапрофагам в виде экскрементов, огрызков и прочих продуктов жизнедеятельности. Скорость прохождения энергии по фитотрофному звену крайне велика. Так, биомасса растений, изъятая хвое- и листогрызущими насекомыми, полностью переходит через этот трофический уровень в течение максимум одного сезона, в то время как на высвобождение энергии через сапротрофную или пастбищную цепь лесного сообщества требуются десятки лет (Satchell, 1971).

Все больше внимания уделяется в последнее время роли насекомых-фитофагов в почвообразовательных процессах, где они служат зоомикробиологическими детерминантами начальных стадий деструкции растительного опада (Стебаев, Наплекова, Гукасян, 1964; Стебаев, Пшеницына, Шиляева, 1985; Рафес, 1980; Стриганова, 1980; Гродницкий, Разнобарский, Солдатов, Ремерчук, 2002).

Вклад разных видов растительноядных насекомых в энергобаланс сообщества далеко не одинаков. Он зависит от систематической принадлежности насекомых, их морфологических и экологических особенностей. Насекомые-фитофаги разного уровня пищевой специализации обладают экологическими отличиями в утилизации первичных и вторичных метаболитов кормовых растений, обладают различными адаптационными возможностями при освоении нового вида кормового растения и, наверное, по-разному будут влиять на скорость потока энергии в трофических цепях лесного биогеоценоза. В природе время от времени наблюдаются вспышки массового размножения растительноядных насекомых, что порой приводит к значительному уничтожению растительности. Причины возникновения вспышек массовых размножений до конца не выяснены и изучение энергетического аспекта питания зимней пяденицы, зеленой дубовой листовёртки и совки-лишайницы – важнейших вредителей лесных пород на территории Беларуси – внесет определенный вклад в разработку трофической теории динамики численности насекомых.

3.2. Энергетическая ценность корма, экскрементов и гусениц шелкопрядов

Для определения энергетического баланса гусениц необходимо знать калорические эквиваленты пищи, экскрементов, кислорода и тела насекомого. Полученные нами данные по калорийности сухой массы корма, экскрементов и тела гусениц приведены в табл. 35–41.

Из данных табл. 35, 36 видно, что удельная калорийность корма имеет тенденцию к снижению по мере увеличения срока выдержки. Наибольшей энергетической ценностью обладает лист кормовых растений в варианте выдержки «24 часа», что согласуется с данными о биохимическом составе выдержанного корма. Калорические эквиваленты листа ивы и березы выше, чем дуба и яблони, очевидно, в основном, за счет большего содержания липидов (гл. 2, разд. 2.2.). Калорийность экскрементов варьирует в широких пределах, но, как и калорийность корма, имеет тенденцию к снижению при увеличении срока выдержки корма. Причем калорийность экскрементов в варианте выдержки «24 часа» уступает другим вариантам, т.е. из более питательного корма гусеницы извлекают больше энергии (табл. 35–37). Это свидетельствует об улучшении процессов переработки и усвоения листа 24-часовой выдержки организмом гусениц, что еще раз подтверждает установленные нами закономерности утилизации и ассимиляции такого вида корма. Полученные нами данные о калорийности листа древесных пород и экскрементов листогрызущих насекомых согласуются с данными других авторов (Вшивкова, 1984; Баранчиков, 1987; Schroeder, 1977; Blumer, Diemer, 1996; Degenhardt, Trier, Mattson, 1999).

Калорийность сухой массы гусениц также варьирует и имеет ясно выраженную тенденцию к снижению по мере возрастания срока выдержки, но наиболее высокие показатели калорийности характерны для гусениц, питающихся листом 24-часовой выдержки на всех кормовых растениях у всех видов чешуекрылых (табл. 35–37), что согласуется с высокими показателями углеводного, липидного и белкового обмена у гусениц данного варианта опыта (гл. 2, разд. 2.2.).

Четко прослеживается взаимосвязь между повышенной энергетической ценностью листьев березы и ивы за счет большего содержания липидов с энергетической ценностью гусениц, питающихся листьями этих растений, которая также характеризуется более высокими значениями, что еще раз подтверждает существование тесной зависимости между химизмом кормовых расте-

ний и насекомых-фитофагов (табл. 35–37). Калорийность гусениц видов бабочек, используемых в опыте, сходна с таковой у других видов чешуекрылых: средневозрастная калорийность гусениц павлиноглазки (*Нemileuca olivae*) равна 11,7 кДж/г, у гусениц других чешуекрылых колеблется в пределах 16–21 кДж/г (Shroeder, Malmer, 1980).

Таблица 35 – Удельные калорийности пищи, экскрементов и гусениц дубового шелкопряда на разных кормовых растениях разного срока выдержки (кДж/г сухой массы)

Вид образца	Варианты выдержки корма			
	Св. лист	24 часа	48 часов	72 часа
Дуб				
Корм	17,12±0,09	18,51±0,08	16,4±0,28	12,2±0,04
Экскременты	13,9±0,04	12,5±0,02	14,0±0,04	15,0±0,09
Гусеницы	11,5±0,16	15,7±0,15	12,4±0,08	9,7±0,11
Береза				
Корм	24,5±0,20	23,9±0,07	21,2±0,03	15,3±0,05
Экскременты	21,5±0,02	11,3±0,03	14,5±0,01	13,5±0,12
Гусеницы	15,2±0,04	24,9±0,01	15,8±0,15	10,5±0,16
Ива				
Корм	26,7±0,08	30,5±0,08	27,1±0,02	18,3±0,09
Экскременты	15,9±0,13	14,5±0,11	16,0±0,14	19,4±0,03
Гусеницы	16,8±0,14	20,0±0,13	17,8±0,04	13,4±0,02

Таблица 36 – Удельные калорийности пищи, экскрементов и гусениц непарного шелкопряда на разных кормовых растениях различного срока выдержки (кДж/г сухой массы)

Вид образца	Варианты выдержки корма			
	Св. лист	24 часа	48 часов	72 часа
Дуб				
Экскременты	14,7±0,26	13,9±0,8	14,0±0,34	13,1±0,16
Гусеницы	20,6±0,44	23,5±0,62	22,2±0,09	17,6±0,5
Яблоня				
Корм	16,0±0,2	17,6±0,31	15,5±0,36	13,0±0,33
Экскременты	15,2±0,7	14,3±0,25	13,1±0,25	13,3±0,5
Гусеницы	11,1±0,17	18,4±0,06	12,4±0,08	11,6±0,38
Ива				
Экскременты	22,5±0,25	20,8±0,7	22,2±0,61	17,5±0,25
Гусеницы	20,1±0,12	28,1±0,08	17,5±0,42	14,2±0,19

Таблица 37 – Удельные калорийности экскрементов и гусениц лунки серебристой на разных кормовых растениях разного срока выдержки (кДж/г сухой массы)

Вид образца	Варианты выдержки корма			
	Св. лист	24 часа	48 часов	72 часа
Дуб				
Экскременты	15,0±0,08	14,8±0,12	16,4±0,04	14,7±0,16
Гусеницы	13,2±0,14	15,7±0,09	12,6±0,10	8,6±0,21
Береза				
Экскременты	16,1±0,22	15,5±0,41	16,4±0,06	16,0±0,03
Гусеницы	24,6±0,12	26,3±0,05	21,3±0,35	13,5±0,02

По данным Т.А. Вшивковой (1984), экологическая изменчивость этого показателя у гусениц выражается значением 10–28 кДж/г.

Данные об энергетическом содержании прироста массы гусениц, потребленного ими корма и выделенных экскрементов представлены в табл. 35–37. Энергетическая ценность прироста массы гусениц максимальна при кормлении гусениц листом 24-часовой выдержки и минимальна в варианте кормления «72 часа» по сравнению с контролем, независимо от видовой принадлежности насекомых и их кормовых растений (табл. 41). Но имеются видоспецифические различия в энергетической цене прироста разных насекомых на разных кормовых растениях. Так, гусеницы дубового шелкопряда имеют наибольшую энергетическую ценность прироста массы на всех кормовых растениях по всем вариантам опыта по сравнению с непарным шелкопрядом и лункой серебристой. Причем наибольшая энергетическая цена биомассы у гусениц при питании листом березы (табл. 38).

У непарного шелкопряда наилучшие показатели содержания энергии в приросте массы у гусениц, питающихся листом дуба и ивы по всем вариантам опыта. Лунка серебристая накапливает больше энергии в приросте массы при питании листом березы (табл. 38). В целом эти данные отражают влияние калорийности листа кормовых растений на энергетическую ценность биомассы растительоядных животных с учетом эффективности процессов усвоения разного по качественному и количественному составу вторичных метаболитов корма (Wallwork, 1975; Schroeder, 1977; Jacobsen, 1992).

Таблица 38 – Содержание энергии в приросте массы гусениц насекомых-фитофагов при питании листом разной степени выдержки

Кормовое растение	Показатели	Сроки выдержки корма, сут.			
		Св. лист	24 часа	48 часов	72 часа
Дубовый шелкопряд					
Дуб	прирост, г сух.массы/особь	5,2	6,4	5,2	3,9
	энергетическая цена прироста, кДж/особь	59,8	100,5	62,9	37,8
Береза	прирост, г сух.массы/особь	8,2	9,5	8,6	5,0
	энергетическая цена прироста, кДж/особь	114,6	240,5	144,5	52,5
Ива	прирост, г сух.массы/особь	4,6	5,5	5,2	3,5
	энергетическая цена прироста, кДж/особь	77,3	110,0	92,5	46,9
Непарный шелкопряд					
Дуб	прирост, г сух.массы/особь	0,85	1,1	0,95	0,35
	энергетическая цена прироста, кДж/особь	17,5	25,8	21,1	6,2
Яблоня	прирост, г сух.массы/особь	0,65	0,8	0,62	0,3
	энергетическая цена прироста, кДж/особь	5,8	14,7	7,4	3,5
Ива	прирост, г сух.массы/особь	0,7	0,9	0,75	0,4
	энергетическая цена прироста, кДж/особь	11,8	25,3	13,1	5,7
Лунка серебристая					
Дуб	прирост, г сух.массы/особь	1,4	2,2	1,4	0,9
	энергетическая цена прироста, кДж/особь	18,4	34,4	17,8	7,8
Береза	прирост, г сух.массы/особь	1,2	1,7	1,3	0,8
	энергетическая цена прироста, кДж/особь	29,4	44,6	27,6	10,8

Увеличение энергетической ценности прироста массы гусениц у всех изучаемых видов насекомых на всех растениях по варианту опыта «24 часа» по сравнению с контролем согласуется с данными о

наиболее эффективных процессах утилизации (КУ) и ассимиляции такого вида пищи (ЭИП, ЭИУ), обладающей высоким содержанием основных питательных веществ и пониженным количеством веществ-детергентов и токсинов. Уменьшение энергетической цены прироста массы у гусениц всех насекомых на всех кормовых растениях по варианту опыта «72 часа» по сравнению с контрольными показателями (вариант «свежий лист») объясняется значительным снижением усвояемости листа данного срока выдержки и резким снижением эффективности превращения переваренной пищи в собственную массу тела (разд. 2.4., табл. 13–15).

Ухудшение процессов переваривания данного вида пищи согласуется с данными о снижении содержания в ней первичных метаболитов и основных минеральных компонентов и увеличением кислотности, способствующей развитию ацидоза (гл. 2).

Увеличение уровня вторичных метаболитов – зафиксированное нами при увеличении сроков выдержки корма до трех суток ухудшает питательные свойства корма при такой сильной степени искусственного физиологического ослабления растения. Согласно данным табл. 39–41, масса корма, съеденного одной гусеницей за весь период развития, достоверно возрастает по мере увеличения степени экспериментального физиологического ослабления кормовых растений. Лист 72-часовой выдержки всех кормовых растений, используемых в опыте, самый бедный по питательной ценности, о чем свидетельствуют показатели удельной калорийности, приведенные в табл. 35, 36. По мнению некоторых исследователей, снижение энергетической ценности листа приводит к повышению его потребления (Шмидт-Нильсен, 1982; Degenhardt, Trier, Mattson, 1999). Питание листом, имеющим пониженную концентрацию и отрицательный баланс основных питательных компонентов, обладающим низкой энергетической ценностью, приводит к замедлению роста и развития насекомых-фитофагов в этом варианте кормления (гл. 2, разд. 2.1). Удлиненный период питания приводит к увеличению потребления пищи, но энергетическая ценность выросшего количества пищи невелика, вследствие ее низкой калорийности. Самая высокая энергетическая ценность у корма, потребленного гусеницами филлофагов при 24-часовой выдержке (табл. 39–41). Количество экскрементов, выделенных одной гусеницей за весь период питания, в сухой массе и ее энергетическом эквиваленте достоверно возрастает с увеличением срока выдержки корма у всех насекомых-фитофагов на всех кормовых растениях (табл. 39–41). Причем доля энергии пищи, выделившаяся с экскрементами, т.е. не усвоенная энергия в среднем по всем растениям у всех фитофагов в варианте опыта «72 часа» составляет около 75%, в варианте «24

часа» – около 35%, в контроле – около 60%, что согласуется с индексами питания, приведенными в табл. 13–15 (см. разд. 2.4) и подтверждает высокую степень усвоения энергии листа суточной выдержки.

Таблица 39 – Масса и содержание энергии в потребляемой пище и экскрементах гусениц дубового шелкопряда при питании листом разной степени выдержки

Вариант выдержки	Потребленный корм			Экскременты		
	масса корма, г/экз.		кДж/экз.	масса экскрементов, г/особь		кДж/экз.
	сырая	сухая		сырая	сухая	
Дуб						
Св. лист	46,7	18,3	313,3	31,2	10,8	150,1
24 часа	49,2	19,5	360,7	22,6	8,4	105,0
48 часов	48,4	18,2	298,5	24,3	9,0	126,0
72 часа	59,7	20,4	273,3	42,6	13,4	201,0
Береза						
Св. лист	62,0	22,1	541,4	30,3	12,2	262,3
24 часа	66,8	24,1	576,0	27,8	11,2	126,6
48 часов	67,6	25,8	546,9	38,4	15,5	224,7
72 часа	78,7	30,2	462,1	55,8	22,5	303,7
Ива						
Св. лист	60,1	18,3	488,6	30,3	12,2	193,9
24 часа	59,2	18,5	564,2	20,3	8,6	127,3
48 часов	58,1	17,4	471,5	24,5	9,9	176,2
72 часа	62,9	20,8	380,6	40,9	15,3	205,0

Таблица 40 – Масса и содержание энергии в потребляемой пище и экскрементах гусениц непарного шелкопряда при питании листом разной степени выдержки

Вариант выдержки	Потребленный корм			Экскременты		
	масса корма, г/особь		кДж/экз.	масса экскрементов, г/особь		кДж/экз.
	сырая	сухая		сырая	сухая	
Дуб						
Св. лист	10,3	4,1	70,2	6,7	2,9	42,6
24 часа	11,8	4,7	87,1	6,5	2,7	37,5
48 часов	12,5	4,9	80,3	8,7	3,5	49,0
72 часа	13,4	5,6	68,3	11,6	4,0	53,7
Яблоня						
Св. лист	11,5	4,6	73,6	9,2	3,7	48,1
24 часа	13,7	5,9	103,8	10,7	4,3	61,5
48 часов	14,2	6,3	97,6	12,1	5,2	68,1
72 часа	16,8	7,8	109,2	14,3	6,9	91,8
Ива						
Св. лист	13,5	5,1	136,2	9,9	3,6	81,0
24 часа	15,0	6,0	183,0	10,6	3,9	81,1
48 часов	14,7	5,7	154,5	11,2	4,1	91,0
72 часа	18,9	7,9	144,6	16,3	6,3	110,2

Таблица 41 – Масса и содержание энергии в потребляемой пище и экскрементах гусениц лунки серебристой при питании листом разной степени выдержки

Вариант выдержки	Потребленный корм			Экскременты		
	масса корма, г/экз		кДж/экз.	масса экскрементов, г/экз.		кДж/экз.
	сырая	сухая		сырая	сухая	
Дуб						
Св. лист	7,4	3,0	51,4	3,48	1,4	21,0
24 часа	9,2	3,8	70,4	2,72	1,1	16,2
48 часов	8,4	2,4	55,8	3,22	1,3	21,4
72 часа	11,0	4,8	58,6	7,1	2,86	42,0
Береза						
Св. лист	10,4	4,2	102,8	5,26	2,12	34,2
24 часа	13,0	5,4	129,0	4,9	1,98	30,6
48 часов	11,8	4,8	101,8	4,9	1,98	32,4
72 часа	14,2	6,2	94,8	10,4	4,16	64,0

В заключение следует отметить, что энергетическая ценность потребленного корма и выделенных экскрементов зависит от вида кормового растения. Установлено, что по всем вариантам опыта у всех чешуекрылых на березе и иве энергетические эквиваленты корма и экскрементов превышают аналогичные данные при питании гусениц листом дуба и яблони, что, как уже указывалось выше, объясняется более высоким содержанием липидов и растворимых углеводов в листьях березы и ивы (гл. 2).

3.3. Уровень энергетического обмена дендрофильных чешуекрылых в зависимости от физиологического состояния кормовых растений

Интенсивность обмена закономерно связана со скоростью роста, продолжительностью жизни, типом и скоростью питания животных. Все эти величины могут быть известны только по результатам изучения эколого-физиологических закономерностей, которые и дают возможность рассчитать энергетический баланс особи, популяции, сообщества (Винберг, 2000). В результате большого числа экспериментальных работ установлена зависимость интенсивности дыхания от массы тела (Винберг, 1976;

Дольник, 1982; Бызова, 1978; Голубева, 1982; Алексеева, Зотин, 1995; Клейменов, 1997 и др.).

На важность энергетического подхода к оценке эффективности питания насекомых-фитофагов указывают работы ряда авторов (Schroeder, 1977; Scriber, 1978; Hananao, Panayotov, Shen, 1995; Krishnan, Jeyakumar, Dinakaran, 1997). Применение энергетического принципа исследования позволяет количественно характеризовать трансформацию вещества и энергии и взаимозависимость биотических и абиотических компонентов экосистем, что имеет важное значение в разработке теоретических представлений о колебании численности и о причинах массовых размножений насекомых-вредителей (табл. 42–44).

Таблица 42 – Потребление кислорода гусеницами дубового шелкопряда на разных кормовых растениях разного срока выдержки

Вариант выдержки, сут.	Средняя масса тела, г	Длительность развития, сут.	Потребление кислорода		Затраты энергии на дыхание особи, кДж	
			мл·г ⁻¹ ·ч ⁻¹	мл/г на особь	сутки	за период развития
Дуб						
Св. лист	11,90	57,0	0,24	2,80	1,34	76,4
24 часа	14,63	51,2	0,37	5,50	2,65	135,6
48 часов	13,21	54,2	0,27	3,46	1,66	87,1
72 часа	9,06	62,3	0,16	1,46	0,70	43,3
Береза						
Св. лист	14,84	60,2	0,26	3,81	1,83	110,3
24 часа	17,65	54,1	0,46	8,10	3,89	210,6
48 часов	15,61	57,1	0,39	6,10	2,94	168,2
72 часа	10,15	68,1	0,25	2,58	1,24	84,5
Ива						
Св. лист	10,7	61,4	0,40	4,25	2,04	125,5
24 часа	12,8	58,1	0,62	7,93	3,81	221,4
48 часов	12,0	62,3	0,41	4,88	2,35	146,2
72 часа	8,1	69,2	0,36	2,96	1,42	98,5

Таблица 43 – Потребление кислорода гусеницами непарного шелкопряда на разных кормовых растениях разного срока выдержки

Вариант выдержки, сут.	Средняя масса тела, г	Длительность развития, сут.	Потребление кислорода		Затраты энергии на дыхание особи, кДж	
			мл.г ⁻¹ ч ⁻¹	мл/г на особь	сутки	за период развития
Дуб						
Св. лист	1,7	52,1	0,40	0,68	0,33	17,0
24 часа	2,2	47,2	0,62	1,4	0,66	31,2
48 часов	1,9	49,7	0,46	0,87	0,42	21,0
72 часа	0,7	59,6	0,50	0,35	0,17	10,2
Яблоня						
Св. лист	1,3	57,3	0,39	0,50	0,24	13,9
24 часа	1,6	53,7	0,62	0,99	0,47	25,6
48 часов	1,3	57,3	0,53	0,69	0,33	19,1
72 часа	0,6	63,0	0,61	0,37	0,18	11,1
Ива						
Св. лист	1,4	55,2	0,93	1,30	0,63	34,6
24 часа	1,8	50,4	1,56	2,81	1,35	68,1
48 часов	1,5	53,6	1,13	1,69	0,81	43,5
72 часа	0,8	60,1	1,04	0,83	0,40	24,0

Таблица 44 – Потребление кислорода гусеницами лунки серебристой на разных кормовых растениях разного срока выдержки

Вариант выдержки, сут.	Средняя масса тела, г	Длительность развития, сут.	Потребление кислорода		Затраты энергии на дыхание особи, кДж	
			мл.г ⁻¹ ч ⁻¹	мл/г на особь	сутки	за период развития
Дуб						
Св. лист	1,5	32,5	0,32	0,48	0,24	7,6
24 часа	1,9	29,8	0,60	1,16	0,56	16,6
48 часов	1,4	31,6	0,58	0,80	0,38	12,2
72 часа	1,0	37,1	0,38	0,38	0,20	6,8
Береза						
Св. лист	1,2	39,6	1,18	1,42	0,68	27,2
24 часа	1,4	36,7	1,76	2,46	1,18	43,4
48 часов	1,3	38,2	1,36	1,76	0,86	32,6
72 часа	0,8	43,1	0,92	0,74	0,36	15,2

Но для теоретических представлений необходимы экспериментальные данные о затратах энергии на такие проявления

жизнедеятельности и обмена веществ у особей, как рост, дыхание, размножение, передвижение, питание в зависимости от условий внешней среды. Поэтому полученные нами данные об изменении скорости потребления кислорода в зависимости от изменения трофических свойств растений, под воздействием искусственного физиологического ослабления в результате выдержки срезанных ветвей представляют определенный научный интерес (табл. 42–44).

На интенсификацию процессов метаболизма, увеличение скорости роста и развития указывают данные о потреблении кислорода гусеницами насекомых-фитофагов в варианте выдержки «24 часа». Этот показатель в мл кислорода на 1 г массы за 1 час у дубового шелкопряда, например, превышает контроль на дубе – в 1,5 раза; на березе – в 1,7 раза; на иве – в 1,5 раза. У непарного шелкопряда на дубе он превышает контроль в 1,5 раза; на яблоне – в 1,5 раза; на иве – в 1,6 раза. У лунки серебристой на дубе – в 1,8 раза; на березе – в 1,5 раза (табл. 42–44). Следовательно, питание гусениц листом разных кормовых растений, имеющих сходные изменения биохимического состава при выдержке срезанных ветвей на протяжении суток, стимулирует скорость обменных процессов в организме насекомых. Полученные данные согласуются с более высокими, по сравнению с другими вариантами выдержки корма, показателями выживаемости, темпами прироста биомассы гусениц, а также повышенной плодовитостью имаго (гл. 2).

По мере увеличения срока выдержки корма до 72 часов происходит падение уровня энергетического обмена в организме всех изучаемых видов по сравнению с контролем, независимо от кормового растения (табл. 42–44).

Если сравнить уровень метаболизма насекомых в целом по всем вариантам кормления на всех кормовых растениях, то следует отметить, что уровень метаболизма у непарного шелкопряда самый высокий, у дубового шелкопряда самый низкий, а лунка серебристая занимает промежуточное положение по этому показателю.

Непарный шелкопряд – политрофное насекомое, повреждающее более 200 видов растений, приспособившееся обезвреживать широкий спектр защитных веществ растений (Баранчиков, 1987). Более высокий уровень энергетического обмена дает этому виду выигрыш в конкурентной борьбе за пищу, по сравнению с другими фитофагами, т.к. вырабатываемая организмом энергия обеспечивает прирост биомассы и полную детоксикацию вторичных метаболитов.

«Очаговое состояние» кормовых растений, характеризующееся оптимизацией биохимического состава в результате или искусственного физиологического ослабления, или под воздействием водного стресса атмосферных засух, непарный шелкопряд использует с максимальным энергетическим выигрышем за счет высвобождения энергии, которая раньше тратилась на обезвреживание растительных токсинов.

Очевидно, поэтому непарный шелкопряд обладает максимальной конкурентной мощностью и образует очаги массового размножения на больших площадях.

Затраты энергии на дыхание гусениц за весь период развития (табл. 42–44) также указывают на интенсификацию энергетического обмена в варианте опыта «24 часа» и постепенное угасание метаболической активности при возрастании срока выдержки корма до трех суток (гл. 2).

Таким образом, в результате исследования установлено, что на начальном этапе экспериментального ослабления кормовых растений при суточной выдержке ветвей наблюдается подъем уровня энергетического обмена гусениц у всех изучаемых видов чешуекрылых на всех кормовых растениях. При увеличении степени физиологического ослабления растений в результате увеличения срока выдержки ветвей до 72 часов наблюдается постепенный спад скорости метаболических процессов. Моделирование зависимости скорости обменных процессов в организме насекомых-фитофагов от изменения химизма листа кормовых пород под воздействием искусственного или естественного физиологического ослабления позволяет прогнозировать наступление «очагового состояния» деревьев на основании показателей уровня энергетического обмена гусениц насекомых-вредителей.

Сравнительный анализ уровней энергетического обмена листогрызущих насекомых на разных кормовых растениях разных сроков выдержки показал, что наиболее высоким уровнем метаболизма обладает непарный шелкопряд, что, возможно, является одной из основных причин его максимальной конкурентной мощности, проявляющейся в наиболее эффективном использовании «очагового состояния» растений для быстрого наращивания численности популяций и поддержания более высокой средней численности в межвспышечные периоды при питании обычными насаждениями.

3.4. Анализ энергетических балансов дендрофильных чешуекрылых при экспериментальном ослаблении кормовых растений

Энергетический подход к оценке эффективности питания позволяет количественно оценить характер трофических отношений в биологической системе фитофаг–кормовое растение применительно к видам растений с различной энергетической ценностью (Шапиро, Вилкова, Фролов, Овсянко, 1979). Для оценки состояния популяции нужны сведения об энергетических затратах на рост, размножение, поддержание жизнедеятельности на собственном виду уровне для того, чтобы определить отклонение энергетического баланса от нормы при изменении условий существования вида (Дольник, 1975).

Энергетический принцип изучения трофических связей наиболее полно разработан для ракообразных (Винберг, 1962; Винберг, 1976; Сущеня, 1975; Хмелева, Гигиняк, 1982), рыб (Ивлев, 1966), птиц и млекопитающих (Дольник, 1975; Дольник, 1982). Применение энергетических принципов в изучении питания насекомых находится в начальной стадии (Алексеева, Зотин, 1995). Изучением отдельных элементов энергетического баланса непарного шелкопряда занимались И.А. Богачева (1977; 1980), Ю.Н. Баранчиков (1980, 1987), Т.А. Вшивкова (1982, 1998), С.И. Денисова (1998), С.И. Денисова, З.Н. Соболев (1990, 1993). Вопросам энергетики питания дубового шелкопряда и лунки серебристой посвящены работы С.И. Денисовой (1988, 1990, 1996), С.И. Денисовой, З.Н. Соболев (1990).

За рубежом энергетический подход к изучению трофических отношений насекомых с растениями осуществляется рядом ученых в аспекте определения экологической эффективности насекомых (Scriber, 1978; Delvi, Pandian, 1979; Shroeder, Malmer, 1980; Vats, Kounsai, 1982; Blumer, Diemer, 1996; Joern, Berner Spencer, 1998). Часть исследований посвящена изучению биоэнергетики личиночного развития. Ю.М. Скрайбер и соавт. (Scriber, Feeny, 1979) рассматривали влияние формы роста растения на использование растительной массы гусеницами 22 видов бабочек. М. Левельон и А.Л. Кьюреш (Magnoler, Cambini, 1997) вычисляли энергетику тлей *Megoura viciae*, содержащихся на молодых и зрелых листьях, а также молодых стеблях кормовых бобов.

Важным элементом энергетических превращений в организме является использование энергии потребленной и ассимилированной пищи на рост. Количественными показателями связи между этими величинами служат энергетические коэффициенты роста K_1 и K_2 (Ивлев, 1939). Энергетический коэффициент роста

первого порядка – K_1 , или экологическая эффективность роста (Одум, 1975), и энергетический коэффициент второго порядка – K_2 , или чистая эффективность роста (Одум, 1975), – оба этих коэффициента при изучении баланса энергии имеют весьма важное значение, поскольку отражают специфическую особенность использования энергии на рост данного вида, и, обладая большой устойчивостью, мало зависят от факторов внешней среды (Жужиков, 1999). В этом отношении особенно показательны величины коэффициента K_2 , который передает соотношение основных жизненных процессов в организме и по сравнению с K_1 является наиболее универсальным. Например, в зависимости от усвояемости пищи значения K_1 могут существенно изменяться, в то время как величина K_2 практически остается одной и той же.

Максимальная величина K_2 равна 0,7–0,8 для постэмбрионального роста (Винберг, 1976). Определение K_1 и K_2 крайне необходимо не только для анализа баланса энергии на уровне организма, но и для расчета продукции животных на уровне популяции, сообщества (Суценья, 1975; Риклефс, 1979; Хмелева, Гигиняк, 1982; Винберг, 2000). Для понимания процессов превращения энергии пищи в организме существенное значение имеет отношение ассимилированной энергии к энергии потребленной пищи, или эффективность ассимиляции (Одум, 1975; Риклефс, 1979). Для членистоногих характерны высокие показатели эффективности ассимиляции – от 10 до 83%, значения которых зависят не только от качества пищи, но и от стадии развития (Вшивкова, 1982; Scriber, 1977; Magnoler, Cambini, 1997; Krishnan, Jeyakumar, Dinakaran, 1997).

Обобщая все вышесказанное, следует сделать вывод о том, что изменение биохимического состава пищи оказывает непосредственное влияние на эффективность работы кишечника насекомого-фитофага, от которой зависят процессы переработки и усвоения пищи. Эти процессы, в свою очередь, обуславливают характер распределения энергии пищи в организме и, следовательно, взаимосвязаны с ходом процессов роста и развития насекомых. Расчет потока энергии, проходящего через организм, может быть важным критерием оценки направленности переноса энергии и эффективности ее использования (Суценья, 1975). Выявление сдвигов энергетического баланса насекомых-фитофагов, возникающих при изменении химизма растений, позволяет оценить энергетическую плату организма за существование в изменяющемся кормовом режиме и определить наиболее оптимальный режим кормления для полезных насекомых или сделать вывод о физиологическом состоянии насекомого-вредителя в зависимости от трофических свойств кормовых пород.

Анализ баланса энергии гусениц за весь период развития в расчете на одну особь (табл. 45–47) показал следующее. По мере увеличения срока выдержки корма количество потребленной энергии возрастает в варианте кормления «24 часа» по сравнению с контролем и закономерно снижается с увеличением срока выдержки корма от одних до трех суток у гусениц всех насекомых, независимо от кормового растения. Энергия экскрементов минимальна у гусениц варианта опыта «24 часа» и максимальна в варианте опыта «72 часа», что указывает на ухудшение усвоения корма трехсуточной выдержки.

В целом, за весь период развития гусеницы в варианте кормления «24 часа» потребляют с пищей больше энергии (Р) и меньше ее выделяют с экскрементами (Н). Энергия усвоенной пищи (У) в этом варианте опыта выше, чем в контроле у всех насекомых на всех кормовых растениях, и значительно понижается с увеличением срока выдержки как по отношению к контролю, так и в сравнении с 24-часовой выдержкой корма. Она тратится на дыхание (Т), на прирост массы (П), на движения и линьки.

Энергия усвоенной пищи в зависимости от сроков выдержки корма используется в организме гусениц насекомых-фитофагов следующим образом. Максимальное количество энергии пищи, приходящееся на вариант кормления «24 часа», используется гусеницами с наибольшей эффективностью. На это указывают более высокие, по сравнению с контролем, значения коэффициентов K_1 и K_2 и эффективности ассимиляции (табл. 45–47) на всех кормовых растениях у всех видов филофагов.

Минимальное количество энергии пищи, поступающее в организм гусениц при кормлении их листом трехсуточной выдержки, используется менее эффективно по сравнению не только с контролем, но и всеми другими вариантами опыта. На это указывают минимальные значения коэффициентов K_1 , K_2 и эффективности ассимиляции (табл. 45–47), а также данные суточных балансов энергии насекомых-фитофагов (табл. 48–50). Согласно данным табл. 48, 49, 50, на создание 1 г массы тела гусениц тратится больше всего энергии пищи на всех кормовых растениях у всех насекомых по сравнению с контролем, а уровень затрат на линьку и локомоцию сохраняется очень высоким на уровне контрольных показателей. Следовательно, низкий уровень усвоения листа гусеницами в варианте опыта «72 часа» усугубляется неэффективными тратами энергии на создание биомассы и увеличением доли энергии пищи, используемой на локомоцию и линьку по сравнению с другими вариантами выдержки корма, независимо от вида растения и насекомого.

Таблица 45 – Поток энергии через гусениц дубового шелкопряда в зависимости от срока выдержки корма

Срок выдержки	Энергия потребления пищи, Р кДж/экз.	Энергия экскрементов, Н кДж/экз.	Энергия усвоенной пищи, У		Траты на дыхание, Т		Прирост массы, П		Траты на линьку и локомоцию		К ₁	К ₂	$\frac{T+P}{P}$ %
			кДж/экз.	%	кДж/экз.	% от усвоения	кДж/экз.	% от усвоения	кДж/экз.	% от усвоения			
Дуб													
Свежий лист	313,3	150,1	163,2	47,6	76,4	46,8	59,8	36,6	27,0	16,5	0,19	0,41	46,6
24 ч	360,7	105,0	255,7	70,8	135,6	53,0	100,5	39,3	19,6	7,6	0,28	0,44	65,4
48 ч	298,5	126,0	172,5	57,9	87,1	50,5	62,9	36,5	22,5	13,0	0,21	0,42	50,2
72 ч	273,3	201,0	72,3	26,4	43,3	59,8	17,8	24,6	11,2	15,6	0,07	0,29	22,3
Береза													
Свежий лист	541,4	262,3	279,1	51,5	110,3	39,5	114,6	41,0	46,0	16,5	0,21	0,51	41,5
24 ч	576,0	126,6	449,4	77,9	210,6	46,8	240,5	53,5	27,3	6,1	0,36	0,53	78,3
48 ч	546,9	224,7	332,2	60,7	168,2	50,6	135,5	40,9	29,5	8,8	0,24	0,44	55,5
72 ч	462,1	303,7	158,4	34,2	84,5	53,3	52,5	33,1	21,4	13,5	0,11	0,38	29,6
Ива													
Свежий лист	488,6	193,9	294,1	60,2	125,5	42,7	97,3	33,1	71,3	24,2	0,20	0,44	45,5
24 ч	564,2	127,3	436,9	77,4	221,4	50,7	166,7	38,2	48,8	11,2	0,30	0,43	68,7
48 ч	471,5	176,2	295,3	62,6	146,2	49,5	92,5	31,2	56,6	19,2	0,20	0,39	50,2
72 ч	380,6	205,0	176,6	46,4	98,5	55,7	36,9	20,8	40,2	22,8	0,10	0,27	35,5

Таблица 46 – Поток энергии через гусениц непарного шелкопряда в зависимости от срока выдержки листа кормовых растений

Срок выдержки	Энергия потребления пищи, Р кДж/экз.	Энергия экскрементов, Н кДж/экз.	Энергия усвоенной пищи, У		Траты на дыхание, Т		Прирост массы, П		Траты на линьку и локомоцию		К ₁	К ₂	$\frac{T+P}{P}$ %
			кДж/экз.	%	кДж/экз.	% от усвоения	кДж/экз.	% от усвоения	кДж/экз.	% от усвоения			
Дуб													
Свежий лист	70,2	42,6	27,6	39,2	17,0	61,6	7,2	26,1	3,4	12,3	0,10	0,27	33,0
24 ч	87,1	37,5	49,6	56,9	31,2	63,0	16,0	32,3	2,4	4,8	0,18	0,37	54,2
48 ч	80,3	49,0	31,3	38,9	21,0	67,1	7,9	25,3	2,4	7,7	0,10	0,27	35,9
72 ч	68,3	53,7	14,6	21,4	10,2	70,1	2,6	17,8	1,8	12,3	0,04	0,20	18,7
Яблоня													
Свежий лист	73,6	48,1	25,5	34,6	13,9	54,5	5,8	22,7	5,8	22,7	0,07	0,18	26,7
24 ч	103,8	61,5	42,3	41,0	25,6	60,5	14,7	34,7	2,0	4,8	0,14	0,36	38,8
48 ч	97,6	68,1	29,5	30,2	19,1	64,6	7,4	25,1	3,0	10,2	0,08	0,28	27,1
72 ч	109,2	91,8	17,4	15,9	11,1	69,8	3,5	22,0	2,8	17,3	0,03	0,23	13,4
Ива													
Свежий лист	136,2	81,0	55,2	40,5	34,6	62,3	11,8	21,3	8,8	15,9	0,09	0,25	34,0
24 ч	183,0	81,1	101,9	55,7	68,1	66,9	25,3	24,8	8,5	8,3	0,14	0,27	51,0
48 ч	154,5	91,0	63,5	41,1	43,5	68,6	13,1	20,6	6,9	10,8	0,08	0,23	36,6
72 ч	144,6	110,2	34,4	23,7	24,0	70,1	5,7	16,4	4,7	13,6	0,04	0,19	20,5

Таблица 47 – Поток энергии через гусениц лунки серебристой в зависимости от сроков выдержки листа кормовых растений

Срок выдержки	Энергия потребления пищи, Р кДж/экз	Энергия экскрементов, Н кДж/экз	Энергия усвоенной пищи, У		Траты на дыхание, Т		Прирост массы, П		Траты на линьку и локомоцию		К ₁	К ₂	$\frac{T + П}{P} \%$
			кДж/экз	%	кДж/экз	% от усвоения	кДж/экз	% от усвоения	кДж/экз	% от усвоения			
Дуб													
Свежий лист	51,4	21,0	30,4	59,1	7,6	24,9	18,4	60,5	4,4	14,5	0,35	0,70	50,6
24 ч	70,4	16,2	54,2	76,9	16,6	30,6	34,4	63,5	3,2	5,9	0,49	0,67	72,4
48 ч	55,8	21,4	34,4	61,6	12,2	35,4	17,8	52,0	4,4	12,6	0,32	0,59	53,7
72 ч	58,6	42,0	16,6	28,3	6,8	40,5	7,8	46,9	2,0	12,1	0,13	0,53	24,9
Береза													
Свежий лист	102,8	34,2	68,6	66,7	27,2	39,6	14,7	42,8	12,0	17,5	0,28	0,52	55,0
24 ч	129,0	30,6	98,4	76,3	43,4	44,1	22,3	45,3	10,4	10,6	0,35	0,51	68,2
48 ч	101,8	32,4	69,4	68,2	32,6	47,0	13,8	39,8	9,2	13,2	0,27	0,46	59,1
72 ч	94,8	64,0	30,8	32,4	15,2	49,5	5,4	35,0	4,8	15,6	0,11	0,41	27,4

Таблица 48 – Суточный баланс энергии дубового шелкопряда при разных сроках выдержки корма, кДж/г прироста массы

Вариант выдержки	Энергия пищи, Р	Энергия прироста, П	Энергия дыхания, Т	Энергия экскрементов, Н	Затраты энергии на движение и линьку
Дуб					
Свежий лист	61,0±0,71	11,6±0,26	14,9±0,07	28,9±0,12	5,3±0,01
24 часа	58,3±0,35	16,3±0,34	21,5±0,10	17,1±0,15	3,2±0,02
48 часов	61,1±0,25	12,9±0,12	17,0±0,15	24,6±0,14	4,1±0,01
72 часа	73,0±0,63	5,8±0,25	10,5±0,13	53,6±0,35	3,0±0,03
Береза					
Свежий лист	69,2±0,15	14,6±0,07	14,1±0,40	33,5±0,52	5,9±0,01
24 часа	58,8±0,25	25,8±0,15	22,9±0,17	13,8±0,35	2,8±0,01
48 часов	63,8±0,33	15,8±0,05	16,5±0,15	26,2±0,15	3,4±0,03
72 часа	96,8±0,41	11,0±0,07	13,8±0,10	49,6±0,21	3,5±0,04
Ива					
Свежий лист	113,6±0,45	22,6±0,12	29,1±0,13	44,9±0,45	16,6±0,02
24 часа	107,8±0,13	31,8±0,15	42,2±0,52	24,3±0,73	9,3±0,02
48 часов	94,5±0,15	18,5±0,18	29,4±0,21	35,3±0,15	11,4±0,05
72 часа	110,0±0,25	10,6±0,23	28,4±0,14	59,2±0,16	11,6±0,05

159

Затраты энергии пищи на создание 1 г массы тела гусениц из варианта суточной выдержки корма не имеют достоверных отличий от контроля у всех насекомых на всех кормовых растениях, т.е. при более высоком уровне энергии пищи в данном варианте опыта создается большее количество биомассы без дополнительных энергетических затрат. Энергетический выигрыш еще более усиливается самыми минимальными по сравнению с контролем затратами энергии на движение и линьку (табл. 48–50).

Таблица 49 – Суточный баланс энергии гусениц непарного шелкопряда на кормовых растениях разного срока выдержки, кДж/г прироста массы

Срок выдержки	Энергия пищи, Р	Энергия прироста, П	Энергия дыхания, Т	Энергия экскрементов, Н	Траты энергии на движение и линьку
Дуб					
Св. лист	84,3±0,72	8,6±0,09	20,4±0,15	51,2±0,76	4,1±0,02
24 часа	92,3±0,64	16,9±0,10	33,1±0,17	39,8±0,33	2,5±0,01
48 часов	80,7±0,78	7,9±0,07	21,2±0,25	49,3±0,26	2,4±0,01
72 часа	191,6±1,50	7,2±0,05	28,5±0,24	150,1±0,78	5,8±0,05
Яблоня					
Св. лист	116,8±0,83	9,2±0,06	22,0±0,35	76,3±0,56	9,2±0,12
24 часа	128,9±0,92	18,2±0,15	31,8±0,25	76,3±0,34	2,5±0,09
48 часов	170,3±1,13	12,9±0,09	33,3±0,18	118,8±0,97	5,2±0,13
72 часа	346,6±2,42	11,1±0,11	35,2±0,80	291,4±1,21	8,9±0,16
Ива					
Св. лист	189,8±0,75	16,4±0,41	48,2±0,42	112,8±0,65	12,3±0,26
24 часа	201,7±1,13	27,9±0,25	75,1±0,93	89,4±0,57	9,4±0,12
48 часов	205,9±1,22	17,5±0,15	57,9±0,45	122,2±1,43	9,2±0,13
72 часа	343,7±1,45	13,5±0,17	57,1±0,32	261,9±2,14	11,2±0,10

Таким образом, использование метода выдержки корма насекомых-фитофагов для анализа энергетических балансов позволяет сделать вывод о том, что при кормлении гусениц листом суточной выдержки, в результате которой лист на начальной стадии физиологического ослабления приобретает наибольшую питательную ценность, наблюдается поступление в организм фитофага самого большого потока энергии и самое оптимальное использование энергии пищи на нужды организма.

Таблица 50 – Суточный баланс энергии гусениц лунки серебристой на кормовых растениях разного срока выдержки, кДж/г прироста массы

Срок выдержки	Энергия пищи, Р	Энергия прироста, П	Энергия дыхания, Т	Энергия экскрементов, Н	Затраты энергии на движение и линьку
Дуб					
Св. лист	31,6±0,17	11,3±0,15	4,7±0,01	12,9±0,11	2,7±0,01
24 часа	31,9±0,51	15,6±0,11	7,5±0,05	7,3±0,13	1,4±0,001
48 часов	38,6±0,25	12,3±0,09	8,5±0,03	14,8±0,05	3,1±0,02
72 часа	60,7±0,15	8,1±0,05	7,1±0,01	43,5±0,45	2,1±0,01
Береза					
Св. лист	81,1±0,62	23,2±0,13	21,5±0,12	27,0±0,15	9,5±0,03
24 часа	92,5±0,34	32,0±0,18	31,1±0,22	21,9±0,08	7,5±0,02
48 часов	78,4±0,71	21,2±0,26	25,1±0,15	24,9±0,10	7,1±0,01
72 часа	91,6±0,33	10,4±0,10	14,7±0,09	61,9±0,22	4,6±0,01

Полученные данные о распределении энергии пищи на основные нужды организма в зависимости от видовой принадлежности фитофагов и их кормовых растений свидетельствуют о ярко выраженной специфичности реакции насекомых-фитофагов на различия биохимического состава разных кормовых растений (табл. 45–47).

Согласно данным энергетического баланса (табл. 45–47) дуб черешчатый является наиболее оптимальным растением для дубового, непарного шелкопрядов и лунки серебристой, так при питании листом этого растения у гусениц наблюдается как высокий уровень процессов метаболизма, так и достаточно высокий уровень затрат энергии на создание биомассы, что подтверждается показателями физиологического состояния насекомых на этом растении (см. гл. 2, разд. 2.1).

Этот вывод согласуется с данными суточного баланса энергии, который является наиболее точным, так как избавляет от влияния разного времени и разных темпов роста при анализе суточных балансов насекомых-фитофагов (табл. 48–50). Установлено, что на дубе на создание 1 г массы тела поедается меньше пищи и затрачивается меньше энергии, чем на других кормовых растениях. Затраты на линьку и локомоцию наименьшие, особенно ярко это выражено у непарного шелкопряда и лунки серебристой (табл. 48–50). Таким образом, лист дуба используется организмом гусениц листогрызущих чешуекрылых наиболее эффективно.

Яблоня обыкновенная для непарного шелкопряда, по данным энергетического баланса (табл. 46), – наименее благоприятный корм, потому что уровень энергетических затрат как на процессы метаболизма, так и на прирост массы самый низкий, а затраты на линьки и локомоцию самые высокие, что согласуется с данными об увеличении продолжительности сроков развития и снижении темпов роста гусениц на данном кормовом растении (см. гл. 2, разд. 2.1).

Анализ суточного баланса энергии гусениц непарного шелкопряда на яблоне (табл. 49) подтверждает вышесказанное. Затраты энергии пищи на создание 1 г массы тела на яблоне в два раза выше, чем на дубе, затраты на линьку и локомоцию также значительно превышают таковые на дубе. Следовательно, энергия листа яблони используется непарным шелкопрядом менее эффективно, чем лист дуба. Об этом же свидетельствуют данные коэффициентов K_1 , K_2 и эффективности ассимиляции (табл. 46).

При питании листом березы через организм гусениц лунки серебристой и дубового шелкопряда проходит самый большой поток энергии пищи, что обусловлено возрастанием потребления и высокой калорийностью листа, но лунка серебристая использует этот вид корма хуже, чем лист дуба, так как тратит на создание 1 г массы тела почти в два раза больше энергии пищи, чем на дубе, траты энергии на линьку и передвижения также сильно возрастают (табл. 47, 50). Дубовый шелкопряд также усваивает лист березы хуже, чем лист дуба, но усвоенную энергию листа березы использует достаточно эффективно, о чем свидетельствуют значения коэффициентов K_1 , K_2 и эффективности ассимиляции (табл. 45).

Согласно данным табл. 48 на создание 1 г массы тела гусеницы дубового шелкопряда на березе тратят больше пищи и энергии, т.е. данный вид кормового растения используется менее эффективно, чем дуб, но усвоенная часть пищи используется достаточно полно. На создание 1 г массы тела гусениц дубового шелкопряда на иве тратится в 1,5 раза больше энергии пищи, чем на дубе, а у непарного шелкопряда траты энергии пищи на создание 1 г массы тела на иве достигают еще большего уровня (табл. 48, 49). Непроизводительные затраты энергии на линьку и локомоцию, согласно данным табл. 48 и 49, также значительно превышают аналогичные траты энергии при питании листом дуба, что характеризует данный вид кормового растения как приемлемый, но не оптимальный.

Следует отметить, что высокая калорийность листа ивы частично компенсирует отрицательное влияние вторичных мета-

болитов на процессы питания гусениц дубового и непарного шелкопрядов, и поэтому использование энергии этого вида пищи на нужды организма достаточно эффективно, на что указывают коэффициенты K_1 и K_2 (табл. 45, 46).

Анализ процессов перераспределения усвоенной пищи на прирост массы и дыхание в зависимости от вида кормового растения и насекомого показал, что у гусениц непарного шелкопряда на всех кормовых растениях большая доля энергии пищи тратится на дыхание, меньшая – на прирост массы (табл. 46, 49), что подтверждает данные о более высоком уровне энергетического обмена у этого политрофного насекомого. У дубового шелкопряда на дубе и иве также больше энергии тратится на дыхание, меньше на прирост биомассы гусениц, но уровень затрат энергии на дыхание значительно ниже, чем у непарного шелкопряда. У непарного шелкопряда на процессы метаболизма тратится в 2 раза больше энергии, чем на создание биомассы, а у дубового шелкопряда – только на 20% больше (табл. 45, 48). На березе у дубового шелкопряда затраты энергии на дыхание уменьшаются, а на прирост массы увеличиваются, т.е. происходит незначительное снижение уровня обменных процессов (табл. 45, 48). Распределение энергии в организме гусениц лунки серебристой имеет совершенно другой характер. Здесь преобладают энергетические затраты на накопление биомассы при питании гусениц листом дуба, а на березе энергии прироста и дыхание становятся приблизительно равны между собой (табл. 47, 50).

Таким образом, использование энергии пищи на прирост и дыхание коррелируется адаптивными возможностями насекомого-фитофага. Непарный шелкопряд сохраняет высокую метаболическую активность на всех видах кормовых растений, у дубового шелкопряда и лунки серебристой наблюдается снижение метаболической активности под влиянием кормовых растений, обладающих значительным количеством вторичных метаболитов.

3.5. Энергетические балансы дендрофильных чешуекрылых в очагах их массового размножения

Полученные нами данные по удельным калорийностям сухого корма, экскрементов и тела гусениц совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки приведены в табл. 51.

Калорийность листа дуба в очаге зеленой дубовой листовертки несколько выше, чем в очаге совки-лишайницы. Калорийность массы гусениц и экскрементов зеленой дубовой листовертки

ки также достоверно превышает аналогичные показатели совки-лишайницы. Энергетическая ценность листа дуба вне очага как у совки-лишайницы, так и у зеленой дубовой листовертки меньше, чем в очагах, т.е. лист дуба в «очаговом состоянии» отличается повышенной калорийностью, что отражается на калорийности тела гусениц и их экскрементов. Наши данные указывают на то, что калорийность гусениц зависит от состава потребляемого корма.

Таблица 51 – Удельные калорийности пищи, экскрементов, гусениц совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки из очагов массового размножения (кДж/г сухой массы)

Вид образца	Совка-лишайница		Зеленая дубовая листовертка	
	первичный очаг	вне очага (контроль)	первичный очаг	вне очага (контроль)
Экскременты	12,1±0,15	14,3±0,09	14,8±0,17	12,5±0,08
Гусеницы	20,5±0,12	11,5±0,11	28,9±0,13	18,4±0,06
Корм	17,2±0,03	14,8±0,06	19,5±0,13	16,7±0,04

Данные об энергетическом содержании прироста массы гусениц, потребленного ими корма и выделенных экскрементах за весь период развития на одну особь представлены в табл. 52.

Гусеницы совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки в очагах массового размножения съедают больше корма и получают больше энергии с пищей, набирают большую массу и выделяют больше экскрементов по сравнению с контрольными показателями. Гусеницы обоих изучаемых видов в очаге поглощают кислорода больше, чем вне очага, что указывает на более высокую интенсивность процессов метаболизма при питании листом дуба «очагового состояния» (табл. 53).

Так, данные табл. 53 о потреблении гусеницами кислорода в кДж за сутки указывают на более высокий уровень энергетического обмена у зеленой дубовой листовертки, что свидетельствует о ее более высокой конкурентной мощности и дает возможное объяснение стойкости существования очагов ее массового размножения. Гусеницы изучаемых видов в очагах получают с пищей больше энергии и лучше ее усваивают, чем гусеницы вне очагов (табл. 54).

Количество усвоенной гусеницами совки-лишайницы энергии пищи в очаге на 20,9% больше, чем в контроле. У зеленой дубовой листовертки соответствующий показатель равен 10,8% (табл. 54).

Использование усвоенной энергии листа дуба в «очаговом состоянии» протекает наиболее успешно по сравнению с контролем как у гусениц совки-лишайницы, так и у гусениц зеленой дубовой листовертки, о чем свидетельствуют значения коэффициентов роста K_1 и K_2 и эффективности ассимиляции (табл. 54).

Затраты энергии на линьку и локомоцию у гусениц из очагов уменьшаются по сравнению с контролем на 13% у совки-лишайницы и на 31% у зеленой дубовой листовертки, что указывает на наиболее эффективное использование усвоенной пищи при «очаговом состоянии» кормовых растений насекомых-фитофагов.

Анализ данных табл. 55 по суточному балансу энергии гусениц изучаемых видов показал, что для создания 1 г массы тела гусеницы вне очага тратится больше энергии пищи, чем в очаге, следовательно, энергия листа дуба вне очага используется организмом гусениц менее эффективно.

Таблица 52 – Содержание энергии в приросте массы, потребленной пище и экскрементах гусениц совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки при очаговом состоянии дубовых насаждений

Показатели	Совка-лишайница		Зеленая дубовая листовертка	
	первичный очаг	вне очага (контроль)	первичный очаг	вне очага (контроль)
Прирост, г сух. массы/особь	0,30	0,16	0,09	0,04
Энергетическая цена прироста, кДж/особь	6,2	1,8	2,6	0,74
Сухая масса корма, г/экз.	1,3	0,96	0,36	0,39
Энергетическая цена корма, кДж/экз.	22,36	14,2	10,9	6,5
Сухая масса экскрементов, г/экз.	0,80	0,64	0,25	0,23
Энергетическая цена экскрементов, кДж/экз.	9,7	9,1	3,7	2,9

Таблица 53 – Потребление кислорода гусеницами совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки при очаговом состоянии дубовых насаждений

Вариант опыта	Средняя масса тела, г	Длительность развития, сут.	Потребление кислорода		Затраты энергии на дыхание особи, кДж	
			мл.г ⁻¹ ч ⁻¹	мл/ч ⁻¹ на особь	сутки	за период развития
Совка-лишайница						
очаг	0,45	43,5	0,55	0,25	0,12	5,4
вне очага	0,28	57,3	0,37	0,10	0,05	2,8
Зеленая дубовая листовертка						
очаг	0,14	22,4	2,7	0,38	0,18	4,1
вне очага	0,09	35,9	1,6	0,14	0,07	2,5

Суммируя все вышесказанное, можно сделать вывод о том, что «очаговое состояние» кормовых растений насекомых-фитофагов резко увеличивает поток энергии, проходящей через организм, благодаря лучшему усвоению энергии пищи и трансформации усвоенной энергии с повышенными коэффициентами эффективности. Сходный подъем эффективности усвоения и использования энергии пищи на прирост массы тела, на дыхание, линьку и локомоцию наблюдается при выкармливании гусениц насекомых-фитофагов листом растений 24-часовой выдержки, что подтверждает наш вывод об аналогичности степени физиологического ослабления, характерного для кормовых растений «очагового состояния» и растений при суточной выдержке их срезанных ветвей, как бы моделирующих «очаговое состояние» растений в экспериментальных условиях.

Выявленные в результате наших исследований различия специализированных и неспециализированных видов дендрофильных чешуекрылых по эффективности потребления и использования корма (гл. 3, Денисова, 2006) должны отразиться на особенностях потока энергии через популяции олиго- и политрофных фитофагов. Для изучения этого вопроса мы провели сравнительное исследование по энергетике питания гусениц полифага – зимней пяденицы и олигофага – совки-лишайницы в очагах их массового размножения. Подобные исследования проводились впервые.

Очаг массового размножения зимней пяденицы находится в Глубокском лесничестве Глубокского района Витебской области. Он возник в 2001 году на площади 117 га, в 2003 году увеличился до 320 га. По категории очаг относится к первичному действующему – гусеницы сильно объедают кроны дуба черешчатого.

Таблица 54 – Поток энергии через гусениц совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки в зависимости от физиологического состояния кормового растения за весь период развития

Состояние дубовых насаждений	Энергия потребления пищи, Р	Энергия экскрементов, Н	Энергия усвоенной пищи, У		Траты на дыхание, Т		Прирост массы, П		Траты на линьку и локомоцию		К ₁	К ₂	$\frac{T+P}{P}\%$
	кДж/экз.	кДж/экз.	кДж/экз.	%	кДж/экз.	% от усвоения	кДж/экз.	% от усвоения	кДж/экз.	% от усвоения			
Совка-лишайница													
очаговое	22,36	9,7	12,7	56,8	5,4	42,5	6,2	48,8	1,1	8,6	0,27	0,52	51,8
вне очага	14,2	9,1	5,1	35,9	2,8	54,9	1,8	35,3	0,5	9,8	0,13	0,39	32,2
Зеленая дубовая листовертка													
очаговое	10,9	3,7	7,2	66,1	4,1	56,9	2,6	36,1	0,05	6,9	0,24	0,39	61,4
вне очага	6,5	2,9	3,6	55,3	2,5	69,4	0,74	20,5	0,40	11,1	0,11	0,23	49,8

Таблица 55 – Суточный баланс энергии гусениц совки-лишайницы и зеленой дубовой листовертки при очаговом состоянии дубовых насаждений, кДж/г прироста массы

Состояние насаждений	Энергия пищи, (Р)	Энергия прироста, (П)	Энергия дыхания, (Т)	Энергия экскрементов, (Н)	Затраты энергии на движения и линьку
Совка-лишайница					
очаговое	72,9±0,54	20,3±0,12	17,6±0,17	31,4±0,40	3,6±0,01
вне очага	83,3±0,60	10,6±0,23	16,6±0,25	53,0±1,12	3,1±0,01
Зеленая дубовая листовертка					
очаговое	121,6±0,81	29,0±0,30	45,8±0,45	41,3±0,11	5,6±0,02
вне очага	180,0±1,2	20,6±0,24	69,6±0,36	80,7±0,42	9,1±0,03

Очаг совки-лишайницы располагается на территории Витебского лесхоза Витебского района Витебской области и занимает территорию 52 га. Он возник в 1998 году в насаждениях дуба черешчатого и к настоящему времени остается первичным действующим очагом, как и очаг зимней пяденицы. Кроме этого, возраст дубовых насаждений в очагах сходен – 35–50 лет, сходны также высота (16–18 м) и полнота (0,6–0,7) насаждений, т.е. в этом отношении вредители находятся в одинаковых экологических условиях, и сравнение показателей их энергетического баланса правомерно. Полученные нами данные по удельной калорийности корма, экскрементов и тела гусениц зимней пяденицы приведены в табл. 56.

Таблица 56 – Калорийность корма, экскрементов и гусениц зимней пяденицы очагов их массового размножения (кДж/г сухой массы)

Вид образца	В очаге	Вне очага
Экскременты	12,5±0,08	14,3±0,9
Гусеницы	18,4±0,06	11,5±0,8
Корм	16,7±0,04	14,8±0,6

Данные табл. 56 указывают на то, что калорийность листа дуба в очаге зимней пяденицы несколько выше, чем в очаге совки-лишайницы, и калорийность массы гусениц и экскрементов также превышают аналогичные показатели совки-лишайницы. Наши данные свидетельствуют о том, что калорийность насеко-

мых в определенной мере зависит от калорийности потребляемого корма.

Данные об энергетическом содержании прироста массы гусениц, корма и выделенных экскрементов за весь период развития на одну особь представлены в табл. 57.

Таблица 57 – Энергия прироста массы, пищи и экскрементов гусениц зимней пяденицы в очаге массового размножения (n = 20)

Показатели	В очаге	Вне очага
Прирост, г сухой массы/особь	0,05±0,01	0,02±0,01
Энергетическая цена прироста, кДж/особь	0,92±0,03	0,23±0,01
Сухая масса корма, г/экз.	0,39±0,01	0,40±0,02
Энергетическая цена корма, кДж/экз.	6,5±0,3	7,1±0,1
Сухая масса экскрементов, г/экз.	0,23±0,01	0,33±0,01
Энергетическая цена экскрементов, кДж/экз.	2,94±0,15	3,8±0,05

Для определения энергетического баланса насекомых, кроме данных об энергетической ценности пищи, экскрементов и массы гусениц необходимы данные о потреблении гусеницами кислорода для выявления уровня энергетического обмена. Данные о поглощении кислорода гусеницами обоих изучаемых видов представлены в табл. 58.

Таблица 58 – Потребление кислорода гусеницами зимней пяденицы при очаговом состоянии дубовых насаждений (n = 10)

Вид насекомого	Средняя масса тела, г	Длительность развития, сут.	Потребление кислорода		Затраты энергии на дыхание особи, кДж	
			мл·г ⁻¹ ·ч ⁻¹	мл/г ⁻¹ на особь	сутки	за период развития
очаг	0,05±0,01	25,3±2,5	1,6±0,3	0,14±0,01	0,07±0,01	2,5±0,3
вне очага	0,02±0,01	30,7±2,1	0,37±0,1	0,11±0,01	0,05±0,01	2,8±0,2

Данные табл. 54–58 о потреблении гусеницами кислорода в кДж за сутки указывают на более высокий уровень энергетического обмена у полифага – зимней пяденицы, по сравнению с олигофагом – совкой-лишайницей, что свидетельствует о ее более высокой конкурентной мощности и дает возможное объяснение быстрого расширения очага ее массового размножения.

Расчет потока энергии в популяциях обоих изучаемых видов, представленный в табл. 54–59, показал, что траты на дыха-

ние у полифага – зимней пяденицы на 27% превышают аналогичный показатель у олигофага – совки-лишайницы, затраты энергии пищи на прирост массы, наоборот, на 23% больше у олигофага – совки-лишайницы в очагах их массового размножения. Значения коэффициентов K_1 и K_2 также показывают, что олигофаг – совка-лишайница использует энергию пищи на прирост массы более успешно, чем полифаг – зимняя пяденица.

Таблица 59 – Энергетический баланс гусениц зимней пяденицы за весь период развития в очаге массового размножения

Энергия потребления пищи, (Р) кДж/экз.	Энергия экскрементов, (Н) кДж/экз.	Энергия усвоенной пищи, (У)		Траты на дыхание, (Т)		Прирост массы, (П)		Траты на линьку и локомоцию		K_1	K_2	$\frac{T+П}{P}, \%$
		кДж/экз.	%	кДж/экз.	% от усвоения	кДж/экз.	% от усвоения	кДж/экз.	% от усвоения			
в очаге												
6,5	2,9	3,6	55,3	2,5	69,3	0,92	25,5	0,18	5,7	0,14	0,24	52,1
вне очага – контроль												
7,1	3,8	3,3	46,9	2,8	84,4	0,4	12,1	0,1	3,1	0,06	0,12	45,1

Итак, использование энергии на прирост массы более успешно протекает у олигофага – совки-лишайницы по сравнению с зимней пяденицей, что согласуется с полученными нами ранее результатами (гл. 3, Денисова, 2006) о более высокой скорости прироста массы тела у олигофагов – дубового и березового шелкопрядов по сравнению с полифагом – непарным шелкопрядом за счет улучшения использования потребленной пищи, увеличения ее утилизации и снижения затрат на детоксикацию вторичных веществ растений.

Для сравнения энергопотоков олиго- и политрофных чешуекрылых более наглядно использование относительных показателей скорости энергообмена, рассчитанных на один грамм сухой биомассы в сутки, а также использование данных не только о потреблении корма, но и об опаде. Однако выявление соотношений отдельных фракций опад при питании конкретных видов фитофагов в природе – очень трудная задача (Larsson, Tenov, 1981). Нам удалось замерить этот показатель в очагах зимней пяденицы и совки-лишайницы. В дни наблюдений в кронах дубов встречались личинки как младших (III), так и старших (IV–V) возрастов в соотношении приблизительно 1:3. Так как гусеницы

старших возрастов потребляют почти на два порядка больше пищи и в соответствующих количествах продуцируют опад, то вкладом гусениц младших возрастов в процессе отторжения листвы в очагах зимней пяденицы и совки-лишайницы можно пренебречь. Плотность гусениц последних возрастов зимней пяденицы составляет в среднем 7,6 гусениц на 1 погонный метр скелетной ветви дуба и 7,1 гусениц совки-лишайницы. Наиболее интенсивно гусеницы питались в первой половине светового дня.

В таблице 60 приведена сухая масса экскрементов и огрызков листвы, поступившая на 1 м² подстилки в сутки в очагах изучаемых видов чешуекрылых. Соотношение фракций опада (огрызков листвы и экскрементов) очень сходно с соотношением фракций опада у гусениц непарного и дубового шелкопряда при сходной плотности экспериментальных популяций (табл. 6, гл. 3, Денисова, 2006). У полифага – зимней пяденицы в природе огрызки листа дуба составляют 18% от массы экскрементов (табл. 60), а у полифага – непарного шелкопряда в опытах по влиянию плотности содержания гусениц на эффективность потребления листа дуба при сходной плотности доля огрызков листвы от массы экскрементов равна 16,6% (табл. 6, гл. 3, Денисова, 2006).

Таблица 60 – Суточный опад экскрементов и листа при питании гусениц зимней пяденицы и совки-лишайницы на дубе черешчатом в очагах их массового размножения

Вид насекомого	Модельные деревья, шт.	Плотность гусениц, экз. на 1 пог. м ветви	Опадоуловители, шт.	Суточный опад, г/м ² подстилки		Л·Э ⁻¹ , %
				Экскрементов (Э)	Листвы (Л)	
Зимняя пяденица	29	7,6±0,8	4	29,5±2,2	5,6±0,7	18,3±1,7
Совка-лишайница	21	7,1±0,6	4	20,3±1,8	1,9±0,1	9,3±0,6

У олигофага – совки-лишайницы в природе соотношение фракций опада равно 9% (табл. 60), а у олигофага – дубового шелкопряда аналогичный показатель равен 9,2% (табл. 6, гл. 3, Денисова, 2006).

Следовательно, полученные в природе характеристики эффективности потребления вполне укладываются в значения аналогичного параметра, вычисленные по материалам лабораторных

исследований, и их можно использовать для расчета количества опада чешуекрылых с разной шириной трофических связей. Полученные результаты сведены в табл. 61, где включены данные по энергетике опада, что позволило рассчитать также и количество изъятной энергии при расчете на 1 грамм сухой биомассы гусениц за одни сутки, что позволяет избавиться от влияния разного времени и разных темпов роста насекомых.

Приводимые в табл. 61 результаты свидетельствуют о существенно разных биоценологических последствиях питания чешуекрылых с разной шириной трофических связей. При питании на дубе черешчатом популяция неспециализированного фитофага – зимней пяденицы в единицу времени переводит в детритную цепь почти в 2 раза больше энергии (экскременты + опад), чем равная по биомассе популяция специализированного фитофага – совки-лишайницы. Одновременно на второй трофический уровень переводится почти одинаковое количество энергии (см. прирост тела). Гусеницы зимней пяденицы в 2,5 раза быстрее изымают листву дуба и в скорости продуцирования опада опережают гусениц совки-лишайницы в 5 раз. При этом специализированный фитофаг – совка-лишайница около 1/5 от изъятной энергии направляет по высшим звеньям трофической цепи, в то время как у полифага – зимней пяденицы на создание биомассы уходит лишь 1/10 доля от изъятной энергии (табл. 61). Это означает, что популяции специализированных чешуекрылых относительно большую часть отторгнутой энергии продуцентов направляют по трофической пирамиде сообщества, в то время как чешуекрылые – полифаги увеличивают скорость поступления энергии в сапрофитную цепь и высвобождение ее с дыханием.

Таблица 61. Относительная скорость потока энергии в местообитаниях двух видов энтомоконсументов дуба черешчатого, $\text{кДж}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{сутки}^{-1}$ *

Показатели энергобаланса	Зимняя пяденица	Совка-лишайница
Изъятие	204,8 (100,0)	88,2 (100,0)
Опад	24,8 (13,8 ^{xx})	4,9 (5,9 ^{xx})
Потребление	180,0 (86,2)	83,3 (94,1)
Экскременты	80,7 (38,7)	53,0 (59,8)
Прирост тела	20,6 (9,8)	14,6 (16,5)
Метаболизм	69,6 (33,3)	13,6 (15,4)
Затраты энергии на движение и линьку	9,1 (4,4)	2,1 (2,4)

Примечание: * – в скобках – доля энергии от изъятной у продуцента, %; xx – доля опада от массы суточного рациона, взятая из (табл. 6, гл. 3, Денисова, 2006).

Согласно литературным данным во внутрикишечном химусе насекомых-фитофагов происходит бурная стимуляция деятельности микроорганизмов, в том числе аммонификаторов, целлюлозоразрушителей и других представителей почвенной микрофлоры (Стебаев, Наплекова, Гукасян, 1964; Стебаев, Пшеницына, Шиляева, 1985). Поэтому можно рассматривать пространственный и временной аспекты вклада насекомых-фитофагов в процессы почвообразования, так как фитофаги, с одной стороны, значительно раздвигают пространственные границы процессов почвообразования выше поверхности самой почвы, а с другой – значительно ускоряют эти процессы (Стебаев, Пшеницына, Шиляева, 1985). Активация микрофлоры в кишечнике фитофагов способствует не только разрушению оболочек растительных клеток челюстями насекомых, но и инактивированию основных групп биологически активных веществ, обладающих фитонцидным действием. Экспериментальное доказательство последнего положения приведено в настоящей работе (гл. 3, Денисова, 2006). Существенное влияние на качество поступающего энтомогенного опада и его готовность к дальнейшей трансформации в детритных цепях оказывает уровень трофической специализации дендрофильных чешуекрылых.

Как показали наши исследования, экскременты листогрызущих насекомых резко отличаются от природного опада по количественному и качественному составу аллелохемиков, ингибирующих питание напочвенных беспозвоночных, грибов и бактерий. Величина этих различий зависит как от конкретной древесной породы, так и от экологических особенностей консумента, в основном от степени его трофической специализации и активности детоксикационной системы. Например, при питании гусениц олигофагов – дубового и березового шелкопрядов выводится с экскрементами от 30 до 50% аллелохемиков, а гусеницы полифага – непарного шелкопряда полностью трансформируют алкалоиды, гидролизуемые танины, цианогенные глюкозиды. В экскрементах не обнаружено даже следов этих соединений. Другие аллелохемики – фенолы, конденсируемые танины, пирогаллол и пирокатехин трансформируются непарным шелкопрядом почти полностью: с экскрементами выделяется незначительное количество вторичных соединений в пределах 5–10% (гл. 3, Денисова, 2006). Таким образом, если олигофаги – дубовый, березовый шелкопряды и совка-лишайница, в основном, количественным путем регулируют поток вторичных метаболитов, идущий к сапрофагам, то питание на древесных породах полифагов (непарного шелкопряда, зимней пяденицы) вносит сюда качест-

венные изменения, полностью ликвидируя основные аллелохемические компоненты из поступающей в подстилку биомассы экскрементов. Поступление в опад трансформируемой насекомыми листы изменяет состав сапрофитной флоры и фауны в подстилке лесов и может служить одной из причин резкого изменения почвообразовательных процессов в очагах массовых размножений насекомых (Керженцев, 1972; Рафес, 1980). Итак, изложенные результаты дают основание полагать, что трофическая специализация дендрофильных чешуекрылых определяет их воздействие не только на разветвленность и скорость потока вещества и энергии от продуцентов к редуцентам в лесном биоценозе, но и на микробиологическую активность отмершей биомассы, и таким образом, на биотические процессы почвообразования. Специализированные чешуекрылые, или олигофаги, существенно уступают полифагам в скорости вовлечения растительной биомассы в поток вещества и энергии лесного биоценоза. Олигофаги направляют на высшие трофические уровни сообщества относительно большую часть отторгнутой ими энергии продуцентов. Полифаги, в свою очередь, отличаются повышенной долей энергии, поступающей в результате их деятельности к сапрофагам.

Г Л А В А 4

ВЛИЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НА РАЗВИТИЕ ДУБОВОГО И НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДОВ

4.1. Пути управления численностью полезных и вредных насекомых

Экдистероиды составляют самое распространенное и многочисленное семейство стероидных соединений в биосфере. Они участвуют в процессах жизнедеятельности практически всех организмов, но их роль в мире растений и животных все еще не понята. Фитоэкдистероиды, исходя из происхождения подразделяют на фито-, зоо- и микроэкдистероиды (Rees, 1995; Lafont, 2003). Несмотря на значительные усилия по исследованию, множество открытых вопросов по зоо- и фитоэкдистероидам остаются – 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 в концентрациях 10-7М и инициируют превращения в эмбриогенезе, ходе развития личинки и ее превращения во взрослую особь (Ахрем, Ковганко, 1989; Kozlova, Thummel, 2000). Периодические линьки вызваны пиками экдистероидов, синтезируемых в проторокальных железах под воздействием нейропептидов, вырабатываемых в мозге насекомых (Smits, 1998). Аналогичные физиологические действия экдистероидов предполагаются в отношении моллюсков, плоских, круглых и кольчатых червей (Rees, 1995).

Установлено, что настойки и экстракты из экдистероидов содержащих растения обладают значительно более высокой биологической активностью, чем химически изолированные и высокоочищенные действующие начала растения (Федоров, Раков, Смирнов и др., 1997).

В активации экдистероидов по всей вероятности важную роль играют комплексы экдистероидов с водорастворимыми белками, аминокислотами, каротиноидами, флавоноидами, ненасыщенными жирными кислотами, микроэлементами и другими физиологически активными веществами (Яковлев, Новиков, Хавлисон, 1990; Lafont, Dinan, 2003; Кузьменко, Морозова, Николенко, Корниец, Допченко, 1999). Это явление характерно в целом для

применения экстрактов из растений в лечебных и регулирующих процессы жизнедеятельности целях, а не только в отношении экстероидосодержащих экстрактов растений.

Ряд авторов (Camps, Coll, 1993; Dinan, 1994; Dinan, 1998; Барбье, 1978; Харборн, 1985) выдвигают предположения, что фитозкдистероиды 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. Фитозкдистероиды рассматриваются как часть многокомплексной химической защитной стратегии, которая выработалась в процессе коэволюции растений и растительноядных беспозвоночных (Барбье, 1978; Харборн, 1985; Dinan, 1994). Согласно одной из наиболее обоснованных гипотез, фитозкдистероиды являются аллелохимическими токсинами и антифидантами для неадаптированных видов беспозвоночных – фитофагов (Bergamasco, Horn, 1980). В 1966 году на симпозиуме по природным соединениям К. Наканиси (Япония) сообщил об обнаружении в растении *Podocarpus nakaii* соединения, обладающего активностью гормона линьки насекомых и сходного с ним по строению (Nakanishi, Koreeda, Sasaki, 1966). В растениях был найден и 20-гидроксиэкдизон – один из гормонов линьки насекомых (Takemoto, Ogawa, Nishimoto, 1967). Так были обнаружены вещества растительного происхождения, обладающие активностью гормона линьки насекомых.

Они привлекли к себе внимание в качестве потенциальных инсектицидов, по механизму действия относящихся к регуляторам роста насекомых (Арчаков, 1975). Изучение влияния экзогенных экдистероидов на рост и развитие насекомых проводится с помощью различных биотестов: скармливание фитозкдистероидов с пищей, введение в организм с помощью инъекций, а также путем окунания личинок в растворы, содержащие экдистероиды. Действие экдистероидов оценивается по ряду показателей: у личинок определяют выживаемость, ростовые характеристики, изменения в процессах линьки и окукливания. У имаго оценивают выживаемость, плодовитость и жизнеспособность потомства. Определяют также антифидантную активность фитозкдистероидов. Эффект от экзогенных фитозкдистероидов существенно зависит от вида насекомого, стадии его развития, концентрации фитозкдистероидов, способа их введения в организм насекомого. Например, саранча перелетная – *Locusta migratoria* устойчива к очень высоким концентрациям фитозкдистероидов в диете (400–1000 м.д. 20-гидроксиэкдизона), а капустница – *Pieris*

brassicae и капустная совка – *Mamestra brassicae* прекращают питаться при содержании в пище всего 5–60 м.д. 20-гидроксиэкдизона (Bergamasco, Horn, 1983).

Добавление в пищу личинок *Bombux mori* и *Pectinophora gossypiella* 20-гидроксиэкдизона, 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 понатсерон А (Kubo, Kloske, 1983). В результате исследования 15 различных фитоэкдистероидов 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 (Slama, 1993). Вышеуказанными авторами было высказано предположение, что растения избирательно защищают себя от тех или иных видов насекомых, чувствительных к конкретным фитоэкдистероидам.

Л. Дайненом (Dinan, 1994) установлено, что гусеницы видов моно- и олигофагов, питающихся не содержащими экдистероиды растениями, отторгают пищу, в которую добавлен 20-гидроксиэкдизон в очень низкой концентрации. Во вторую категорию попали гусеницы видов олигофагов, которые в природе питаются растениями, содержащими значительную долю экдистероидов. Эти виды чешуекрылых устойчивы к низким концентрациям экдистероидов в диете, но высокие концентрации приводят к нарушениям развития. К третьей группе чешуекрылых относятся виды – полифаги, круг кормовых растений которых включает большое количество видов с высоким содержанием фитоэкдистероидов. Гусеницы видов 3-й группы устойчивы к высоким концентрациям 20-гидроксиэкдизона в диете благодаря наличию у них различных механизмов детоксикации экзогенных экдистероидов, выработавшихся в процессе коэволюции.

Согласно данным К.Г. Уфимцева и соавторов (2001), включение в состав экспериментальных питательных сред экстракта подземной фитомассы и суммы экдистероидов серпухи венценосной и воспитание на этих средах гусениц *Mamestra brassicae* L. и *Ostrima nubilalis* Hl. показало, что экдистероидсодержащие 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 экдистероидов различной концен-

трации, выделенные из подземной части серпухи венценосной, приводило к проявлению трех конкурирующих эффектов – токсическому, адаптогенному и гормональному (Уфимцев, Ширшова, Якимчук, Володин, 2002). Проявление токсического и адаптогенного действия фитоэкдистероидов определялось величиной смертности гусениц по отношению к контролю, гормональный эффект определялся по количеству образовавшихся куколок и выходу имаго. Действие экдистероидов серпухи венценосной на развитие гусениц хлопковой совки (*Spodoptera littoralis*) проверялось при воспитании гусениц на искусственной питательной среде (Уфимцев, Ширшова, Володин, 2003). В результате установлено, что влияние диеты с содержанием 0,1 и 0,01% суммы экдистероидов, выделенных из подземной части серпухи венценосной (в состав которой входят 83,8% 20E, 12,7% 25S-инокостерона и 3,5% экдизона), проявляется в гибели 20% особей по сравнению с контролем и резком снижении плодовитости имаго. Оба эффекта свидетельствуют в пользу перспективы использования фитоэкдистероидов в качестве инсектицидов нового поколения, позволяющих регулировать численность насекомых-фитофагов. Л. Дайнен (1994) считал, 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. Умеренным токсическим действиям, недостаточным для практического применения, обладают также близкие по структуре природным гормонам синтетические аналоги экдистероидов, разработке специальных методов получения которых посвящено большое число работ (Гиляров, Тобиас, Буров, 1983; Ахрем, Ковганко, 1989; Ковганко, Ахрем, 1990; Lafont, Wilson, 1996; Барбье, 1978; Харборн, 1985). В конце 80-х годов было обнаружено, что активностью гормонов насекомых экдистероидов обладают вещества, совершенно не похожие на них по строению и относящиеся к ацилпроизводным гидразина (Wing, 1988; Wing, Slaveski, Carlson, 1988; Oberlander, Silhacek, Porcheron, 1995).

Согласно данным, приведенным в обзоре Н.В. Ковганко и С.К. Ананич (1983), установлена 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. Так ряд авторов (Sun, Song, Barrett, 2003; Charmillot, Gourmelon, Fabre, Pasquier, 2001) указывают на овоцидную и ларвицидную активность агонистов экдистероидов из ряда диацилгидразинов. Они сильно снижают плодовитость чешуекрылых и вызывают накопление вителлогенина в гемолимфе. Корреляцию токсичности четырех дибензолгидразинов с индукцией эвагинации у *Spodoptera littoralis* изучали А. Гобби и соавторы (Gobbi, Budia, Schmider, Estal, Pineda, Vinnela, 2000). 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. Оценивали способность 4 агонистов экдизона индуцировать эвагинацию *in vitro* у имагинальных дисков, выделенных из гусениц последнего возраста, и сравнивали ее с таковой естественного гормона линьки насекомых, 20-гидроксиэкдизона. Параллельно изучали конкуренцию за связывание с целыми имагинальными Крыловыми дисками, культивируемыми в присутствии меченного ^3H -понастерона А и различных концентраций агонистов экдизона. Установлено, что 4 вещества вызывали эффект как агонисты экдизона *in vitro*. Порядок токсичности этих веществ соответствовал порядку индукции эвагинации и конкуренции при связывании с имагинальными дисками. Установлено отрицательное воздействие агониста тебуфенозида на активность клеток эпителия средней кишки листовертки *Choristoneura fumiferana* (Hu, Cook, Ampasala, Zheng, Caputo, Krell, Retnakaran, Arif, Feng, 2004).

Таким образом, к настоящему времени намечается два пути использования экдистероидсодержащих соединений в биологической регуляции численности насекомых-вредителей. Первый – выделение отдельных фитоэкдистероидов обладающих пестицидным характером действия. Например, 7 фитоэкдистероидов, выделенных из *Serratula coronata*, показали высокую биологическую активность в отношении *Drosophila melanogaster* (Odinokov, Galyautdinov, Nedopekin, Khalilov, Shashkov, Kachala, Dinan, Lafont, 2002). Из различных частей *Ajuga multiflora* были выделены 8 экдистероидов, которые добавляли в искусственную питательную среду для личинок жука *Cryptorrhynchus lapathi*, наблюдалась высокая смертность личинок употреблявших с пищей фитоэкдистероиды (Chi De-fu, Sun Ming-xue, Xia Wen-fu, 2002). М.В. Шапошников (Truman, Riddiford, 2002) установил влияние фитоэкдистероидов *Serratula coronata* на скорость окукливания

Drosophila melanogaster. Нарушения процесса окукливания приводили к гибели насекомого. Этот путь имеет свои преимущества: фитоэкдистероиды малотоксичны для теплокровных, проявляют избирательность действия к одному или группе видов насекомых; под их влиянием у насекомых не развивается устойчивость к собственным гормонам. С другой стороны, дороговизна их получения, потребность в больших концентрациях для существенного инсектицидного эффекта делает весьма проблематичным их массовое практическое применение. Вторым путем – использование агонистов экдистероидов из группы диацилгидразинов. Согласно данным, приведенным в обзоре И.В. Ковганко и С.К. Ананич (2004), 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* (Kumar, Santhi, Krishnan, 2000). Установлена токсичность двух агонистов экдизона, галофенозида и метоксифенозида для жука *Harmonia axyridis* (Kumar, Santhi, Krishnan, 2000). Агонист экдизона галофенозид действует на прилежащие тела и физиологию размножения термита *Coptotermes formosanus*. Топическое нанесение 5 мкг нестероидного агониста галофенозида на самок и самцов приводило к значительному снижению отложенных яиц (Raina, Park, Hruska, 2000). Новый нестероидный агонист № 200013 вызывает преждевременную линьку у гусениц *Helicoverpa armigera* (Du Yu-Zhe, Guo Shi-Yi, Wang Xiu-Ling, Liu An-Xi, Wang Qing-Min, 2002). 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 (Kumar, Santhi, Krishnan, 2000).

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

Третий путь – регуляция роста популяций насекомых-вредителей с помощью экстрактов растений, обладающих биологической активностью. Основная масса работ посвящена исполь-

зованию экстрактов растений для борьбы с насекомыми-вредителями, т.е. для уменьшения численности их популяций (Торопов, 2004; Cen Yi-jing, Pang Xiong-fei, Zhang Mao-xin, Deng Qiao-sheng, Du Yu-ying, Wang Biao, 2003; Иванова, Павлючук, 2005; Yano An-Qing, 2005; Huang Jun-hai, Liu Guo-qiang, Bai Hong-jin, Hu Zhao-nong, Wu Wen-jun, 2004). Предварительное исследование источников растительных инсектицидов на востоке провинции Ганьсу в КНР выявило 2 растения из 35, заслуживающих внимания для борьбы с 6 видами сельскохозяйственных вредителей (Jiang Shuang-lin, Guo xiao-qiang, Zhan Guo-lin, Liu Bin., 1999). Экстракты растений в основном используются для опрыскивания кормовых растений насекомых-фитофагов. Экстракты действуют в основном как антифиданты, т.е. вызывают пищевое отравление (Sun Zhi-tan, Hu Mei-yin, Zhong Guo-hua, 2004; Gao Zhan-lin, Dang Zhi-hong, Jia Hai-min, Li Xiu-hua, Xu Jing-xian, 2004; Zhou Wei-guo, Liu Jian-hong, Long Pei-ran, Qin Min, 2002).

Неочищенные растительные экстракты в смеси с минеральным маслом предлагается использовать в системе интегрированной защиты культурных растений от листовертки *Cydia pomonella* (Cariac, Ferrero, Stadler, 2003). 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 (Zabel, Manojlovic, Rajkovic, Stankovic, Kostic, 2002). Запатентован новый биологический препарат, который включает спиртовой экстракт из растения *A. lebbeck* и дельта-эндотоксин *B. thuringiensis*. Он предназначен для опрыскивания сельскохозяйственных культур с целью их защиты от чешуекрылых вредителей и характеризуется активностью в очень низких дозах (Khanuja, Satapathy, Singh, Kumar, Arya, Tripathy, Shasany, Darokar, Kumar, 2002). 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 (Syed Tajwer Sultana, Lu Yong-yue, Liang Guang-wen, 2003), а экстракт нима сильно снижает количество откладываемых яиц и уровень вылупляемости усача *Apriona germari* (Zhao Boguang, Li Xiaoping, Cheng Xiaoping, 2001).

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 применять 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 (Злотин, 1977; Тамарина, 1990). Например, установлено положительное влияние оптимальных доз фитозкдистероидов на продуктивность зоокультур *Lymantria dispar* и *Malacosoma neustria* (Мороз, 2000). Патентуется состав, включающий растительные экстракты для выращивания мух *Lucilia*, *Sarcophaga*, *Calliphora* (Mehlhorn, Schmidl, Walldorf, Alpha-Biocare, 2005). При добавлении экстракта растения *Ganoderma lucidum* в питательную среду для личинок дрозофилы отмечено, что отрождение мух происходило быстрее, а численность их потомства была выше, чем на контрольной среде (Yi Hui-lian, Gao Cui-lian, 2000). По данным Ю.Д. Холодовой (1987), наблюдается увеличение численности насекомых под влиянием фитозкдизона в малых концентрациях, что позволяет рекомендовать их в качестве добавок при разведении полезных насекомых – трихограммы и пчелы.

Итак, на современном этапе развития энтомологии намечается несколько путей регуляции численности как полезных, так и вредных насекомых с помощью применения биологически активных соединений растений и их агонистов, поэтому, исследования в данном направлении представляются актуальными и практически ценными.

4.2. Особенности развития непарного шелкопряда под влиянием препарата имидаклоприда «Биуник-200 СЛ»

В Институте биоорганической химии НАН Беларуси в рамках выполнения Государственной программы «Пестициды» создан новый инсектицид для защиты картофеля от колорадского жука, названный «Биуник-200 СЛ». Биуник представляет собой водорастворимый концентрат имидаклоприда с содержанием

действующего вещества 200 г/л. Имидаклоприд – системный инсектицид, по своему действию относится к неоникотиноидам и в настоящее время является наиболее широко применяемым инсектицидом. Он зарегистрирован более чем в 20 странах мира под разными торговыми названиями: адмире, гошо, гаучо, конфидор, мерит. Имидаклоприд применяется для борьбы с сосущими насекомыми и почвенными вредителями на зерновых, овощных культурах и фруктовых деревьях. Применяется имидаклоприд путем лиственной обработки, внесения в почву и обработки семян (Мельников и соавт., 1995).

В обзоре Р.И. Хлопцевой (1995) указано, что имидаклоприд нефитотоксичен, безопасен для теплокровных, рыб, полезной энтомофауны и в целом для окружающей среды. Особенно подчеркиваются такие его преимущества, как применение в очень низких дозах и пролонгированное действие на целевые организмы. Например, численность тлей, переносчиков вируса желтухи – опасной болезни сахарной свеклы снижалась по сравнению с контролем на 95,0–99,0%. Препарат быстро проникал в стебель и листья растений и оказывал отпугивающее действие или вызывал прекращение питания тлей и их гибель. В результате многолетнего применения имидаклоприда в Японии против вредителей риса было установлено, что этот инсектицид обладает высокой биологической эффективностью не только против сосущих вредителей, но и против листогрызущих (водяные рисовые долгоносики) при опрыскивании вегетирующих растений (Хлопцева, 1995). В условиях Азербайджана эффективность конфидора против капустной тли на 14-й день после обработки растений составила 100%-ную гибель тлей (Сафарова, 2002). Применение конфидора против тепличной белокрылки показало, что он действует эффективно только на имаго (Никулина, 2006). В последние годы обнаружено, что имидаклоприд не так безопасен для полезной энтомофауны, как это считалось 10 лет тому назад. Так, обнаружена опасность конфидора для медоносных пчел. После нанесения на растения конфидора работа насекомых прекращалась, что предполагает репеллентное действие препарата. Через 40–45 минут лет пчел возобновлялся, но активность посещения обработанных растений была в 2 раза ниже контроля. Отравление летных пчел произошло через 2 часа после нанесения препарата на растения. За двое суток гибель пчел в опытных семьях при отсутствии ее в контроле составила 16,2% от количества особей, посещавших обработанные растения. Растения, обработанные конфидором, через 2–3 суток не были опасны для пчел (Соловьева, 2004).

Сведений о применении имидаклоприда против чешуекрылых – вредителей леса нами не обнаружено. Этот инсектицид в основном применяется для обработки семян и почвы против проволочников и для борьбы с сосущими насекомыми, а не листогрызущими, каким является непарный шелкопряд. Поэтому испытание действия нового препарата «Биуник-200 СЛ», полученного на основе имидаклоприда в лаборатории химии экдистероидов Института биоорганической химии НАН РБ под руководством д.х.н., профессора Н.В. Ковганко против опаснейшего вредителя лесов и садов – непарного шелкопряда представляется весьма актуальным.

Насекомые-фитофаги наиболее многочисленны в мире насекомых. Они используют в пищу даже такие растения, которые, с точки зрения человека, являются крайне ядовитыми. Очевидно, насекомые имеют эффективные биохимические механизмы детоксикации ядовитых веществ, входящих в состав природного корма (Тыщенко, 1976; Thorvilson, Rudd, 2001). К сожалению, эти механизмы еще мало изучены. Многие ученые считают, что неспециализированные виды насекомых-фитофагов или полифаги обладают наиболее совершенной системой детоксикации вторичных метаболитов растений, что позволяет им питаться большим количеством видов растений (Кожанчиков, 1951; Танский, 1988; Машкова, 2005).

Поэтому выявление степени влияния нового инсектицидного препарата на процессы питания, роста и развития полифага – непарного шелкопряда представляет не только практический, но и теоретический интерес, так как позволяет проследить ход формирования трофо-физиологических адаптаций к экспериментально измененному химизму кормового растения.

Наблюдение за питанием опытных гусениц 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 (табл. 62).

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 (табл. 63).

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 (см. табл. 62). 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 (табл. 63).

Таблица 62 – Смертность гусениц непарного шелкопряда под воздействием «Биуник-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 63 – 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 (рис. 26).

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 листы больше, чем в контроле, и такая тенденция сохранилась до конца гусеничного периода (рис. 26).

Гусеницы как бы пытались ускоренным потреблением пищи компенсировать расстройство процессов пищеварения, которое выразилось 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.

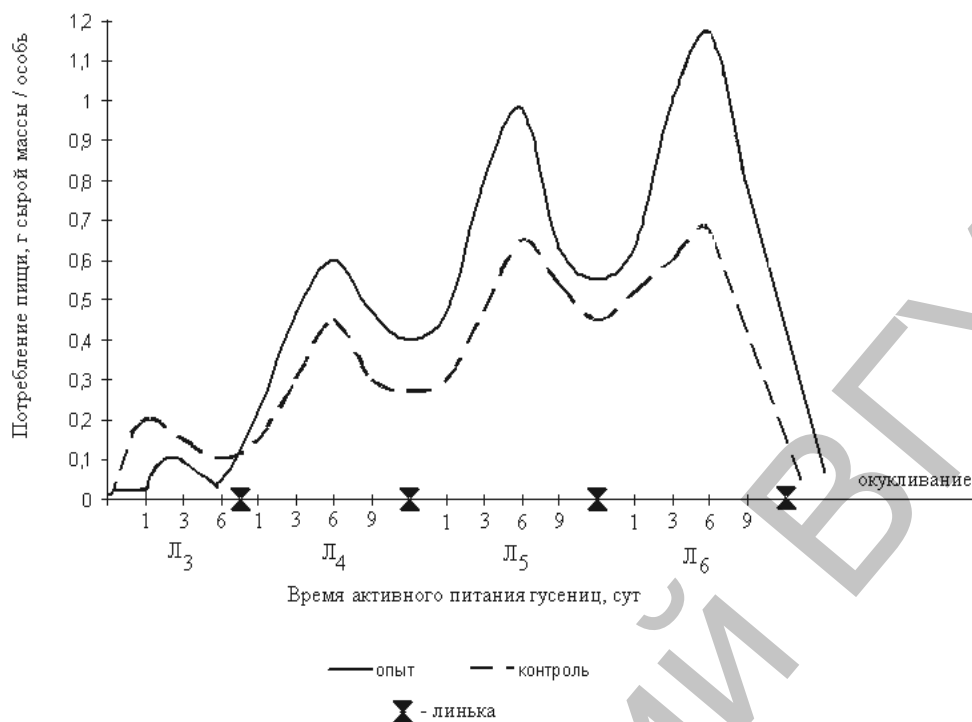


Рисунок 26 – Влияние препарата «Биуник-200 СЛ» на ход потребления листы гусеницами непарного шелкопряда.

Динамика потребления корма (рис. 26) и выделения экскрементов (табл. 63) 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 (Соловьева, 2004). 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% (табл. 63').

Однако, несмотря на повышенное потребление пищи, опытные гусеницы усваивали корм хуже, чем контрольные, примерно на 18,0% (см. значение КУ табл. 63'). Гусеницы использовали потребленный корм на прирост массы (ЭИП) в 2,5 раза хуже, чем в контроле, а усвоенный корм использовали на прирост массы (ЭИУ) несколько лучше, но тоже со значительно меньшей эффективностью, чем в контроле (табл. 63').

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 табл. 64. По данным сводки Ф. Слански и М. Скрайбера (1982), гусеницам старших возрастов свойственны следующие границы изменчиво-

сти 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 63' – 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

Согласно данным табл. 64, относительная скорость потребления корма опытными гусеницами превышает контроль примерно на 50,0%, относительная скорость роста уменьшается по сравнению с контролем на 34,0%.

Таблица 64 – 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

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 (табл. 65, 66).

Продолжительность развития гусениц замедляется примерно на 9 суток (табл. 65). Период активного питания увеличивается примерно на 4 суток, процесс линьки удлиняется примерно на 5 суток. Согласно данным табл. 66, 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 (табл. 66).

Сильное отрицательное воздействие биуник оказывает также на плодовитость непарного шелкопряда (табл. 67).

Согласно данным табл. 67, плодовитость опытных бабочек в 3 раза меньше, чем контрольных. Мы проследили наличие влияния биуника на развитие второго поколения непарного шелкопряда и получили очень интересные результаты, суммированные в табл. 68. 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 2006 г. (см. табл. 65), плодовитость бабочек была на 34,0% ниже контроля (табл. 68).

Таблица 65 – 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	Л ₁ *	6,12±0,13	1,05±0,01	1,07±0,01	8,24
	Л ₂	5,51±0,08	1,12±0,02	1,02±0,01	7,65
	Л ₃	6,14±0,25	1,53±0,06	1,65±0,03	9,32
Июнь	Л ₄	6,26±0,41	1,07±0,07	1,11±0,05	8,44
	Л ₅	8,47±0,33	1,05±0,05	1,86±0,03	11,38
Июль	Л 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	Л ₁ *	6,21±0,15	1,04±0,01	1,15±0,01	8,4
	Л ₂	5,59±0,12	1,05±0,01	1,21±0,03	7,85
	Л ₃ **	7,25±0,35	2,14±0,05	1,95±0,05	11,34
Июнь	Л ₄	8,42±0,11	2,02±0,04	2,15±0,05	12,59
	Л ₅	9,15±0,22	2,03±0,04	2,15±0,05	13,33
Июль	Л 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.

Таблица 66 – Динамика массы гусениц непарного шелкопряда под влиянием препарата «Биуник-200 СЛ»

Вариант	Масса гусениц по возрастам, г									
	Л ₃	при-рост	Л ₄	при-рост	Л ₅ ♂	при-рост	Л ₆ ♀	при-рост	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 67 – 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 68 – Влияние препарата «Биуник-200 СЛ» на развитие второго поколения непарного шелкопряда (2007 г.)

Вариант	Оживление яиц, %	Масса гусениц I 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 компен-

сировать нарушение процессов переваривания и усвоения пищи, возникшие 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.

Обобщая все вышесказанное, можно сделать вывод о том, что биуник 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.

4.3. Оценка биологической активности агонистов экдистероидов на примере дендрофильных чешуекрылых

4.3.1. Влияние агонистов экдистероидов на жизнедеятельность и энергобалансы непарного и дубового шелкопрядов

Одной из задач настоящей работы является изучение влияния химизма кормового растения на реакцию организма дубового шелкопряда по отношению к агонистам экдистероидов. Существует точка зрения, согласно которой присутствие экдистероидов в растениях обусловлено их защитной функцией против поедания растительноядными насекомыми (Ковганко, 1990).

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 (табл. 69). 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%.

Таблица 69 – Влияние агонистов экидстероидов 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.

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.

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 табл. 70.

Исходя из данных табл. 70, 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 (табл. 72).

Таблица 70 – Изменение плодовитости дубового шелкопряда при воздействии агонистов экидистероидов

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

Таблица 71 – 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 табл. 72, 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 обработанных 0,1% раствором R-211 привело к увеличению продолжительности развития на дубе на 2-е суток, на березе на 3-е суток, уменьшению массы гусе-

ниц 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 эколого-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 (табл. 72).

Таблица 72 – 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 определено 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 нейтрализующая отрицательное воздействие на организм растворов агонистов. Исходя из полученных нами данных (табл. 72) 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 экдистероидов 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 (Kumar V.S., Santhi M., Krishnan M., 2000; Carton B., Smagghe G., Tirry L., 2003). Отмечено отрицательное влияние тебуфенозида на секреторную функцию средней кишки листовертки *Choristoneura fumiferana* (Hu Wengi et al., 2004). Н.В. Ковганко и С.К. Ананич (2004) в своем обзоре указывают, что агонисты экдистероидов 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 экдистероидов 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 экдистероидов R-209 и R-211, созданных в лаборатории синтеза экдистероидов Института биоорганической химии РАН РБ под руководством д.б.н. Н.В. Ковганко, на развитие дубового и непарного шелкопрядов мы взяли их в качестве модельных ксенобиотиков.

Проведенный нами ранее анализ действия агонистов экдистероидов R-209 и R-211 на организм шелкопрядов 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 непар-

ного 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 шелкопрядов, 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 (табл. 73).

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, приведенными в табл. 73.

Согласно данным табл. 73, 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 табл. 73, о величине кормового рациона (табл. 74).

Таблица 73 – 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

Таблица 74 – 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 табл. 74 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 случаях 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 (табл. 73, 74) 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 показал: 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, антифидантное 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.

Рассмотрим, как влияют агонисты экдистероидов на питание полифага – непарного шелкопряда при введении их в организм вместе с пищей. Согласно данным, приведенным в табл. 75, 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 (табл. 76).

Таблица 75 – 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

Таблица 76 – 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 приведенными выше данными о скорости роста, продолжительности развития и плодовитости непарного шелкопряда. 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 дубо-

вого 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 (Баранчиков, 1987; Дольник, 2006). 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 табл. 77.

Таблица 77 – 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

Исходя из данных табл. 77, 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 (табл. 78).

Таблица 78 – 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, 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	323,30	71,32	215,41	66,23	107,89	33,37

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, наблюдается 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 уменьшились, а на обмен веществ возросли 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 (табл. 79).

Таблица 79 – 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	
1	2	3	4	5
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

Окончание табл. 79

1	2	3	4	5
	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

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 березы под воздействием R-209. Данные о калорийности пищи, экскрементов и тела гусениц V возраста дубового шелкопряда представлены в табл. 79.

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 табл. 80.

Исходя из данных табл. 80, 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, усиливающегося при питании листом березы.

Таблица 80 – 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	323,30	71,32	215,41	66,23	107,89	33,37

Итак, сравнительный анализ действия агонистов экидистероидов 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 токсикантом как для дубового, так и для непарного шелкопрядов, по сравнению с агонистом R-211.

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 трат 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.

4.3.2. Реакция дубового шелкопряда на ксенобиотики в зависимости от кормового растения

Агонисты экидистероидов оказывают свое токсическое действие на все стадии развития насекомых, но наиболее чувствительными оказываются личинки (Wing, 1988; Karlson, 1994). Следует отметить, что характер действия агонистов экидистероидов отличается сложностью и сильно зависит от конкретного вида насекомого. Однако в целом попадание указанных соединений в организмы насекомых приводит либо сразу к их гибели, либо сопровождается значительными нарушениями процессов нормального роста и развития, даже спустя несколько поколений (Kumar, Santhi, Krishnan, 2000).

В нашем опыте потребление в пищу обработанного агонистами экидистероидов корма увеличило гибель гусениц шелкопряда. Динамику смертности гусениц в течение V возраста отражает рис. 27.

Смертность в опыте на двух кормовых растениях достаточно высокая по сравнению с контролем (в контроле не погибло ни одной гусеницы). Гусеницы, питавшиеся листом дуба (рис. 27), обработанным R-209, начали гибнуть на 6 сутки после закладки опыта – погибло 33,3% гусениц, а на 8 сутки гибель гусениц достигла 66,6% по сравнению с контролем. На березе погибли все гусеницы в течение 10 суток. Оставшиеся на дубе в живых гусеницы продолжали питаться, расти и смогли завить коконы к концу развития. Попадание в организм гусениц вместе с кормом R-213 вызвало на дубе гибель 33,0% особей, а на березе 66,6%. Этот эффект зависит от вида кормового растения и на дубе ослабляется, а на березе усиливается. Таким образом, оба биологически активных вещества оказали токсическое действие на гусениц V возраста на двух кормовых растениях, но наиболее сильный инсектицидный эффект оказало вещество R-209 на березе. Следует отметить, что уже на 9-е сутки после закладки опыта гусеницы смогли адаптироваться к воздействию вышеуказанных агонистов экидистероидов, так как смертности гусениц до конца развития больше не наблюдалось. На рис. 27 это отражает плато – отрезок, параллельный оси абсцисс.

Темп роста насекомых является важным показателем физиологического состояния организма, а также показателем условий питания гусениц (Тыщенко, 1976). Удельная скорость роста, или интенсивность роста, – это приращение единицы живой массы за единицу времени (Шмальгаузен, 1935). Она дает дополнительную информацию о процессах роста организма. Удельная

скорость роста у животных закономерно снижается к концу развития. Эта общебиологическая закономерность отражена и в наших данных (рис. 28, 29).

Согласно данным рис. 28, у гусениц на дубе скорость удельного роста после потребления корма, обработанного R-209, в течение V возраста в среднем на 55,0% ниже, чем в контроле. В случае с березой соединение R-209 вызвало 100%-ную гибель особей. В варианте с R-213 удельная скорость роста гусениц после обработки листа дуба ниже примерно на 45,0% по сравнению с контролем. Вещество R-213 на березе также привело к снижению интенсивности роста – в течение V возраста на 40,0% по сравнению с контролем.

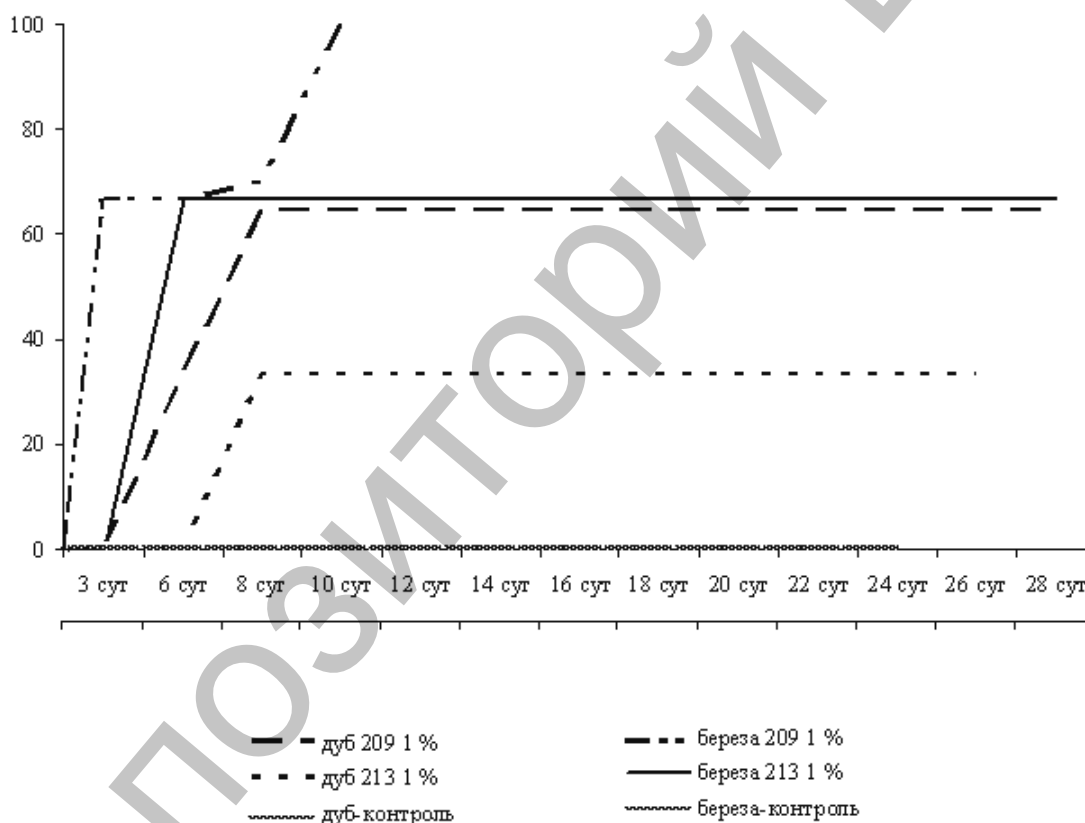


Рисунок 27 – Смертность гусениц китайского дубового шелкопряда V возраста после потребления обработанного агонистами экидстероидов корма.

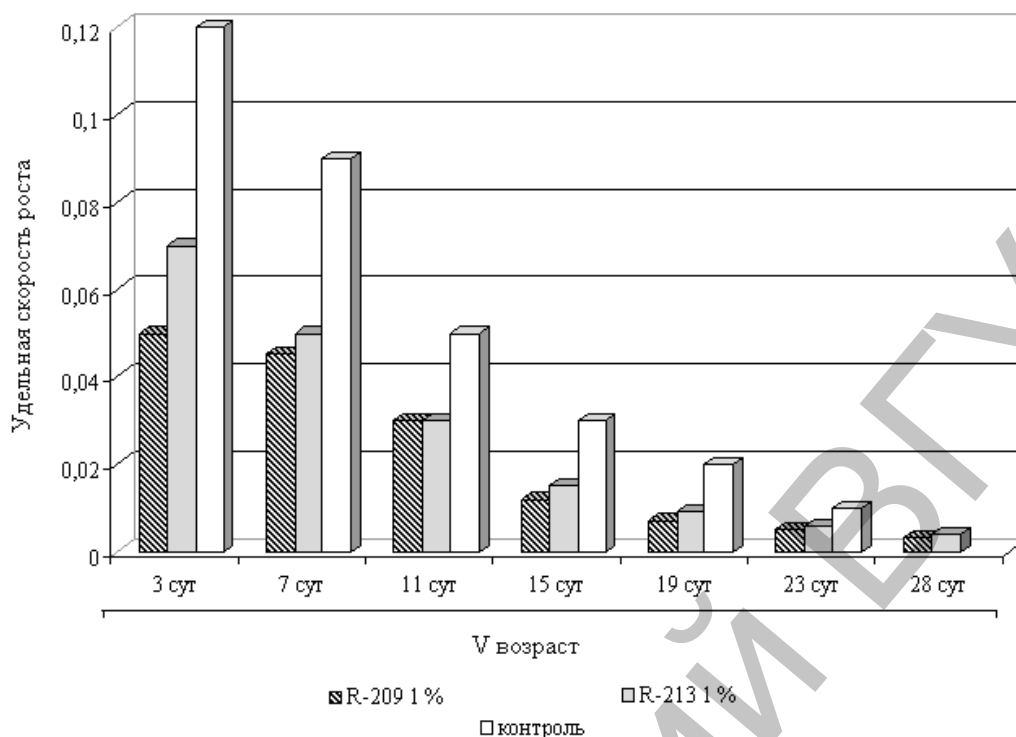


Рисунок 28 – Удельная скорость роста гусениц китайского дубового шелкопряда в возрасте после потребления обработанного агонистами экдистероидов листа дуба.

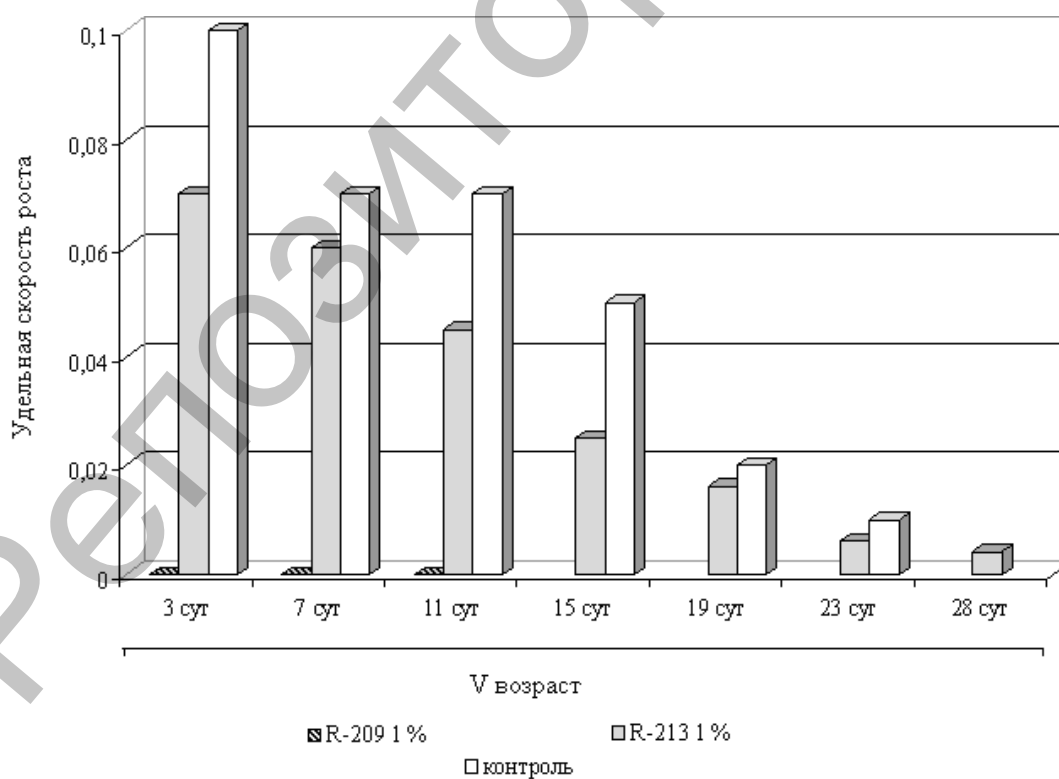


Рисунок 29 – Удельная скорость роста гусениц китайского дубового шелкопряда в возрасте после потребления обработанного агонистами экдистероидов листа березы.

Итак, в опыте на дубе после воздействия R-209 удельная скорость роста ниже на 55,0% по сравнению с контролем, а на березе все гусеницы погибли. Воздействие R-213 к концу развития гусениц вызвало снижение скорости удельного роста на дубе на 45,0%, а на березе – на 40,0% по сравнению с контролем.

Таким образом, полученные данные о более высоких темпах снижения скорости роста гусениц дубового шелкопряда, под воздействием агониста R-209 по сравнению с воздействием R-213 согласуются с данными о наиболее высокой смертности опытных гусениц, питавшихся кормом, обработанным R-209, и усилением токсичности обоих агонистов при воспитании гусениц на березе.

Потребление корма, обработанного биологически активными веществами, оказало влияние и на качество коконов дубового шелкопряда (табл. 81).

Таблица 81 – Влияние обработки корма для гусениц V возраста агонистами экдистероидов на качество коконов китайского дубового шелкопряда

Вариант опыта	Масса коконов, г	Масса шелковой оболочки, г	% шелконосности
Дуб			
R-209 1 %	4,25 ± 0,15*	0,38 ± 0,03*	8,94 ± 0,12*
R-213 1 %	4,42 ± 0,05*	0,39 ± 0,08*	8,82 ± 0,13*
Контроль	5,83 ± 0,07	0,55 ± 0,04	9,43 ± 0,20
Береза			
R-209 1 %	–	–	–
R-213 1 %	5,71 ± 0,14	0,53 ± 0,04*	9,28 ± 0,17*
Контроль	6,35 ± 0,11	0,66 ± 0,09	10,39 ± 0,14

Примечание: * – результаты статистически достоверны ($P \leq 0,01$).

Так, в опыте на дубе под воздействием R-209 масса коконов на 28,0% ниже, чем на контроле, а шелконосность – на 6,0%, а на березе все гусеницы погибли. Соединение R-213 на дубе вызвало снижение массы коконов на 25,0%, шелконосности – на 7,0% по сравнению с контролем. В опыте на березе под влиянием вещества R-213 масса коконов снизилась на 11,0% и шелконосность на 11,0% по сравнению с таковыми на контроле. После потребления листа дуба, обработанного R-213, масса коконов оказалась на 14,0% выше по сравнению с таковой на березе, а шелконосность на 3,0% ниже.

Итак, вещества R-209 и R-213 снижают шелкопродукцию дубового шелкопряда примерно на 25,0%, и их воздействие зависит от вида кормового растения. Так, на дубе масса коконов на 14,0% превышает таковую на березе в варианте воздействия R-213.

Таким образом, в результате наших исследований установлено, что агонисты экидистероидов R-209 и R-213 в концентрации 1,0% обладают инсектицидной активностью по отношению к гусеницам китайского дубового шелкопряда: в опыте на дубе в течение V возраста под воздействием R-209 погибло 66,0% гусениц, под влиянием R-213 – 33,0%, а на березе – соединение R-209 вызвало 100%-ную гибель особей, вещество R-213 – 66,6% по сравнению с контролем. Самая низкая интенсивность роста выявлена у гусениц V возраста под воздействием R-209. Несколько выше данный показатель в варианте с воздействием R-213. Также нами установлено влияние агонистов экидистероидов на снижение качества коконов китайского дубового шелкопряда. Следовательно, данные биологически активные вещества проявляют ярко выраженную инсектицидную активность по отношению к дубовому шелкопряду, которая усугубляется при питании гусениц листом березы бородавчатой. То есть, установленное нами различие химизма листа дуба и березы оказывает сильное влияние на физиологическую реакцию организма дубового шелкопряда по отношению к воздействию ксенобиотиков, каковыми являются агонисты экидистероидов R-209, R-213.

В серии опытов методом электрофореза в ПААГ нами изучался фракционный состав растворимых белков гемолимфы куколок дубового шелкопряда в зависимости от характера действия агонистов экидистероидов и условий питания. Сравнительные электрофореграммы белков гемолимфы куколок представлены на рис. 30.

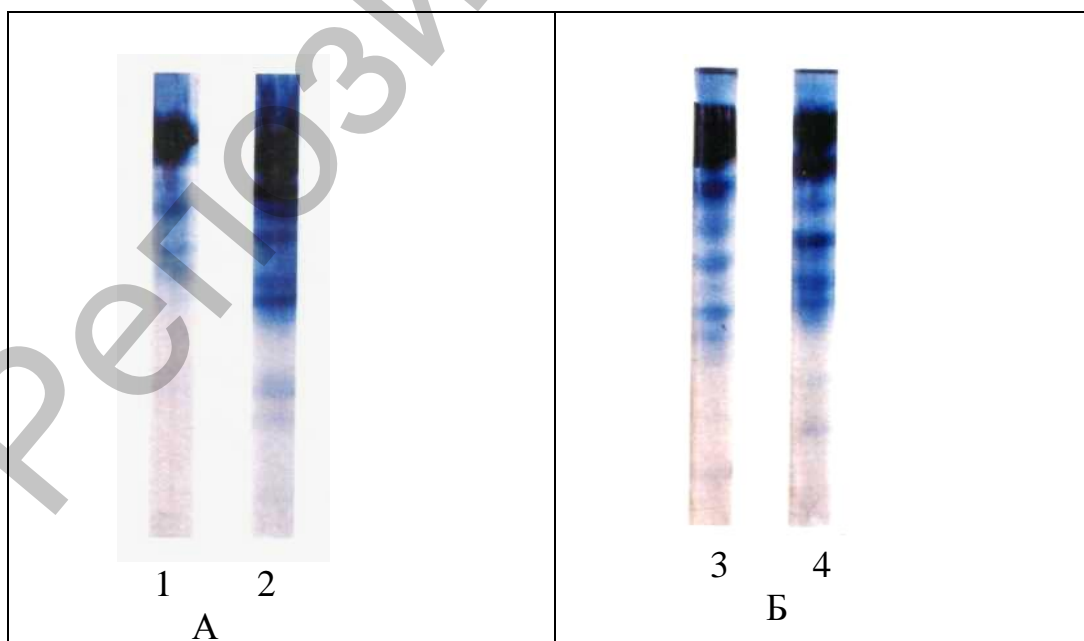


Рисунок 30 – Электрофоретические спектры растворимых белков гемолимфы куколок дубового шелкопряда: А – береза: 1 – контроль, 2 – опыт R-209; Б – дуб: 3 – контроль, 4 – опыт R-209.

Анализируя результаты электрофоретических исследований (рис. 30, табл. 82), следует указать на достаточно высокую гетерогенность растворимых белков гемолимфы. На электрофо-реграммах отчетливо удается различить от 13 до 17 фракций, со-ответствующих индивидуальным белкам. Из данных табл. 82 следует, что в гемолимфе куколок контрольных образцов, выра-щенных на березе, отсутствуют 2 фракции: 3, 11, по сравнению с куколками, выращенными на дубе, в которых отчетливо про-сматривается 9 фракций белков.

Таблица 82 – Относительная электрофоретическая подвиж-ность (ОЭП) растворимых белков гемолимфы куколок китайско-го дубового шелкопряда

№ фракции	ОЭП (%)			
	Береза		Дуб	
	Контроль	Опыт R-209	Контроль	Опыт R-209
1	—	—	3,5	3,5
2	5,8	—	—	—
3	—	—	8,2	—
4	14,1	14,1	14,1	14,1
5	21,2	21,2	21,2	21,2
6	2	—	23,5	—
7	3,5	—	30,6	—
8	30,6	35,3	—	35,3
9	—	42,4	—	42,4
10	—	47,0	47,0	47,0
11	47,0	—	53,0	53,0
12	—	64,0	—	64,0
13	—	—	70,6	—
14	70,6	72,9	—	72,9
15	—	—	—	—

Следовательно, различия биохимического состава корма влияют на степень гетерогенности растворимых белков гемо-лимфы дубового шелкопряда, питание листом березы уменьшает степень гетерогенности белков гемолимфы на 22,3 % по сравне-нию с питанием листом дуба. То различие в числе фракций рас-творимых белков гемолимфы, которое появляется под воздейст-вием кормового растения: дуб (9 фракций), береза (7 фракций) сохраняется постоянным при обработке листа раствором агони-ста R-209. У куколок, выращенных на березовых листьях, кото-рые обрабатывались препаратом R-209, наблюдается исчезнове-ние одних белковых фракций (2, 6, 7, 13) и появление других белковых фракций (8, 9, 12, 14) по сравнению с контролем. Пре-

парат R-209 у куколок на дубе также вызвал исчезновение одних (3, 6, 7, 13) и появление других белковых фракций (8, 9, 12, 14), таких же, как и в опыте на березе. Таким образом, влияние агониста экидистероида R-209 на ОЭП растворимых белков гемолимфы куколок дубового шелкопряда заключается в замене почти 60,0% фракций на новые, но без изменения числа фракций по сравнению с контролем как на дубе, так и на березе. Причем и на дубе и на березе появляются одни и те же фракции (8, 9, 12, 14) и исчезают почти одни и те же фракции (на березе – 2, 6, 7, 13; на дубе – 3, 6, 7, 13). Следовательно, возникшее изменение фракционного состава гемолимфы дубового шелкопряда под воздействием R-209 не корректируется различием кормового субстрата и имеет универсальный характер, хотя кормовой субстрат оказывает существенное влияние на число фракций – 7 на березе, 9 на дубе.

Результаты исследования количественного содержания растворимых белков в гемолимфе куколок, полученных из гусениц, питавшихся обработанным R-209 листом дуба и березы, представлены в табл. 83.

Таблица 83 – Изменение содержания растворимых белков в гемолимфе куколок дубового шелкопряда под влиянием R-209, г/л

№	Вариант опыта	Кормовые растения	
		дуб	береза
1	опыт R-209	43,286* ± 0,369	51,838* ± 0,060
2	контроль	35,510 ± 0,374	70,962 ± 0,603

Примечание: * – результаты статистически достоверны ($P \leq 0,001$).

Анализ данных, приведенных в табл. 83, показал, что содержание белка в гемолимфе опытных куколок, полученных из гусениц, питавшихся листом дуба, достоверно превышает такое в контроле на 27,5%. У опытных куколок, питавшихся листом березы, количество белка в гемолимфе достоверно снижается.

Как показано выше (рис. 27, табл. 82), вещество R-209 обладает сильным инсектицидным действием и значительно снижает жизнеспособность и продуктивность дубового шелкопряда, особенно при использовании березы в качестве кормового растения. Поэтому уменьшение числа белковых фракций и содержания белка в гемолимфе опытных куколок также указывает на усиление отрицательного воздействия данного агониста на организм шелкопряда, что согласуется с вышеуказанными данными по смертности, скорости роста и шелкопродукции дубового шелкопряда. В опытных куколках мы также определяли содержание

билирубина, глюкозы и триацилглицеролов. Результаты исследований приведены в табл. 84.

Таблица 84 – Действие агонистов экистероидов на метаболиты гемолимфы куколок дубового шелкопряда

Вариант опыта	Дуб черешчатый			Береза повислая		
	BIL (mmol/l)	GLU (mmol/l)	TG (mmol/l)	BIL (mmol/l)	GLU (mmol/l)	TG (mmol/l)
R-209	23,5 ± 2,82	0,667 ± 0,048*	6,86 ± 0	—	—	—
R-213	14,7 ± 3,11	—	6,86 ± 0	23,9 ± 3,51	0,616 ± 0,042	6,86 ± 0
контроль	19,6 ± 2,25	0,562 ± 0,007	4,82 ± 0,25	15,7 ± 5,36	0,631 ± 0,760	6,10 ± 0,12

* Примечание: результаты статистически достоверны ($P \leq 0,001$).

Вещества R-209 и R-213 оказали противоположный эффект на концентрацию билирубина в гемолимфе: на дубе R-209 повысило концентрацию билирубина, а R-213 – снизило по сравнению с контролем. Следовательно, можно предположить, что агонист R-209 обладает признаком токсичности. Эта мысль подтверждается тем, что это вещество повысило концентрацию глюкозы и триацилглицеролов в гемолимфе куколок, полученных из гусениц, питавшихся на дубе. Кормление березой повислой продемонстрировало и токсический эффект и у агониста R-213, который также повышает концентрацию билирубина и триацилглицеролов.

Нами исследовалась активность ферментов гемолимфы куколок, полученных из гусениц опытных и контрольных групп. Результаты исследований приведены в табл. 85.

Таблица 85 – Действие агонистов экистероидов, поступивших с кормом, на активность ферментов в гемолимфе куколок дубового шелкопряда

Вариант опыта	Дуб черешчатый		Береза повислая	
	GPT (U/l)	GOT (U/l)	GPT (U/l)	GOT (U/l)
R-209	14,1 ± 3,6	41,1 ± 3,2	8,6 ± 0,4	5,4 ± 0,2
R-213	36,3 ± 2,5	74,6 ± 3,8	21,9 ± 2,1	74,6 ± 3,5
Контроль	23,3 ± 1,9	67,6 ± 2,7	25,7 ± 1,8	63,3 ± 2,5

Согласно данным табл. 85, вещество R-209 оказало сильное отрицательное влияние на активность аланинаминотрансферазы (GPT) и аспартатаминотрансферазы (GOT). Но на дубе под воз-

действием R-209 активность GPT снизилась почти на 50,0% по сравнению с контролем, а активность GOT снизилась на 40,0% к контролю. На березе соответственно – активность GPT снизилась в 3 раза, а активность GOT – в 10 раз по сравнению с контролем. Следовательно, столь существенное снижение активности ферментов гемолимфы под влиянием агониста R-209, как и повышение концентрации билирубина, указывает на токсичное воздействие данного вещества на организм дубового шелкопряда которое усиливается при питании листом березы. Согласно нашим данным (табл. 85) агонист R-213 в отличие от агониста R-209 не снизил активность изучаемых ферментов.

Таким образом, на основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

Установлено, что на дубе под воздействием R-209 погибло 66,0% гусениц, а на березе – вещество R-209 вызвало 100%-ную гибель гусениц. Вещество R-213 на дубе вызвало 33,0% гибель гусениц, а на березе – 66,6 % гибель гусениц по сравнению с контролем. Самая низкая интенсивность роста выявлена у гусениц под воздействием R-209. Несколько выше данный показатель в варианте с воздействием R-213. Следовательно, вещества R-209 и R-213 проявляют ярко выраженную инсектицидную активность по отношению к дубовому шелкопряду, которая усугубляется при питании гусениц листом березы бородавчатой.

Уменьшение числа белковых фракций, активности фермента аланинаминотрансферазы и содержания белка и увеличение концентрации билирубина в гемолимфе опытных куколок также указывает на усиление отрицательного воздействия агониста – R-209 на организм шелкопряда при питании листом березы, что согласуется с вышеуказанными данными по смертности, скорости роста и шелкопродукции дубового шелкопряда.

Таким образом, анализ биохимических показателей состояния гемолимфы куколок дубового шелкопряда подтверждает сделанный нами ранее вывод о том, что вещество R-209 обладает более сильным инсектицидным действием, чем R-213, и значительно снижает жизнеспособность дубового шелкопряда, особенно при использовании березы в качестве кормового растения. Следовательно, культуру китайского дубового шелкопряда можно использовать для оценки действия ксенобиотиков на эукариотический организм, а куколки шелкопряда могут являться объектом биологического мониторинга химического загрязнения окружающей среды.

4.4. Влияние экстрактов коры дуба и березы на физиолого-биохимические показатели развития дубового шелкопряда

Для разведения китайского дубового шелкопряда в условиях Беларуси необходимо расширение его кормовой базы, так как дубовые насаждения в республике ограничены, поэтому дубовый шелкопряд разводится на березе повислой и иве корзиночной вместо дуба черешчатого, который является ценной древесной породой и на северо-востоке Беларуси произрастает в ограниченных количествах.

Но жизнеспособность дубового шелкопряда на новых кормовых растениях снижается по сравнению с оптимальным кормовым растением – дубом черешчатым на 15,0–20,0% (Денисова, 2002; Литвенков, 1981). Поэтому необходимы поиски приемов и способов подъема жизнеспособности дубового шелкопряда при кормлении его гусениц листом березы и ивы. Кроме этого, применение метода обеззараживания грены 4%-ным раствором формалина с добавлением 0,1% раствора NaOH в течение 5 минут уничтожает возбудителей болезней, которые могут иметься на ее скорлупе, но понижает процент оживления грены (Синицкий и соавт., 1952). Поэтому мы решили использовать другой метод, разработанный украинскими коллегами, – обработку грены экстрактом коры дуба в течение 20–30 минут, который эффективно обеззараживает грену и повышает жизнеспособность зародышей при выкормке гусениц на дубе черешчатом (Аретинская, Алексеницер, 1997).

Кроме этого, мы решили опробовать свой, еще не применявшийся, способ – обработку грены экстрактом почек березы повислой.

Для ответа на вопрос, как проявит себя этот способ на березе и иве в Беларуси, мы обработали грену дубового шелкопряда, согласно предложенной методике, и проследили значения основных показателей развития и биологической продуктивности. Применение различных биологически активных соединений для подъема жизнеспособности зоокультур является общебиологической практикой (Тамарина, 1990). Применение экстрактов растений при разведении культур насекомых в настоящее время получает все большее значение.

Таблица 86 – Влияние обработки грены водным экстрактом коры дуба черешчатого 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
Береза	Шелконосность коконов, % (самцы)	11,56 ± 0,15	12,95 ± 0,35*	14,74 ± 0,38*	14,81 ± 0,31*	10,63 ± 0,41
	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 $P < 0,05$.

Например, патентуется состав, включающий растительные экстракты для выращивания мух *Lucilia*, *Sarcophaga*, *Calliphora* (Mehlhorn Heinz et al., 2005). При добавлении экстракта растения *Ganoderma lucidum* в питательную среду для личинок дрозофилы отмечено, что отрождение мух происходило быстрее, а численность их потомства была выше, чем на контрольной среде (Yi Hui-lian, Gao Cui-lian, 2000).

Метод обработки грены экстрактом коры дуба 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. 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 (табл. 86).

У экспериментальных гусениц и куколок содержание белка в гемолимфе превосходит данный показатель контроля на березе у гусениц на 41,8%, у куколок – на 36,5%, на иве соответственно у гусениц – на 29,2%, у куколок – на 20,0% (табл. 87). Лист березы содержит больше жиров, растворимых углеводов и свободных аминокислот, чем лист ивы (Денисова, 2006). Очевидно, различие биохимического состава кормовых растений приводит к указанному различию в содержании белка у гусениц и куколок дубового шелкопряда на березе и иве. Итак, полученные данные позволяют предположить, что воздействие экстракта приводит к возрастанию уровня содержания белковых соединений в гемолимфе гусениц и куколок как, на березе, так и на иве по сравнению с контролем. Но на березе гусеницы и куколки накапливают белка на 3,0–4,0% больше, чем на иве.

Это свидетельствует о том, что своеобразие процессов азотистого обмена насекомого зависит от питательности корма, от его биохимического состава. Воздействие же биологически активных веществ экстракта частично компенсирует недостаточную питательность листа ивы, так как приводит к повышению содержания белка в гемолимфе гусениц и куколок по сравнению с контролем. Это согласуется с данными об увеличении выживаемости яиц, гусениц и массы коконов дубового шелкопряда на иве (см. табл. 86). Анализ данных по содержанию триглицеридов в гемолимфе гусениц и куколок на березе и иве под воздействием экстракта коры дуба (табл. 87) показал, что на липидный обмен шелкопряда экстракт подействовал в меньшей степени, чем на белковый.

Таблица 87 – Влияние обработки грены водным экстрактом коры дуба на биохимические показатели гемолимфы дубового шелкопряда при разных кормовых режимах (n =30)

Кормовая линия	Фаза развития	Белок, % сухой массы		Триглицериды (разб. 1:1), моль/л		Глюкоза (разб 1:1), моль/л	
		20* мин	контроль	20* мин	контроль	20* мин	контроль
Березовая	Гусеница V возраста	** 15,6±0,4	11,0±0,2	** 5,67±0,21	5,12±0,29	** 3,82±0,16	2,80±0,17
	Куколка	** 12,7±0,2	9,3±0,1	** 5,89±0,22	5,36±0,15	** 2,76±0,19	1,96±0,16
Ивовая	Гусеница V возраста	** 12,8±0,2	9,9±0,1	4,83±0,37	4,51±0,21	** 3,55±0,26	2,54±0,28
	Куколка	** 7,8±0,1	6,5±0,1	** 5,24±0,14	4,84±0,13	** 2,12±0,13	1,73±0,18

Примечание: *20 мин – оптимальный вариант выдержки грены в водном экстракте коры дуба; контроль – необработанная гrena; ** – достоверность различий $P < 0,05$.

Так, в опыте содержание триглицеридов на березе превосходит этот показатель контроля у гусениц на 10,7%, у куколок – на 11,0%, на иве соответственно у гусениц – на 10,7%, у куколок – на 10,8%. Далее следует отметить, что если количество белка в гемолимфе у куколок уменьшается при превращении гусеницы в куколку, то количество триглицеридов при переходе от гусеницы к куколке сохраняется приблизительно на одном уровне. Иначе снижения содержания триглицеридов в гемолимфе за период окукливания у дубового шелкопряда не произошло.

Согласно данным С.Я. Демяновского и В.А. Зубовой (1956), во время завивки кокона и линьки у дубового шелкопряда на куколку жира расходуется немного (не более 10,0%). Основным энергетическим материалом в этот период являются углеводы, в этом отношении дубовый шелкопряд сходен с тутовым. Но эти данные касаются содержания жира в целом организме, а мы обнаружили, что в гемолимфе дубового шелкопряда при метаморфозе в куколку уровень триглицеридов колеблется в незначительных пределах. Следовательно, содержание триглицеридов в гемолимфе гусениц и получившихся из них куколок – величина постоянная, т.е. практически не меняется в процессе метаморфоза. Утверждение С.Я. Демяновского и В.А. Зубовой (1956) о том, что основным энергетическим материалом при метаморфозе дубового шелкопряда являются углеводы согласуется с нашими данными об изменении количества глюкозы в гемолимфе гусениц и куколок (табл. 87). Содержание глюкозы в гемолимфе опытных куколок на березе уменьшается на 27,8%, а на иве – на 40,4% по

сравнению с гусеницами. У контрольных гусениц и куколок наблюдается та же тенденция, что и у опытных. Следовательно, глюкоза – основной энергетический материал при метаморфозе гусениц в куколки у дубового шелкопряда. Питание разными кормовыми растениями (березой, ивой) не оказывает влияния на уровень содержания глюкозы в гемолимфе как опытных, так и контрольных гусениц и куколок.

Следовательно, различие химизма листа кормовых растений оказывает значительное влияние на содержание в гемолимфе дубового шелкопряда белковых соединений и почти не влияет на уровень содержания в гемолимфе триглицеридов и глюкозы. Воздействие же биологически активных веществ водного экстракта коры дуба проявляется в количественном увеличении содержания триглицеридов и глюкозы в гемолимфе гусениц и куколок как на березе, так и на иве по сравнению с контролем, но не меняет установленных выше положений о характере изменений количества этих соединений в гемолимфе при превращении гусеницы в куколку и в зависимости от кормового растения. Для более полной характеристики воздействия экстракта коры дуба 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 табл. 88.

Таблица 88 – Изменение активности каталазы гусениц V возраста дубового шелкопряда под воздействием экстракта коры дуба 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 табл. 88 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 коры дуба, который, согласно всем вышеприведенным характеристикам жизнеспособности и продук-

тивности 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 (экстракта коры дуба) 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, аспаратаминотрансферазы, аланинаминотрансферазы, панкреатинамилазы, кроме выявления степени воздействия экстракта коры дуба на процессы развития и биологическую продуктивность дубового шелкопряда, имеют самостоятельную научную ценность. Данные об активности вышеуказанных ферментов гемолимфы куколок шелкопряда приведены в таблице 89.

Таблица 89 – Активность некоторых ферментов гемолимфы куколок дубового шелкопряда в зависимости от воздействия экстракта коры дуба и кормового растения (n = 30)

Кормовая линия	Вариант опыта	Активность ферментов			
		γ -глутамил-трансфераза, ед/л	аланинамино-трансфераза, ед/л	аспарат-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 низкооргани-

зованных животных (Горленко, Филиппович, 1979). 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 (Горленко, Филиппович, 1979).

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 (Корниш-Боудэн, 1976). 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 (Горленко, Филиппович, 1979). 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 (табл. 88), обработка грены дубового шелкопряда водным экстрактом коры дуба повышает уровень обмена веществ насекомого как на березе, так и на иве, о чем свидетельствуют и данные об активности γ -глутамилтрансферазы (табл. 89). На березе активность фермента γ -глутамилтрансфе-

разы 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 коры дуба 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 табл. 89, показывают, что активность аланинаминотрансферазы – фермента синтеза глицина и аланина – значительно выше в гемолимфе куколок, полученных из грены, обработанной экстрактом коры дуба, чем в гемолимфе контрольных куколок. Согласно данным М.И. Жуковой и соавт. (1975), чем выше метаболический потенциал организма дубового и тутового шелкопрядов (объема 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) (табл. 86). 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. Аспаратаминотрансфераза – 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 аспаратаминотрансферазы в тканях тутового шелкопряда, тем интенсивнее идут процессы обмена веществ в организме (Санкина и соавт., 1975). Сопоставления биологических показателей дубового шелкопряда (табл. 86) с активностью аспаратаминотрансферазы (табл. 89) 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 аспаратаминотрансферазы резко уменьшается (почти на 30 ед/л) при выра-

щивании 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 коры дуба 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. Вид кормового растения оказывает значительное влияние на содержание в гемолимфе дубового шелкопряда белковых соединений и почти не влияет на уровень содержания в гемолимфе триглицеридов и глюкозы. Воздействие же биологически активных веществ водного экстракта коры дуба проявляется в количественном увеличении содержания белка, триглицеридов и глюкозы в гемолимфе гусениц и куколок как на березе, так и на иве по сравнению с контролем (табл. 90).

Повышение активности каталазы, γ -глутамилтрансферазы, аспартатаминотрансферазы и аланинаминотрансферазы в гемолимфе куколок указывает на повышение уровня обмена веществ в организме дубового шелкопряда под воздействием экстракта коры дуба, 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 шелкопряда экстракта почек березы дало хорошие результаты. Анализ результатов применения обработки грены водным экстрактом почек березы при выращивании гусениц на срезанных ветвях березы (табл. 90), как наиболее перспективного кормового растения дубового шелкопряда 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 табл. 5, 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%. 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.

Таблица 90 – Влияние обработки грены водным экстрактом почек березы повислой на жизнеспособность и продуктивность дубового 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
	Масса шелковой оболочки, г (самки)	0,65±0,01	0,72±0,07	0,91±0,05	0,92±0,06	0,51±0,01
	Масса шелковой оболочки, г (самцы)	0,54±0,02	0,61±0,05	0,79±0,03	0,77±0,08	0,48±0,03
	Шелконосность коконов, % (самки)	11,22±0,25	12,42±0,38	14,54±0,41	14,04±0,37	10,37±0,45
	Шелконосность коконов, % (самцы)	9,23±0,15	10,07±0,25	12,31±0,41	12,39±0,12	7,81±0,10
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
	Масса шелковой оболочки, г (самки)	0,73±0,03	0,79±0,01	0,98±0,01	0,95±0,02	0,73±0,01
	Масса шелковой оболочки, г (самцы)	0,61±0,02	0,66±0,01	0,82±0,03	0,81±0,01	0,56±0,01
	Шелконосность коконов, % (самки)	10,21±0,12	10,74±0,13	12,64±0,10	12,43±0,31	10,36±0,15
	Шелконосность коконов, % (самцы)	11,49±0,15	12,79±0,12	14,36±0,26	14,08±0,16	11,52±0,08

Результаты исследования запатентованы. Патент № 25134. Украина (Денисова и соавт., 2007). Применение данного способа обработки грены при выкармливании гусениц листом ивы (табл. 90) также дало более высокие значения вышеуказанных показателей по сравнению с контролем. Если же сравнить результаты воздействия на продуктивность дубового шелкопряда этих двух способов обработки грены (табл. 86, 90) по варианту экспозиции – 20 мин, то применение экстракта почек березы увеличивает значение всех показателей на иве примерно так же, как и обработка грены корой дуба. На березе применение экстракта почек березы повислой увеличивает шелконосность коконов самок на 1,3%, шелконосность коконов самцов – на 1,68% по сравнению с обработкой грены экстрактом коры дуба.

Таким образом, оба способа обработки грены дубового шелкопряда, опробованные в Беларуси, эффективны, так как приводят к увеличению выживаемости шелкопряда и возрастанию его продуктивности на нетрадиционных кормовых растениях – березе и иве.

4.5. Особенности развития дубового шелкопряда под воздействием экстракта из его куколок

Антерин или лечебный экстракт, полученный из куколок дубового шелкопряда учеными Национального аграрного университета Украины В.А. Трокоз, Т.Б. Аретинской и соавторами (1997), был испытан нами в Беларуси при выкармливании гусениц шелкопряда на березе повислой (*Betula pendula Roth.*), иве корзиночной (*Salix viminalis L.*) и дубе черешчатом (*Quercus robur L.*). Эти кормовые растения являются наиболее перспективными для разведения шелкопряда в условиях Беларуси. На Украине дубового шелкопряда разводят на дубе черешчатом, и там применение антерина дало хорошие результаты. Разведение полезных насекомых в культуре требует применения высокоэффективных способов их выращивания, для преодоления стрессовых воздействий искусственных питательных сред, непривычных кормовых и температурных условий. В условиях Беларуси воспитание дубового шелкопряда на оптимальном кормовом растении – дубе черешчатом дает наилучшие результаты (Радкевич, 1980; Денисова, 2002), но дуб – ценная древесная порода и запасы ее в Беларуси ограничены, тогда как запасы березы и ивы значительны. Это быстро растущие породы деревьев, иву также можно разводить на бросовых землях в виде плантаций. Поэтому применение

биостимулятора для лучшего усвоения листа этих перспективных растений весьма актуально в целях получения ценного биохимического и шелкового сырья – куколок дубового шелкопряда и шелковой оболочки коконов.

Воздействие антерина на показатели продуктивности и жизнеспособности дубового шелкопряда при его выкармливании на разных кормовых растениях в условиях северо-востока Беларуси отражено в табл. 91–94.

Таблица 91 – 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 в Украине при 20% концентрации раствора экстракта на дубе

Из данных табл. 91 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 в 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 в Украине.

Чтобы проверить, что влияет на сдвиг чувствительности гусениц к экстракту, изменение срока воздействия экстракта (не в начале развития гусениц, как в Украине, а в конце), или другое кормовое растение, мы параллельно 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 табл. 92.

Величины показателей биологической продуктивности дубового шелкопряда при питании гусениц листом дуба, обработанным 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 в Украине.

Таблица 92 – 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 в Украине при 20% концентрации раствора экстракта на дубе

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% раствор экстракта на дубе и березе

(табл. 91, 92), 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 в Украине, мы в наших опытах не получили (см. данные колонки «Прототип» в табл. 91, 92). 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 (табл. 93) 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 93 – 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 в 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. А использование листа

березы, обработанного растворами антерина различной концентрации, позволяет 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. По результатам работы получен Патент № 34395 совместно с украинскими коллегами (Денисова и соавт., 2008).

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 (Трокоз и соавт., 2006). В связи с этим был проанализирован спектр свободных аминокислот куколок китайского дубового шелкопряда с учетом кормовой базы гусениц (табл. 94).

Итак, в жидкости куколок китайского дубового шелкопряда должен содержаться оптимальный для синтеза белков эукариотического организма спектр аминокислот. По данным табл. 94, 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±2,601), глицин (17,15±0,907), серин (13,13±1,711), треонин (10,28±0,272), гистидин (10,26±0,367), лизин (8,659±0,586), валин (8,162±0,193), пролин (5,586±0,409), лейцин (4,763±0,133), аспарагиновая кислота (4,700±0,561), изолейцин (4,337±0,145), тирозин (2,530±0,230), цитрулин (2,152±0,141), фенилаланин (1,043±0,070), таурин (1,976±0,112), глутаминовая кислота (0,899±0,081), метионин (0,672±0,083), бета-аланин (0,522±0,029), этаноламин (0,227±0,016), орнитин (0,044±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 глутамин, а также снижено содержание глутаминовой кислоты и фенилаланина. Аминокислотный состав куколок близок к биологически полноценным белкам молока.

Таблица 94 – 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
Альфа-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
Бета-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.

Интересно, что характер кормовой базы может модифицировать аминокислотный состав куколки. Оказалось (табл. 94), 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 бета-аланина по сравнению с куколками, сформированными из гусениц, питавшихся дубовыми листьями.

Таким образом, содержимое куколок дубового шелкопряда имеет спектр свободных аминокислот, близкий к биологически полноценным белкам. Спектр свободных аминокислот содержимого куколок зависит от вида скармливаемого гусеницам растения. Применение водного экстракта из куколок дубового шелкопряда для выкормки его гусениц на новых кормовых растениях – березе и иве в Беларуси показало высокую, стимулирующую развитие шелкопряда, активность комплекса биологически активных веществ экстракта и возможность его использования для повышения жизнеспособности и продуктивности других полезных насекомых.

4.6. Сравнительный анализ воздействия минеральных препаратов на развитие дубового шелкопряда

Выкормку гусениц дубового шелкопряда проводили на биологическом стационаре (д. Щитовка Сенненского района Витебской области) УО «ВГУ им. П.М. Машерова» в летний период 2005–2006 годов. Исследование влияния витаминно-коферментного препарата на основе гриба *Fus sambucinum* и двойного дигидрофосфата микроэлементов кобальта, цинка, марганца проводили на гусеницах дубового шелкопряда, кормовыми растениями которого были дуб, береза, ива. Препараты получены от Украины коллегами из НАУ г. Киева. Проводили обработку корма методом опрыскивания листьев перед скармливанием гусеницам на протяжении 2–5 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 шелкопряда при концентрациях растворов 0,01 и 1,0% соответственно (табл. 95).

Таблица 95 – Жизнеспособность гусениц дубового шелкопряда на березе в зависимости от концентрации водных растворов биопрепаратов, %

Концентрация, %	Дигидрофосфат микроэлементов
0,1	67,4±1,1
0,01	78,7±0,7
0,001	64,4±0,8
Концентрация, %	Витаминно-коферментный препарат
1,0	86,8±0,5
0,1	77,6±1,2
0,01	68,3±1,1
Контроль	63,5±0,5

Поэтому в дальнейших исследованиях мы использовали только эти концентрации: дигидрофосфат микроэлементов – 0,01% и витаминно-коферментный препарат – 1,0%. В связи с этим 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 (табл. 96).

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%; березе – 3,7%; иве – 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 96 – 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±1,9 7	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	$\frac{6500 \pm 130}{105,3}$	$\frac{6620 \pm 151}{103,7}$	$\frac{6400 \pm 92}{103,1}$	$\frac{6934 \pm 13}{4}$ 112,3	$\frac{5890 \pm 128}{107,9}$	$\frac{6735 \pm 119}{108,5}$	$\frac{6172 \pm 106}{100}$	$\frac{6383 \pm 89}{100}$	$\frac{6203 \pm 14}{8}$ 100
Масса кокона самца, мг/% к К	$\frac{5079 \pm 92}{109,3}$	$\frac{5030 \pm 83}{109,3}$	$\frac{4952 \pm 73}{112,5}$	$\frac{5853 \pm 19}{126,0}$	$\frac{5776 \pm 88}{131,2}$	$\frac{5471 \pm 90}{124,3}$	$\frac{4644 \pm 69}{100}$	$\frac{4600 \pm 70}{100}$	$\frac{4401 \pm 56}{100}$
Шелконосность самки, %	9,17±0,16	9,2±0,13	8,2±0,9	9,95±0,1 6	9,21±0,21	9,17±0,16	8,94±0,20	8,0±0,13	7,5±0,1
Шелконосность самца, %	10,86±6,1 8	10,85±0,2 0	9,28±0,1 7	11,3±0,2	10,99±0,2 2	10,71±0,2 3	10,15±0,2 7	9,65±0,2 3	8,79±0,2 1
Количество отложенных яиц, шт.	$\frac{276 \pm 10}{113,1}$	$\frac{270 \pm 11}{110,2}$	$\frac{257 \pm 14}{127,2}$	$\frac{298 \pm 15}{122,1}$	$\frac{280 \pm 12}{114,2}$	$\frac{250 \pm 21}{123,7}$	$\frac{244 \pm 12}{100}$	$\frac{245 \pm 10}{100}$	$\frac{202 \pm 8}{100}$

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 выкормки.

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 (табл. 97).

Таблица 97 – 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 табл. 97, 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 (табл. 98).

Таблица 98 – Эффективность использования пищи на прирост зоомассы гусениц дубового шелкопряда под влиянием био-препаратов

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

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.

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 (1984), И.И. Чикало (1951) 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 защи-

ты от стресса (Ahmad S. et al., 1987; Aucoin R.R. et al., 1991). Активность каталазы характеризует уровень обмена веществ (Вавилов, 1988), газообмена (Берим, Секун, 1970), продуктивности и приспособленности к корму (Мороз, Кубайчук, 1992). Н.С. Мороз и В.П. Кубайчук (1992) установили, что чем выше ее активность у гусениц дубового шелкопряда в V возрасте, тем лучше их приспособляемость к корму, выше выживаемость и продуктивность.

У дубового шелкопряда в процессе развития гусениц наблюдалась четкая закономерность изменения активности тканевой каталазы, присущая 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 (рис. 31).

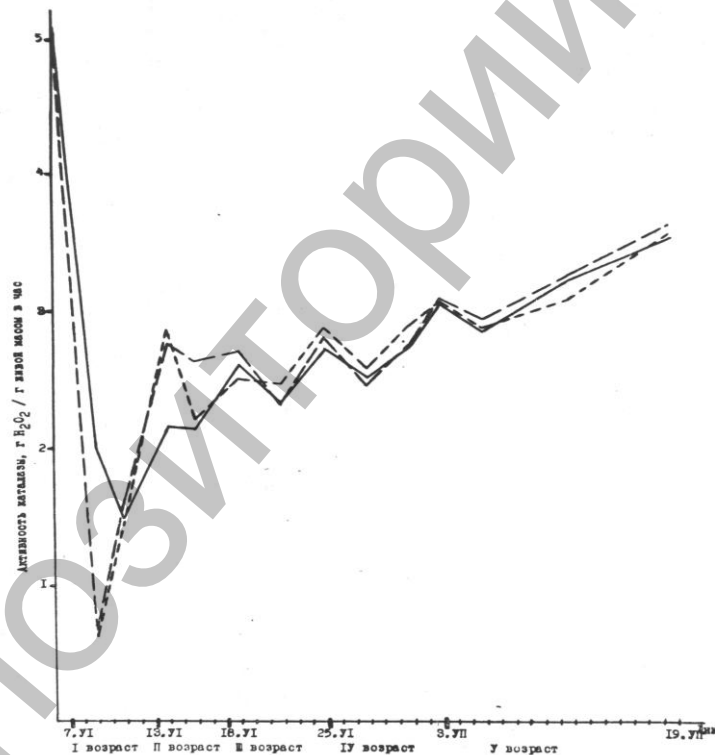


Рисунок 31 – Динамика активности тканевой каталазы у гусениц дубового шелкопряда при обработке корма биологически активными препаратами:

— — контроль; --- — лист, обработанный витаминно-коферментным препаратом; -.-.- — лист, обработанный дигидрофосфатом микроэлементов.

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 не-

сколькo сильнее, чем у питавшихся необработанным кормом (рис. 31). 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 испытуемыми 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 (рис. 31). В течение II возраста этот показатель 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.

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 табл. 99.

Следовательно, согласно полученным данным об активности аспаратаминотрансферазы, витаминно-коферментный препарат оказывает более сильное стимулирующее влияние на организм дубового шелкопряда, чем дигидрофосфат микроэлементов. Для повышения жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда на самом перспективном кормовом растении в Беларуси – березе повислой мы применили новый способ выращивания дубового шелкопряда, который включает обработку корма для гусениц 2–5 возрастов 0,1, 0,01, 0,001% водными растворами сложного дигидрофосфата магния, марганца, кобальта. Корм для

насекомых контрольного варианта в этот же период обрабатывали водой. Данные о жизнеспособности дубового шелкопряда под воздействием сложного дигидрофосфата магния, марганца, кобальта приведены в табл. 100.

Таблица 99 – Активность аспартатаминотрансферазы 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

Таблица 100 – Жизнеспособность гусениц дубового шелкопряда в зависимости от концентрации водных растворов сложного дигидрофосфата магния, марганца, кобальта

Концентрация, %	Сложный дигидрофосфат магния, марганца, кобальта
0,1	72,1±1,0
0,01	97,3±0,9
0,001	82,4±1,0
контроль	64,7±0,7

Проведенные исследования свидетельствуют, что обработка корма гусениц 2–5 возрастов 0,01% водным раствором испытываемого препарата (табл. 101) повышает массу гусениц на 8,6%, массу коконов и куколок на 5,7 и 4,8% соответственно. Показатель массы шелковой оболочки на 22,0% больше, чем в контроле. Шелконосность коконов увеличилась на 1,59% по сравнению с контролем. Увеличение концентрации препарата до 0,1% не привело к позитивному эффекту: показатели жизнедеятельности шелкопряда были близки к контролю.

Если же сравнить показатели продуктивности дубового шелкопряда при обработке корма сложным дигидрофосфатом микроэлементов с показателями его продуктивности после обработки корма витаминно-коферментным препаратом, то масса кокона на березе в первом случае равна в среднем 5,7 г, а во втором случае 6,03 г, шелконосность – 10,1 и 11,94% соответственно.

Таблица 101 – Показатели продуктивности дубового шелкопряда на березе после обработки корма сложным дигидрофосфатом магния, марганца, кобальта

Концентрация, %	Масса гусениц в конце развития, г	Масса кокона, г	Масса куколки, г	Масса шелковой оболочки, г	Шелконость, %
0,1	$\frac{13,13}{95,9}$	$\frac{5,31}{93,1}$	$\frac{4,74}{92,7}$	$\frac{0,57}{96,6}$	10,73
0,01	$\frac{14,87}{108,6}$	$\frac{6,03}{105,7}$	$\frac{5,36}{104,8}$	$\frac{0,72}{122,0}$	11,94
0,001	$\frac{14,02}{102,4}$	$\frac{6,0}{105,7}$	$\frac{5,2}{101,7}$	$\frac{0,675}{114,4}$	11,26
контроль	$\frac{13,69}{100}$	$\frac{5,70}{100}$	$\frac{5,11}{100}$	$\frac{0,59}{100}$	10,35

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

Следовательно, применение сложного дигидрофосфата микроэлементов дает больший, стимулирующий продуктивность дубового шелкопряда, эффект, чем применение витаминно-коферментного препарата и двойного суперфосфата микроэлементов.

За разработку способа повышения жизнеспособности и продуктивности путем применения препарата сложного дигидрофосфата магния, марганца и кобальта при поддержке БРФФИ получен патент совместно с украинскими коллегами № 33812 (Аретинська, Денісова, Антрапцева, Трокоз, Пономарьова, Седловська, 2008).

Итак, установлено положительное влияние витаминно-коферментного препарата и дигидрофосфата микроэлементов на развитие и продуктивность дубового шелкопряда на разных кормовых растениях. Применение биостимуляторов обеспечило значительное увеличение выживаемости гусениц, массы и шелконости коконов, плодовитости имаго.

Сравнительный анализ показателей жизнеспособности и продуктивности шелкопряда, активности ферментов его гусениц и эффективности использования обработанного препаратами корма на прирост биомассы гусениц показал, что витаминно-коферментный препарат является более сильным биостимулятором, чем дигидрофосфат микроэлементов.

Применение сложного дигидрофосфата магния, марганца, кобальта в большей степени стимулирует продуктивность дубового шелкопряда, чем витаминно-коферментный препарат и двойной дигидрофосфат кобальта, цинка и марганца.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Специфика биохимического состава листа кормовых растений насекомых-фитофагов 24–48-часовой выдержки срезанных ветвей характеризуется более высоким уровнем содержания растворимых углеводов и свободных аминокислот, более высокими показателями углеводно-белкового, калий-фосфорного и калий-кальциевого соотношений, а также достаточно высоким содержанием макро- и микроэлементов, витаминов по сравнению с другими вариантами выдержки. Выкормка гусениц китайского дубового и непарного шелкопряда, а также лунки серебристой листом 24–48-часовой выдержки приводит к сдвигу белкового, углеводного и липидного обменов в сторону интенсификации, что влечет за собой увеличение массы гусениц, куколок, яиц, дает более высокий уровень накопления резервных веществ и ведет к повышению жизнеспособности и плодовитости, то есть к возрастанию численности насекомых-фитофагов при питании листом вышеуказанного химического состава.

Специфика биохимического состава листа кормовых растений насекомых-фитофагов 72-часовой выдержки срезанных ветвей характеризуется снижением уровня содержания воды, растворимых углеводов, свободных аминокислот, витаминов, микро- и макроэлементов и повышением содержания фенолов и танинов. Питание гусениц листогрызущих чешуекрылых листом 72-часовой выдержки сопровождается сдвигом кислотно-основного равновесия кишечной среды и гемолимфы в сторону образования избытка кислот. Изменение реакции кишечной среды и гемолимфы в кислую сторону снижает активность ферментов, что затрудняет процессы пищеварения и тканевого дыхания, и обуславливает замедление темпов роста, снижение жизнеспособности гусениц, плодовитости бабочек. Следовательно, крайняя степень физиологического ослабления растений, экспериментально установленная при 3-суточной выдержке срезанных ветвей, неблагоприятна для роста и развития насекомых-фитофагов и приводит к самопроизвольному затуханию вспышек массового размножения вредителей леса путем увеличения смертности и снижения плодовитости насекомых, что характерно для третичных очагов массового размножения вредителей леса.

Сходство показателей физиологического состояния дуба черешчатого из первичного очага массового размножения совки-лишайницы, зеленой листовертки и зимней пяденицы с показателями физиологического состояния его срезанных ветвей при

24–48-часовой выдержке указывает на то, что выкормка гусениц листогрызущих насекомых на срезанных ветвях различных сроков хранения может служить моделью как для выявления биохимических изменений, происходящих при физиологическом ослаблении растений, так и для изучения влияния данных изменений на ход процессов роста и развития насекомых-фитофагов. Ключевыми биологическими показателями, тестируемыми физиологическое состояние насекомых-фитофагов и их кормовых растений, следует считать половой индекс, удельную скорость роста, фактическую плодовитость, концентрацию белков и углеводов в гемолимфе, кислотность гемолимфы и экскрементов гусениц.

На примере изучения механизмов возникновения вспышек массового размножения зеленой дубовой листовёртки, совки-лишайницы и зимней пяденицы на северо-востоке Беларуси можно выявить следующие закономерности: во-первых, определенная последовательность климатических факторов в виде различных засух вызывает состояние водного стресса у растений. В результате возникает особое физиологическое состояние растений – «очаговое состояние», существенным моментом которого является повышение концентрации растворимых углеводов свободных аминокислот, что делает трофические свойства растений в очаге особо привлекательными для фитофагов; во-вторых, дефолиация растений в очаге оказывает влияние на процессы транспирации, которые возрастают пропорционально степени объедания листвы насекомыми, и состояние водного стресса растений усиливается под воздействием дефолиации; в-третьих, при увеличении степени дефолиации количество воды и растворимых углеводов в листьях несколько уменьшается, что частично блокирует усвоение азотистых соединений гусеницами и, следовательно, отрицательно сказывается на процессах роста и размножения вредителей и способствует снижению их численности. Таким образом, осуществление очагового состояния кормовых растений чешуекрылых древесных пород корректируется обратными связями в системе фитофаг–кормовое растение, обусловленными процессами жизнедеятельности насекомых.

Анализ энергетических балансов чешуекрылых в очагах их массового размножения показал, что «очаговое состояние» кормовых растений насекомых-фитофагов резко увеличивает поток энергии, проходящей через организм, благодаря лучшему усвоению энергии пищи и трансформации усвоенной энергии с повышенными коэффициентами эффективности. Сходный подъем эффективности усвоения и использования энергии пищи на прирост

массы тела, на дыхание, линьку и локомоцию наблюдается при выкармливании гусениц насекомых-фитофагов листом растений 24-часовой выдержки, что подтверждает наш вывод об аналогичности степени физиологического ослабления, характерного для кормовых растений «очагового состояния» и растений при суточной выдержке их срезанных ветвей, как бы моделирующих «очаговое состояние» растений в экспериментальных условиях.

Полученные результаты по сравнению энергопотоков олиго- и политрофных чешуекрылых свидетельствуют о существенно разных биоценологических последствиях питания чешуекрылых с разной шириной трофических связей. Популяция полифага – зимней пяденицы в единицу времени переводит в детритную цепь почти в 2 раза больше энергии (экскременты + опад), чем равная по биомассе популяция олигофага – совки-лишайницы. Это означает, что популяции специализированных чешуекрылых относительно большую часть отторгнутой энергии продуцентов направляют по пастбищной цепи питания, в то время как чешуекрылые – полифаги увеличивают скорость поступления энергии в детритную цепь и высвобождение ее с дыханием.

Установлено, что регуляция численности олиго- и политрофных чешуекрылых эффективна при обработке их кормовых растений препаратом имидаклоприда «Биуник-200 СЛ» и агонистами экидистероидов R-209, R-211, R-213, так как наблюдается высокая смертность гусениц, значительное уменьшение потока энергии пищи, поступающей в организм, за счет ухудшения ее переваривания, снижение затрат энергии на пластический обмен и увеличение энергозатрат на обмен веществ. Биологическая активность агонистов экидистероидов зависит от трофической специализации насекомых фитофагов. Полифаг – непарный шелкопряд под воздействием агонистов сохраняет жизнеспособность, а у олигофага – дубового шелкопряда около 30% особей гибнет. У полифага – непарного шелкопряда кормовое растение не оказывает коррелирующего влияния на реакцию организма при воздействии агонистов. У олигофага – дубового шелкопряда питание листом дуба ослабляет отрицательное воздействие агонистов на рост и развитие дубового шелкопряда, а питание листом березы его усиливает. Таким образом, полифаг – непарный шелкопряд оказывается более устойчивым к воздействию агонистов экидистероидов независимо от кормового растения в отличие от олигофага – дубового шелкопряда. Анализ биологических и биохимических показателей развития дубового шелкопряда под воздействием агонистов экидистероидов показал, что агонист R-209 обладает более сильным инсектицидным действием, чем агони-

сты R-211 и R-213 и, следовательно, культуру китайского дубового шелкопряда можно использовать для оценки действия ксенобиотиков на эукариотический организм, а куколки шелкопряда могут являться объектом биологического мониторинга химического загрязнения окружающей среды.

Применение таких биопрепаратов естественного происхождения, как экстракты коры дуба и почек березы, экстракт из куколки дубового шелкопряда и минеральных препаратов синтетического происхождения (двойной дигидрофосфат кобальта, цинка, марганца, сложный дигидрофосфат магния, марганца, кобальта) для подъема жизнеспособности и продуктивности культуры дубового шелкопряда на нетрадиционных растениях – березе и иве показало их высокую эффективность. Она выражается в возрастании жизнеспособности гусениц в среднем на – 15–20%, массы коконов в среднем – на 5–6%, массы шелковой оболочки – на 18–20%. За разработку способов повышения жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда получены патенты: «Способ выращивания дубового шелкопряда», патент № 1941 РБ «Способ стимулирования продуктивности дубового шелкопряда», патент № 25133 «Спосіб вирощування дубового шовкопряда», патент № 24791 «Спосіб вирощування дубового шовкопряда», патент № 25134 «Спосіб обробки грени шовкопряда», патент № 34395 «Спосіб вигодування дубового шовкопряда», патент № 33812 «Спосіб вигодування дубового шовкопряда».

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеева, Т.А. Энергетический обмен у насекомых: прямокрылые, стрекозы, жуки / Т.А. Алексеева, А.И. Зотин // Известия РАН, серия биологическая. – 1995. – № 3. – С. 316–326.
2. Андреева, Е.М. Анализ трофических показателей гусениц двух географических популяций непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) / Е.М. Андреева // Экология. – 2002. – № 5. – С. 362–369.
3. Андрианова, Н.С. Влияние качества корма на рост гусениц дубового шелкопряда // Культура дубового шелкопряда в СССР / Н.С. Андрианова. – М.: Огизсельхозгиз, 1948. – С. 64–90.
4. Андрианова, Н.С. Экология насекомых / Н.С. Андрианова. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 153 с.
5. Амирханова, С.Н. Химизм растений и выживаемость непарного шелкопряда / С.Н. Амирханова // Научная конференция по вопросам массовых размножений вредителей леса. – Уфа, 1962. – С. 3–7.
6. Апостолов, Л.Г. Эколого-биохимические особенности взаимодействия дуба черешчатого и зеленой дубовой листовертки в дубравах юго-востока Украины / Л.Г. Апостолов, А.В. Ивашов // Защита леса. – Л., 1977. – Вып. 2. – С. 50–54.
7. Аракелян, А.О. Обзор вредителей плодовых культур Дебедашенского массива Армянской ССР / А.О. Аракелян // Труды Армянского научно-исследовательского института виноградарства, виноделия и плодоводства. – Ереван: Мин. Производства и заготовок с/х продуктов Армянской ССР, 1964. – Вып. 6–7. – С. 428–455.
8. Аретинська, Т.Б. Спосіб обробки грени шовкопряда / Т.Б. Аретинська, М.Л. Алексеницер. А. с. СССР. Кл. А01К67/04, № 1780674, заявл. 08.08.94, № 94086564, опубл. 28.02.97. Бюл. 1.
9. Аретинская, Т.Б. Препараты для обработки корма дубового шелкопряда / Т.Б. Аретинская [и др.] // Укр. с.-х. академия № 469457/15. – Бюлл. Открытия и изобретения. – № 28. – 1991.
10. Аретинська Т.Б., Денісова С.І., Антрапцева Н.М., Трокоз В.О., Пономарьова І.Г., Седловська С.М. Спосіб вигодування дубового шовкопряда. – Патент № 33812, (51) МПК, А01К67/04 (2008.01). Бюл. № 13 от 10.07.2008.
11. Арсеньев, А.Б. Питательное достоинство и химический состав корма гусениц тутового и дубового шелкопрядов /

- А.Б. Арсеньев. // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та, 1945. – Т. 34, вып. 5. – С. 3–65.
12. Арсеньев, А.Б. Об участии кальция в образовании шелка / А.Б. Арсеньев // Новое в биологии шелкопрядов. – М.: Сельхозгиз, 1959. – С. 133–141.
 13. Арсеньев, А.Б. Значение минеральных компонентов корма в повышении жизнеспособности гусениц дубового и тутового шелкопрядов / А.Б. Арсеньев, Н.В. Бромлей // Дубовый шелкопряд. – М.: Сельхозгиз, 1951. – С. 263–277.
 14. Арсеньев, А.Б. Значение отдельных компонентов корма для продуктивности и жизнеспособности тутового и дубового шелкопрядов / А.Б. Арсеньев, Н.В. Бромлей // Тр. Моск. вет. академии. – 1957. – Т. 21. – С. 168–186.
 15. Арчаков, А.И. Микросомальное окисление / А.И. Арчаков. – М.: Наука, 1975. – 327 с.
 16. Ахрем, А.А. Экдистероиды: химия и биологическая активность / А.А. Ахрем, Н.В. Ковганко. – Мн.: Наука и техника, 1989. – 327 с.
 17. Баби́цкі, С. Прыгоднасць для выкармкі вусеняў дубовага шаўкапрада лісцяў старых дрэў і бярозы / С. Баби́цкі // Вучо́ныя запіскі Віцебскага педагагічнага інстытута. – 1954. – Вып. 4. – С. 47–54.
 18. Бадалян, Дж.В., Вардикян, С.А. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) – вредители шиповника Армянской ССР / Дж.В. Бадалян, С.А. Вардикян / 9-й съезд ВЭО. Тезисы докладов (Киев, октябрь, 1984) (ред. Васильев В.П.). – Ч. 1. – Киев, АН Укр.ССР, 1984. – С. 39.
 19. Баранчиков, Ю.Н. Эффект предпочтения корма у насекомых-фитофагов: энергетический подход / Ю.Н. Баранчиков // Роль дендрофильных насекомых в таежных экосистемах: тез. докл. Всес. конф., Дивногорск, 1980. – Красноярск, 1980. – С. 8–9.
 20. Баранчиков, Ю.Н. О механизме преадаптации гусениц дендрофильных чешуекрылых к расширению спектра кормовых растений / Ю.Н. Баранчиков // Биологические аспекты изучения и рационального использования животного и растительного мира: тез. докл. конф. молодых ученых-биологов. – Рига, 1981. – С. 319–321.
 21. Баранчиков, Ю.Н. Сравнительное изучение питания и роста чешуекрылых – консументов березы с разным уровнем трофической специализации / Ю.Н. Баранчиков // Журн. эволюц. физиолог. биохим. – 1986. – № 6. – С. 584–586.
 22. Баранчиков, Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых / Ю.Н. Баранчиков. – Красноярск, 1987. – 170 с.

23. Баранчиков, Ю.Н. Регулирование кормового ресурса ... почковой галлицы *Dasyneura rozkovi* Mam / Nick. (Diptera, Cecidomyiidae) на лиственнице сибирской *Larix sibirica* Ledeb /
Ю.Н. Баранчиков, О.А. Конанкова // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий: матер. Всерос. конф., Курган, 14–16 апреля. – Курган, 1998. – С. 53–54.
24. Барбье, М. Введение в химическую экологию / М. Барбье. – М.: Мир, 1978. – 229 с.
25. Басов, В.М. Консорционные связи васильков (*Asteraceae*, *Centaurea*) и их специализированных фитофагов мух-пестрокрылок (Diptera; *Tephritidae*) в Волжско-Камском крае / В.М. Басов, Л.В. Басова // Вестник Удмуртского университета. – 2000. – № 5. – С. 86–95.
26. Батиашвили, И.Д. Вредители континентальных и субтропических плодовых культур / И.Д. Батиашвили. – Тбилиси: Ганатлеба, 1965. – 336 с.
27. Бахвалов, С.А. Вспышки массового размножения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, *Lymantriidae*) на Урале и в Западной Сибири: история и современная ситуация / С.А. Бахвалов, И.Б. Кнорр, И.Н. Сыромятникова // Пробл. энтомол. в России. – 1998. – № 1. – С. 31.
28. Бахвалов, С.А. Динамика численности шелкопряда-монашенки *Lymantria monache* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (*Lymantriidae*, *Lepidoptera*): Роль кормового растения и вирусной инфекции / С.А. Бахвалов, А.В. Ильиных, В.Н. Жмерикин, В.В. Мартемьянов // Евроазиатский энтомол. журнал. – 2002. – № 1(1). – С. 101–108.
29. Бахвалов, С.А. Роль трофического фактора в динамике численности насекомых: анализ проблемы / С.А. Бахвалов, В.Н. Бахвалова, В.В. Мартемьянов // Успехи совр. биол. – 2006. – Т. 126, № 1. – С. 49–60.
30. Белосельская, З.Г. Вредоносность зимней пяденицы в плодовых и парковых насаждениях Ленинградской области / З.Г. Белосельская // Защита растений от вредителей и болезней (ред. Г.Я. Бей-Биенко). – Л.: Записки ЛСХИ, 1965. – Т. 95. – С. 74–83.
31. Беляев, Е.А. Семейство пяденицы – *Geometridae* / Е.А. Беляев / Бабочки – вредители сельского хозяйства Дальнего Востока: определитель / ред.: В.А. Кирпичникова, П.А. Лер. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – С. 130–149.
32. Беляев, Е.А. Бабочки – вредители сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Определитель / Е.А. Беляев [и др.];

- под общ. ред. Е.А. Беляева. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – 288 с.
33. Бенкевич, В.И. Массовые появления непарного шелкопряда в Европейской части СССР / В.И. Бенкевич. – М.: Наука, 1984. – 143 с.
 34. Берим, Н.Г., Секун, Н.П. 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. Записки Ленинградского СХИ. – Ленинград–Пушкин, 1970. – Т. 127. – С. 27–36.
 35. Бессчетнов, И.И. Влияние различных концентраций железа на онтогенез *Drosophila melanogaster* / И.И. Бессчетнов, Е.Ф. Шелухина. – Ростов н/Д: Ростовский ун-т, 1993. – 15 с.
 36. Богачева, И.А. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах / И.А. Богачева // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974.
 37. Богачева, И.А. Пилильщики (Hymenoptera, Tenthredinoidea) и их роль в биогеоценозах Приобского Севера / И.А. Богачева // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. – С. 85–103.
 38. Богачева, И.А. Энергетические потребности некоторых чешуекрылых Приобского Севера / И.А. Богачева // Экологическая оценка энергетического баланса животных. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. – С. 7–18.
 39. Богачева, И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики / И.А. Богачева. – Свердловск, 1990. – 136 с.
 40. Болотникова, В.В., Сильванович, С.И. О вредоносности пядениц в садах Белоруссии / В.В. Болотникова, С.И. Сильванович; ред. В.П. Васильев // 9-й съезд ВЭО: тезисы докладов, г. Киев, октябрь, 1984 г. – Киев, АН Укр.ССР, 1984. – Ч. 1. – С. 63.
 41. Ботенков, В.П. Шелкопрядники и лесовоспроизводство / В.П. Ботенков [и др.]; под общ. ред. В.П. Ботенкова // Лесохозинф. – 2002. – № 6. – С. 5–11.
 42. Бызова, Ю.Б. Траты на обмен и продолжительность жизни при разной температуре имаго *Tenebrio molitor* L. (Tenebrionidae, Coleoptera) / Ю.Б. Бызова // Докл. АН СССР. – 1978. – Т. 239, № 4. – С. 1002–1004.
 43. 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.
44. Вадковская, И.К. Химические элементы и жизнь в биосфере / И.К. Вадковская, К.И. Лукашев. – Мн.: Вышэйшая школа, 1981. – 175 с.
 45. Вальтер, Г. Общая геоботаника / Г. Вальтер. – М.: Мир, 1982. – 261 с.
 46. Васильев, В.П. Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений: в 3 т. / В.П. Васильев. – Киев: Урожай, 1988. – Т. 2. – 575 с.
 47. Васильев, В.П. Вредители плодовых культур / В.П. Васильев, И.З. Лившиц. – М.: Колос, 1984. – 399 с.
 48. Васильева, Н.В. Исследование обмена белков у дубового шелкопряда с помощью меченого метионина / Н.В. Васильева // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. – 1958. – Т. 140 (Д), 63. – С. 63–146.
 49. 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.
 50. Васильева, Т.Г. Физиология ослабления и отмирания лиственницы в очагах пяденицы Якобсона / Т.Г. Васильева, А.С. Плешанов // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. – Иркутск, 1975. – С. 179–214.
 51. Викторов, Г.А. Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых / Г.А. Викторов // Зоол. ж. – 1971. – Т. 50, вып. 3. – С. 361–372.
 52. Вилкова, Н.А. Иммуитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов: чтения памяти Н.А. Холодковского / Н.А. Вилкова. – Л.: Наука, 1979. – С. 68–103.
 53. Винберг, Г.Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем / Г.Г. Винберг // Зоол. ж. – 1962. – Т. 41, № 11. – С. 1618–1630.
 54. Винберг, Г.Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных / Г.Г. Винберг // Журнал общей биологии. – 1976. – Т. 37, вып. 1. – С. 56–69.
 55. Винберг, Г.Г. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии / Г.Г. Винберг // Журнал общей биологии. – 2000. – Т. 61, № 5. – С. 549–560.

56. Воронков, М.Г. Стимулятор по повышению продуктивности тутового шелкопряда / М.Г. Воронков [и др.]; под общ. ред. М.Г. Воронкова // Укр. с.-х. академия: биологические открытия и изобретения. – 1990. – № 31. – С. 32.
57. Воронцов, А.И. Некоторые вопросы динамики численности лесных насекомых / А.И. Воронцов // Вопросы защиты леса. – М.: МЛТИ, 1974. – Вып. 65. – С. 7–18.
58. Воронцов, А.И. Некоторые итоги изучения непарного шелкопряда // Насекомые-вредители лесов Башкирии / А.И. Воронцов. – Уфа: БФАИСССР, 1977. – С. 5–21.
59. Воронцов, А.И. Патология леса / А.И. Воронцов. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 270 с.
60. Вшивкова, Т.А. Индивидуальный энергетический баланс непарного шелкопряда в экспериментальных условиях / Т.А. Вшивкова // Роль дендрофильных насекомых в таежных экосистемах: тезисы докладов Всесоюзной конференции. – Дивногорск, 1980; Красноярск, 1980. – С. 128.
61. Вшивкова, Т.А. Энергетика питания непарного шелкопряда на древесных породах в Сибири / Т.А. Вшивкова // Фауна и экология членистоногих Сибири: материалы 5-го совещания энтомологов Сибири, г. Новосибирск, 1979. – Новосибирск, 1981. – С. 139–140.
62. Вшивкова, Т.А. Динамика физиологических показателей в онтогенезе непарного шелкопряда / Т.А. Вшивкова // Всес. конф. по экол. физиол. животных. 2. Адаптации на разных уровнях биологической интеграции. – Сыктывкар, 1982. – С. 11.
63. Вшивкова, Т.А. Трофическая обусловленность роста гусениц непарного шелкопряда: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Т.А. Вшивкова. – Красноярск, 1984. – 24 с.
64. Вшивкова, Т.А. Экологическая эффективность непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) при питании хвоей лиственницы / Т.А. Вшивкова // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий: матер. Всерос. конф., г. Курган, 14–16 апр., 1998. – Курган, 1998. – С. 89–91.
65. Вшивкова, Т.А. Расходование энергии корма непарным шелкопрядом *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) на разных этапах онтогенеза / Т.А. Вшивкова // Известия РАН, сер. биол. – 2003. – № 5. – С. 575–581.
66. Гавриленко, Б.Д. Большой практикум по физиологии растений / Б.Д. Гавриленко, Л.Е. Залыгина, Л.М. Ханлобина. – М.: Высшая школа, 1975. – 372 с.

67. Галкин, Г.И. Сибирский шелкопряд в Эвенкии / Г.И. Галкин // Защита и карантин растений. – 1996. – № 12. – С. 19–20.
68. Галушко, А.М. Химический состав листьев бука, используемого в качестве корма дубового шелкопряда в условиях Карпат: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.М. Галушко. – Киев, 1965. – 14 с.
69. Гальцова, Р.Д. Окислительно-восстановительная реакция в гемолимфе дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* G.-M. / Р.Д. Гальцова // Учен. зап. МГПИ им. Ленина. – 1945. – Т. 34, вып. 5. – С. 35–93.
70. Генсицкий, И.П. Олигомеризация буферных систем организма личинок некоторых чешуекрылых / И.П. Генсицкий // Значение процессов метаболизма некоторых чешуекрылых. – Киев, 1977. – С. 20–25.
71. Гиляров, М.С. Гормональная регуляция развития насекомых / М.С. Гиляров, В.И. Тобиас, В.Н. Буров. – Л.: Наука, 1983. – 182 с.
72. Гирс, Г.И. Физиология ослабленного дерева / Г.И. Гирс. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1982. – С. 253.
73. Гниненко, Ю.И. Биология березового шелкопряда в условиях Южного Зауралья / Ю.И. Гниненко // Вестник зоол. – 1983. – Вып. 2. – С. 75–76.
74. Голубева, Е.Г. Энергетика развития комнатной мухи *Musca domestica* L. / Е.Г. Голубева // Докл. АН СССР. – 1982. – Т. 267, № 4. – С. 1006–1011.
75. 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.
76. Горяченкова, Е.В. Изменение биохимических свойств дубового листа в процессе вегетации / Е.В. Горяченкова, Е.Х. Золотарев // Доклады ВАСХНИЛ. – 1939. – Вып. 17. – С. 20–25.
77. Гринкевич, Н.И. Химический анализ лекарственных растений / Н.И. Гринкевич, Л.Н. Сафронич. – М.: Высшая школа, 1983. – 175 с.
78. Гримальский, В.И. До питання про стійкість соснових насаджень проти соснового шовкопряда / В.И. Гримальский // Проблеми ентомології на Україні. – Київ, 1959. – С. 236.
79. Гримальский, В.И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоелистогрызущих вредителей / В.И. Гримальский. – М., 1971.
80. Гримальский, В.И. Устойчивость древесных насаждений к хвое-листогрызущим вредителям в связи с трофической теорией динамики численности насекомых / В.И. Гримальский // Зоол. ж. – 1974. – Т. 53, вып. 2. – С. 189–198.

81. Гримальский, В.И. Резистентность лесных пород к хвое- и листогрызущим насекомым / В.И. Гримальский, Г.И. Васечко // Лесное хозяйство. – 1999. – № 2. – С. 49–50.
82. Гродницкий, Д.Л. Деградация древостоев в таежных экосистемах / Д.Л. Гродницкий [и др.]; под общ. ред. Д.Л. Гродницкого // Сиб. экол. ж. – 2002. – Т. 9, № 1. – С. 3–12.
83. Гудвин, Т. Введение в биохимию растений: в 2 т. / Т. Гудвин, Э. Мерсер; под ред. В.Л. Кретовича. – М.: Мир, 1986. – 731 с.
84. Гуман, Н.Г. Комплексные биоценологические исследования в лесах Подмосковья / Н.Г. Гуман, И.И. Хотимский. – М.: Наука, 1982. – 242 с.
85. Гущина, В.Н., Трапезникова, С.Г. Свободные аминокислоты и их передвижение в регенерирующих корнях черенков фасоли в связи с действием ионизирующей радиации / В.Н. Гущина, С.Г. Трапезникова // Биохимия и биофизика транспорта веществ у растений: межвуз. сб. – Горький: Изд-во ГГУ, 1981. – С. 118–122.
86. Давыдов, А. Зимняя пяденица / А. Давыдов. – Петербург: Гос. изд-во, 1920. – 4 с.
87. Денисова, С.И. Некоторые аспекты адаптации китайского дубового шелкопряда к питанию березой бородавчатой / С.И. Денисова // Общая биология. – 1984. – № 1. – С. 115–123.
88. Денисова, С.И. Взаимосвязь процессов метаболизма с ростом и размножением китайского дубового шелкопряда на разных кормовых растениях / С.И. Денисова // Динамика зооценозов. Проблемы охраны и рационального использования животного мира Белоруссии: тез. докл. VI зоол. конф. – Витебск, 1989. – С. 79.
89. Денисова, С.И. Энергетические балансы китайского дубового шелкопряда на дубе и березе // Общая биология. – 1990. – № 2. – С. 208–216.
90. Денисова, С.И. Морфологические параметры дубового и непарного шелкопрядов в популяциях Витебской области: тез. докл. Всесоюзного научно-методического совещания зоологов педвузов / С.И. Денисова. – Махачкала, 1990.
91. Денисова, С.И. Калий-кальциевый баланс кормовых растений китайского дубового шелкопряда / С.И. Денисова // Матер. Межд. научно-практич. конф. «Актуальные вопросы обмена веществ». – Вильнюс, 1994. – С. 71–72.
92. Денисова, С.И. Адаптивная реакция некоторых видов павлиноглазок на смену кормового растения / С.И. Денисова // тез. докл. Междунар. научн.-практ. конф. «Экология и охрана окружающей среды». – Владимир, 1996. – С. 75.

93. Денисова, С.И. Энергетические потребности непарного шелкопряда в зависимости от вида и физиологического состояния кормовых растений / С.И. Денисова // Тез. докл. 1 Международного совещания «Проблемы энтомологии Европейской части России и сопредельных территорий». – Самара, 1998. – С. 97.
94. Денисова, С.И. Теоретические основы разведения китайского дубового шелкопряда в Беларуси. Монография / С.И. Денисова. – Мн.: УП «Технопринт», 2002. – 233 с.
95. Денисова, С.И. Зависимость развития китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) от химизма ослабленных растений / С.И. Денисова // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2005. – № 4. – С. 104–110.
96. Денисова, С.И. Трофическая специализация дендрофильных чешуекрылых: монография / С.И. Денисова. – Витебск: Изд-во УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2006. – 217 с.
97. Денисова, С.И. Изменение процессов белкового и углеводного обмена китайского дубового шелкопряда при смене кормового растения / С.И. Денисова, Г.С. Михневич // Известия АН БССР. Сер. биол. наук. – 1989. – № 1. – С. 72–76.
98. Денисова, С.И. Биологические особенности развития китайского дубового шелкопряда на березе бородавчатой в Белоруссии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. / С.И. Денисова. – Витебск: ВГПИ им. С.М. Кирова, 1985. – 20 с.
99. Денисова, С.И. Реакция непарного шелкопряда на физиологическое состояние кормового растения в условиях Белоруссии / С.И. Денисова, Т.М. Роменко // Непарный шелкопряд; итоги и перспективы исследований: материалы по проекту 2 Советской научной программы «Человек и биосфера» (МАБ). – Красноярск, 1988а. – С. 10.
100. Денисова, С.И. Изменение продуктивности дубового шелкопряда моновольтинной породы «Полесский тассар» в зависимости от плотности содержания гусениц / С.И. Денисова, Т.М. Роменко // V Област. науч. конф. «Животный мир Белорусского Поозерья, охрана и рациональное использование». – Гомель, 1988б. – Ч. 1. – С. 19.
101. Денисова, С.И. Морфо-физиологическая характеристика лунки серебристой на кормовых растениях разного физиологического состояния / С.И. Денисова, Т.М. Роменко // Вестник ВГУ. – 2000. – № 4. – С. 86–90.
102. Денисова, С.И. Калорийность непарного шелкопряда и лунки серебристой на северо-востоке Беларуси / С.И. Денисова, З.Н. Соболев // Тез. докл. региональной конф. «Интенсифика-

- ция лесного хозяйства в Западных регионах СССР». – Гомель, 1990. – С. 175.
103. Денисова, С.И. Энергетические потребности непарного шелкопряда в зависимости от вида и физиологического состояния кормового растения / С.И. Денисова, З.Н. Соболев // Тез. докл. Международного совещания по энтомофауне Средней Европы. – Самара, 1993. – С. 56.
 104. Денисова, С.И. Способ стимулирования продуктивности дубового шелкопряда / С.И. Денисова, Г.П. Кудрявцев, А.А. Литвенков, О.С. Аранская / Патент № 1941 РБ РБ (51)⁶ А 01 К 67/04 // Официальный бюллетень. – 1997. – № 4 (ч. 1). – С. 88.
 105. Денисова, С.И. Спосіб обробки грени шовкопряда / С.І. Денисова, С.М. Седловська, Т.Б. Аретинська, В.О. Трокоз. / Патент № 25134, (51) МПК, А01К67/04 (2007.01). Бюл. № 11 от 25.07.2007.
 106. Денисова, С.И. Спосіб вигодування дубового шовкопряда / С.І. Денисова, В.О. Трокоз, Т.Б. Аретинська, С.М. Седловська / Патент №34395, (51) МПК, А01К67/04 (2008.01). Бюл. № 15 от 11.07.2008.
 107. Демяновский, С.Я. Выкормки шелковичных червей мякотью листьев *Scorzonera* / С.Я. Демяновский, Е.К. Прокофьева, Л.М. Филиппова // Зоол. ж. – 1933. – Т. 12, № 3. – С. 59.
 108. Демяновский, С.Я. Жиры в организме дубового шелкопряда / С.Я. Демяновский, В.А. Зубова // Биохимия. – 1956. – Т. 21, вып. 6. – С. 676–682.
 109. Демяновский, С.Я. Кормовые свойства листьев березы, используемых для дубового шелкопряда, в зависимости от ее вида, возраста и условий обитания / С.Я. Демяновский, В.А. Нефедова, В.К. Кондратьева // Доклады ВАСХНИЛ. – 1957. – № 6. – С. 41–43.
 110. Дешко, И.Г. Повышение продуктивности тутового шелкопряда при подкормке хлорнокислым аммонием / И.Г. Дешко, О.М. Журавель, А.З. Злотин, Л.В. Куприянов // Химия в сельском хозяйстве. – 1980. – № 3. – С. 60–61.
 111. Джеральд, А., Розенталь В. Защита растений от насекомых-вредителей / А. Джеральд, В. Розенталь // В мире науки. – 1986. – № 3. – С. 56–62.
 112. Дольник, В.Р. Миграционное состояние птиц / В.Р. Дольник. – М.: Наука, 1975. – 396 с
 113. Дольник, В.Р. Энергетический метаболизм и размеры животных: физиологические основы соотношения между ними

- В.Р. Дольник // *Общая биология*. – 1978. – Т. 39, вып. 6. – С. 805–816.
114. Дольник, В.Р. Аллометрия морфологии, функции и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль / В.Р. Дольник // *Общая биология*. – 1982. – Т. 43, № 4. – С. 435–454.
115. Дольник, В.Р. Масса тела, энергетический метаболизм и время жизни птиц / В.Р. Дольник // *Зоол. журнал*. – 2006. – Т. 85, № 10. – С. 1155–1163.
116. Драховская, М. Прогноз в защите растений / М. Драховская. – М.: Наука, 1962. – 158 с.
117. Дрозда, В.Ф. Стимулятор повышения массы куколок и плодовитости дубового шелкопряда / В.Ф. Дрозда, И.В. Вититнев, Н.Г. Шкаруба // *Бюллетень открытий и изобретений*. – 1985. – № 46. – С. 16.
118. Егоров, Н.Н. Вспышки вредных насекомых в ленточных борах за последующие 25 лет / Н.Н. Егоров // *Лесоинженерное дело*. – 1958. – № 3. – С. 43–46.
119. Егоров, Н.И. Дубовая листовертка в Воронежской области / Н.И. Егоров, Н.Н. Рубцова, Т.Н. Соложеникина // *Зоол. ж.* – 1961. – Т. 40, вып. 8. – С. 1172–1183.
120. Егорова, Т.А. Углеводы и их обмен у насекомых / Т.А. Егорова. – М.: Изд-во Моск. гос. пед. ун-та, 1997. – 47 с.
121. Еремеева, Н.И. Развитие листогрызущих чешуекрылых вблизи металлургических предприятий / Н.И. Еремеева // *Лесное хозяйство*. – 1992. – № 10. – С. 19–20.
122. Еремина, О.Ю., Баканова, Н.А. Изучение физиологических и биохимических показателей у насекомых в онтогенезе при воздействии солей тяжелых металлов / О.Ю. Еремина, Н.А. Баканова // *Изв. РАН. Сер. биол. наук*. – 1999. – № 3. – С. 343–354.
123. Ермолаев, И.В. Экологические последствия скоротечных очагов листовенничной чехлоноски в Удмуртии / И.В. Ермолаев // *Экология*. – 2004. – № 4. – С. 292–296.
124. Ефремов, Б. Значение витаминов в жизни пчел / Б. Ефремов // *Пчеловодство*. – 1998. – № 4. – С. 29.
125. Ефремова, В.А. Учет движения численности популяции зеленой дубовой листовертки: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В.А. Ефремова. – М.: МЛТИ, 1973. – 21 с.
126. Жужиков, Д.П. Адаптивные способности таракана *Nauphoeta cinerea* (Blattoptera, Blaberidae) при воздействии соевого ингибитора трипсина / Д.П. Жужиков // *Зоол. ж.* – 1999. – № 11. – С. 1292–1297.

127. Жукова, Н.И. Активность ферментов синтеза глицина и аланина в тканях и органах тутового и дубового шелкопрядов и связь их с шелкообразованием / Н.И. Жукова, С.М. Клунова, Ю.Б. Филиппович // *Общая биология*. – 1975. – Т. 36, № 2. – С. 297–301.
128. Злотин, А.З. Влияние плотности популяции и химической обработки корма на развитие *Oscneria dispar* L. при лабораторном разведении / А.З. Злотин // *Зоол. ж.* – 1965. – Т. XLIV, вып. 12. – С. 1809–1812.
129. Злотин, А.З. Разработка и биологическое обоснование приемов повышения жизнеспособности и продуктивности насекомых при разведении на примере *Bombux mori*, *Oscneria dispar* L., *Sititroga cerealella* Oliv.: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / А.З. Злотин. – Л., 1977. – 50 с.
130. Злотин, А.З. Техническая энтомология: справочное пособие / А.З. Злотин. – Киев, 1989. – 183 с.
131. Знаменский, В.С. Увеличение численности зеленой дубовой листовертки в лесах Подмосковья / В.С. Знаменский // *Лесное хозяйство*. – 1975. – № 5. – С. 88–91.
132. 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 Региональной науч.-практич. конф.* – Ставрополь, 2005. – С. 131–136.
133. Ивлев, В.С. Энергетический баланс карпов / В.С. Ивлев // *Зоол. ж.* – 1939. – Т. 18, вып. 2. – С. 303–318.
134. Ивлев, В.С. Элементы физиологической гидробиологии / В.С. Ивлев // *Физиология морских животных*. – М., 1966. – С. 107–115.
135. Иерусалимов, Е.Н. Компенсационные процессы в насаждении, поврежденном листогрызущими насекомыми / Е.Н. Иерусалимов // *Фитофаги в растительном сообществе*. – М.: Наука, 1980. – С. 74–87.
136. Ижевский, С.С. Функциональные особенности ферментных систем кишечника насекомых-фитофагов / С.С. Ижевский // *Вопросы экологической физиологии беспозвоночных*. – М.: Наука, 1974. – С. 156–175.
137. Ижевский, С.С. Компенсаторный рост личинок колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* после голодания / С.С. Ижевский // *Экология*. – 1981. – № 4. – С. 73–79.
138. Ильинский, А.И. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений / А.И. Ильинский. – М.–Л.: Гослесбумиздат, 1952. – 142 с.

139. Ильинский, А.И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним / А.И. Ильинский. – М.: Гослесбумиздат, 1959. – 69 с.
140. Ильинский, А.И. Организация надзора за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогнозирование их массовых размножений / А.И. Ильинский // Защита леса от вредителей и болезней. – М.: Сельхозгиз, 1961. – 240 с.
141. Ильинский, А.И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / А.И. Ильинский, И.В. Тропин. – М.: Лесная промышленность, 1965. – 525 с.
142. Ильинский, А.И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / А.И. Ильинский, И.В. Тропин. – М.: Лесная промышленность, 1965. – 525 с.
143. Иорданский, А. Откуда берутся аттрактанты? / А. Иорданский // Химия и жизнь. – 1975. – № 11. – С. 69–63.
144. Исаев, А.С. Системный анализ взаимодействия древесных растений и насекомых-фитофагов / А.С. Исаев // Материалы междунар. симпозиума ИЮФРО/МАБ. – Красноярск, 1983. – С. 15–33.
145. Исаев, А.С. Анализ динамики численности лесных насекомых на основе принципа стабильности подвижных экологических систем / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос // Общая биология. – 1974. – Т. 35. – № 5. – С. 737–744.
146. Исаев, А.С. Динамика численности лесных насекомых / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 24 с.
147. Исаев, А.С. Оценка характера взаимодействия «лес-насекомые» в лесах бореальной зоны в ходе возможных климатических изменений / А.С. Исаев [и др.]; под общ. ред. А.С. Исаева // Лесоведение. – 1999. – № 6. – С. 39–44.
148. Ишмаев, А.М. Кормление гусениц дубового шелкопряда листом различных пород / А.М. Ишмаев // Шелк (Ташкент). – 1938. – № 8–9. – С. 34–41.
149. Каверзина, Л.Н. Динамика углеводов в хвое пихты сибирской, поврежденной сибирским шелкопрядом и большим черным усачом / Л.Н. Каверзина // Метаболизм хвойных в связи с периодичностью их роста. – Красноярск, 1973. – С. 104–124.
150. Каверзина, Л.М. Содержание азотистых веществ в хвое пихты сибирской, поврежденной сибирским шелкопрядом / Л.М. Каверзина // Реакции хвойных на действие повреждающих факторов. – Красноярск, 1979. – С. 34–42.

151. Кадацкий, В.Б. Распределение форм тяжелых металлов в естественных ландшафтах Беларуси / В.Б. Кадацкий, Л.И. Васильева, Н.И. Тановицкая, С.Е. Головатый // Экология. – 2001. – № 1. – С. 33–37.
152. Керженцев, А.С. Автоморфные почвы Причудымья: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.С. Керженцев. – М., 1972. – 22 с.
153. Кириченко, Н.И. Смена оптимумов плотности в онтогенезе гусениц сибирского шелкопряда *Dendrolimus superans sibiricus* (Lepidoptera, Lasiocampidae) / Н.И. Кириченко, Ю.Н. Баранчиков // Зоол. журн. – 2004. – Т. 83, № 1. – С. 54–60.
154. Клейменов, С.Ю. Энергетический обмен растущих личинок сверчка *Acheta domestica* L. по данным непрямой и прямой калориметрии / С.Ю. Клейменов // Докл. РАН. – 1997. – № 5. – С. 690–692.
155. Кобахидзе, Д.Н. Вредная энтомофауна сельскохозяйственных культур Грузинской ССР / Д.Н. Кобахидзе. – Тбилиси: АН Груз.ССР, 1957. – 274 с.
156. Ковалевская, Н.И. Сравнительное изучение усвоения пищи и ее химических компонентов некоторыми чешуекрылыми – вредителями березы / Н.И. Ковалевская // Общая биология. – 1977. – Т. 37, вып. 2. – С. 237–244.
157. Ковалевская, Н.И. Пищеварительные ферменты чешуекрылых – вредителей березы в Южном Зауралье / Н.И. Ковалевская // Вопросы общей энтомологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 191–193.
158. Ковганко, Н.В. Стероиды: экологические функции / Н.В. Ковганко, А.А. Ахрем. – Мн.: Наука и техника, 1990. – 224 с.
159. Ковганко, Н.В. Агонисты экидистероидов группы 1,2-диацил-1-алкилгидразинов / Н.В. Ковганко, С.К. Ананич // Биоорганическая химия. – 2004. – Т. 30, № 6. – С. 563–581.
160. Коденцова, В.М. Выделение рибофлавинсвязывающего апо-белка из белка куриных яиц и его использование для определения рибофлавина в биологических образцах / В.М. Коденцова [и др.]; под общ. ред. В.М. Коденцовой // Прикладная биохимия. – 1994. – Т. 30, вып. 4–5. – С. 603–609.
161. Кожанчиков, И.В. Фауна СССР / И.В. Кожанчиков. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 12: Волнянки (Orgyidae). – 582 с.
162. Кожанчиков, И.В. Пищевая специализация и ее значение в жизни насекомых / И.В. Кожанчиков // Энтномол. обозр. XXXI. – 1951. – № 3–4. – С. 324–335.

163. Колтунов, Е.В. Насекомые-фитофаги биогеоценозов в условиях антропогенного воздействия / Е.В. Колтунов. – Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. – 135 с.
164. 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.
165. Кондаков, Ю.П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда / Ю.П. Кондаков // Экология популяций лесных животных Сибири. – Новосибирск, 1974. – С. 206–265.
166. Кондаков, Ю.П. Фитоценотические особенности массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах Сибири / Ю.П. Кондаков // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 31–33.
167. Кондратьева, В.К. Выкормка дубового шелкопряда на иве и дубе в связи с разведением его в колхозах Полесья Украинской ССР / В.К. Кондратьева // Учен. зап. МГПИ им. В.И. Ленина. – 1957. – Т. 98, вып. 8. – С. 33–46.
168. Конилов, А.С. Экологические условия разведения дубового шелкопряда / А.С. Конилов // Труды Томского ун-та. – Томск, 1952. – Т. 117. – С. 233–236.
169. Конилов, А.С. Биологические основы разведения дубового шелкопряда на березе в Западной Сибири / А.С. Конилов // Новое в биологии шелкопрядов: матер. совещ. секции шелководства. – М., 1959. – С. 85–104.
170. Коничева, А.П. Углеводный состав искусственных сред и естественного корма непарного шелкопряда / А.П. Коничева, Е.В. Орловская, Л.А. Зиновьева, И.А. Цветаева // Труды Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. – 1979. – № 21. – С. 139–144.
171. Корниш-Боуден, Э. Основы ферментативной кинетики / Э. Корниш-Боуден. – М., 1976.
172. Крайвис, А.Ф. Электроаналитические методы / А.Ф. Крайвис // Инструментальные методы анализа функциональных групп органических соединений. – М., 1974. – С. 224–226.
173. Криммер, М.З. Химия ювенильного гормона и его аналогов / М.З. Криммер, А.А. Шамшурин. – Кишинев: Штиинца, 1972. – 112 с.
174. Кубайчук, В.П. Показатели каталазы как возможные тесты для оценки уровня физиологического состояния насекомых / В.П. Кубайчук // Тез. докл. IX съезда Всесоюзного энтомологического общества, октябрь 1984 г. – Киев: Наукова думка, 1984. – Ч. I. – С. 260.

175. Кудрявцев, Г.П. Способ стимулирования роста растений сахарной свеклы / Г.П. Кудрявцев, О.С. Аранская, Н.С. Брысов, С.Ю. Буслович // Бюллетень открытий и изобретений. – 1981. – № 13. – С. 43–45.
176. Кудрявцев, Г.П. Способ стимулирования роста растений / Г.П. Кудрявцев, Н.Н. Лемешев, О.С. Аранская, А.П. Волюнец // Бюллетень открытий и изобретений. – 1983. – № 9. – С. 23.
177. Кузьменко, А.И. Влияние витамина Д₃, аргинина и биологически активного комплекса из *Serratula coronata* на свободнорадикальное окисление липидов при Д-гиповитаминозе / А.И. Кузьменко [и др.]; под общ. ред. А.И. Кузьменко // Украинский биохимический журнал. – 1999. – 71(2). – С. 69–74.
178. Кузнецов, Н.Я. Основы физиологии насекомых / Н.Я. Кузнецов. – М.: Изд-во АН СССР, 1948. – Т. 1. – 380 с.
179. Кузнецов, Н.Я. Основы физиологии насекомых / Н.Я. Кузнецов. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – Т. 2. – 402 с.
180. Кузнецов, В.И. Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / В.И. Кузнецов. – СПб.: Наука, 1999. – Т. 3, ч. 2. – С. 267–268.
181. Кузнецов, В.В. Физиология растений: учебник для вузов / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высшая школа, 2005. – 736 с.
182. Кутенкова, Н.Н. Биология и экология березовых минирующих молей сем. *Eriocraniidae* (Lepidoptera) / Н.Н. Кутенкова // Энтомол. обозрение. – 1999. – 78, № 1. – С. 132–137.
183. Ларссон, С. Взаимосвязь между стрессом, вызванным засухой, у сосны и вспышками размножения хвоегрызущих насекомых. Обзор теорий / С. Ларссон, У. Теноу // Материалы Международного симпозиума ИЮФРО/МАБ 24–28 августа 1981 г. «Роль взаимоотношений «растение–насекомое» в динамике численности лесных вредителей», г. Иркутск, СССР. – Красноярск, 1983. – С. 111.
184. Лебедев, С.И. Физиология растений / С.И. Лебедев. – М.: ВО Агропромиздат, 1988. – 543 с.
185. Леннинджер, А. Основы биохимии / А. Леннинджер. – М.: Мир, 1985. – Т. 1. – 450 с.
186. Лесняк, А. Новый механизм саморегуляции в системе «кормовое растение–хвоегрызущее насекомое» / А. Лесняк // Зоол. ж. – 1973. – Т. 52, вып. 4. – С. 513–518.
187. Ликвентов, А.В. Влияние режима питания на рост и развитие непарного шелкопряда / А.В. Ликвентов // Тр. института / ВИЗР. – 1954. – Вып. 6. – С. 64–74.

188. Литвенков, А.А. Особенности развития гусениц дубового шелкопряда моновольтинной породы «Полесский тассар» на иве серой в условиях БССР / А.А. Литвенков // Науч. труды УСХА. – К., 1981. – С. 66–68.
189. Логойда, С.С. Биоэкологические особенности важнейших листогрызущих вредителей в дубовых лесах Закарпатской области / С.С. Логойда // Вопросы лесного хозяйства и агролесомелиорации: тез. докл. – Харьков, 1969. – С. 42–45.
190. Лопатин, И.К., Нестерова, О.Л. Насекомые Беларуси: листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae): монография / И.К. Лопатин, О.Л. Нестерова. – Мн.: Технопринт, 2005. – 294 с.
191. Лукашев, К.И. Изучение загрязнения почв тяжелыми металлами на примере городов Беларуси / К.И. Лукашев, Л.В. Окунь // Докл. АН БССР. – 1991. – Т. 35, № 11. – С. 1009–1012.
192. Лукнер, М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных / М. Лукнер. – М.: Мир, 1979. – 548 с.
193. Мак-Дональд, П. Питание животных / П. Мак-Дональд, Р. Эдварс, Дж. Гринхаедж. – М.: Колос, 1970. – 325 с.
194. Максимов, С.А. Необычно высокая выживаемость непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на сосне / С.А. Максимов // Успехи энтомологии на Урале. – Екатеринбург, 1997. – С. 182–183.
195. Максимов, С.А. Механизм массовых размножений шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) и непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на Урале: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.01.11. Уральский госуниверситет / С.А. Максимов. – Екатеринбург, 1998. – 23 с.
196. Максимов, С.А. О причинах массовых размножений шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) / С.А. Максимов // Экология. – 1999. – № 1. – С. 54–59.
197. Максимов, С.А. Механизм массовых размножений непарного шелкопряда и монашенки (*Lymantria dispar* L. и *Lymantria monacha*: Lepidoptera, Lymantriidae) в Зауралье / С.А. Максимов, Ю.И. Новоженев // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. – Курган, 1998. – С. 230–233.
198. Мартемьянов, В.В., Бахвалов, С.А. Экологические взаимосвязи в системе триотрофа и их влияние на развитие и популяционную динамику лесных филлофагов / В.В. Мартемьянов, С.А. Бахвалов // Евроазиатский энтомол. журнал. – 2007. 6(2). – С. 205–221.

199. Матросова, Е.М. Регуляция выделения соляной кислоты / Е.М. Матросова // Физиология пищеварения. – Л., 1974. – С. 246–268.
200. Маслов, А.Д. Защита леса от вредителей и болезней: справочник / А.Д. Маслов, Н.М. Ведерников, Г.И. Андреева. – М.: Агропромиздат, 1988. – 414 с.
201. Машкова, И.В. Пищевая специализация *Lampronia capitella* Cl. (Lepidoptera, Incurvariidae) / И.В. Машкова // Актуальные вопросы экологии и природопользования: сборник материалов международной научно-практической конференции, Ставрополь, ноябрь 2005 г. – Ставрополь, 2005. – Т. 2. – С. 320–324.
202. Мельников, Н.Н. Справочник. Пестициды и регуляторы роста растений / Н.Н. Мельников, К.В. Новожилов, С.Р. Белан. – М.: Химия, 1995. – 517 с.
203. Миндел, Э. Справочник по витаминам и минеральным веществам / Э. Миндел. – М.: Мир. – 1997. – 320 с.
204. Миронов, Б.А. Влияние экологических факторов на продуктивность и устойчивость сосняков Южного Урала / Б.А. Миронов // Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. – Свердловск, 1981. – С. 57–59.
205. Миронов, В.Г. Geometridae – Пяденицы / Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / В.Г. Миронов. – СПб.: Наука, 1999. – Т. 3, ч. 2. – С. 27–28.
206. Михайлов, Е.Н. Шелководство / Е.Н. Михайлов. – М.: Госиздат сельскохозяйственной литературы, 1950. – 495 с.
207. Моисеев, А.С. Защита растений от вредителей и болезней. Серия «Подворье» / А.С. Моисеев. – Ростов н/Д: Феникс, 2000. – 384 с.
208. Мокроносов, А.Т. Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений / А.Т. Мокроносов, Н.А. Иванова // Физиология растений. – 1971. – Т. 18, вып. 4. – С. 668–676.
209. Моравская, А.С. Биология и некоторые закономерности изменения численности зимней пяденицы в Теллермановском лесу / А.С. Моравская // Труды Ин-та леса АН СССР. – 1960. – Т. 48. – С. 59–101.
210. Мороз, М.С. Воздействие фитоэкистероидов на продуктивность *Lymantria dispar* L. и *Malacosoma neustria* в условиях температурного стрессового эффекта / М.С. Мороз // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2000. – № 2. – С. 166–170.

211. Мороз, Н.С. Способ выращивания дубового шелкопряда / Н.С. Мороз, В.П. Кубайчук, Е.К. Вовнянко // Бюллетень открытий и изобретений. – 1991. – № 34.
212. 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 // Тез. докл. междунар. симпозиума «Актуальные проблемы мирового шелководства». Меррефа. 24–28 июня 1991 г. – Харьков, 1992. – С. 67–68.
213. Недорезов, Л.В. Об оценке влияния качества корма и паразитизма на циклические колебания серой листовичной листовертки / Л.В. Недорезов // Евроазиатский энтомол. журнал. – 2007. – 6(2). – С. 229–244.
214. Николаев, С.Г. Жизненный цикл и продукция *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) оз. Севан / С.Г. Николаев // Зоол. ж. – 1981. – Т. 60б, № 5. – С. 711–717.
215. Никулина Л.И. Инсектициды против тепличной белокрылки // Защита и карантин растений. – 2006. – № 2. – С. 24.
216. Новожилов, К.В. Трофической фактор в агробиоценозах: проблемы экотоксикологии / К.В. Новожилов // 1 Всероссийская конференция по иммунитету растений к болезням и вредителям, посвященная 300-летию Санкт-Петербурга, Санкт-Петербург, 2002: научные материалы. – СПб.– Пушкин, 2002. – С. 251.
217. Овчаров, К.Е. Роль витаминов в жизни растений / К.Е. Овчаров. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1958. – 285 с.
218. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
219. Олюлина, Л.М. Пути метаболизации меченой глюкозы в корнях пшеницы при разных условиях минерального питания / Л.М. Олюлина, А.А. Анисимов, Н.А. Леонтьева // Ученые записки «Передвижение веществ и метаболизм растений». – Серия «Биологическая». – Горький, 1970. – Вып. 98. – С. 53–59.
220. Остапеня, А.П. Методы определения продукции водных животных / А.П. Остапеня. – Мн.: Вышэйшая школа, 1968. – 245 с.
221. Павельева, М.С. К вопросу переделки бивольтинной формы дубового шелкопряда в моновольтинную / М.С. Павельева // Докл. ВАСХНИЛ. – 1951. – Вып. 3. – С. 23–28.
222. Петерсен, В. Предварительный отчет о путешествии для изучения *Lepidoptera* и их распространения по Уральскому хребту в 1903 г. / В. Петерсен // Известия Русского геогр. общ-ва. – 1909. – Т. XI, вып. 6. – С. 117–124.

223. Петков, Здравко. Использование листа некоторых интродуцированных сортов шелковицы / Здравко Петков // Животновъд. науки. – 1998. – Sulp. – С. 24–28.
224. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка – М.: Мир, 1981. – 399 с.
225. Пиндюра, Е.С. Морфометрические реакции хвойных на дефолиацию / Е.С. Пиндюра, А.С. Плешанов // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. – Иркутск, 1975. – С. 159–178.
226. Пиндюра, Е.С. О транспирации дефолированных хвойных деревьев / Е.С. Пиндюра, С.А. Чубук // Информ. матер. СИФИБРА. – 1975. – Вып. 13. – С. 19–20.
227. Плешанов, А.С. Эколого-физиологические аспекты устойчивости лиственницы к насекомым-дефолиантам / А.С. Плешанов // Роль взаимоотношений растение–насекомое в динамике численности популяций лесных вредителей. – Иркутск, 1981. – С. 40–41.
228. Плешанов, А.С. Насекомые-дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири / А.С. Плешанов. – Новосибирск: Наука, 1982. – 208 с.
229. Плешанов, А.С. Особенности повреждения лиственницы в очагах лиственничной чехлоноски даурской / А.С. Плешанов [и др.]; под общ. ред. А.С. Плешанова // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. – Иркутск, 1978. – С. 98–104.
230. Покозий, И.Т. Пяденицы на яблоне / И.Т. Покозий, В.И. Мурза, А.М. Лапа // Защита растений. – 1989. – № 8. – С. 27–28.
231. Полевой, В.В. Физиология растений / В.В. Полевой. – М.: Высшая школа, 1989. – С. 416–418.
232. Полевой, В.В. Физиология роста и развития растений / В.В. Полевой, Т.С. Саламатова. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1991. – 239 с.
233. Положенцев, П.А. О развитии рыжего пилильщика *Neodiprion sertifer* Geoggr (Hym., 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.
234. Помазков, Ю.И. Иммуитет растений к болезням и вредителям / Ю.И. Помазков. – М.: Изд-во Университета дружбы народов, 1990.
235. Прокопенко, И.И. Дубовая зеленая листовертка в насаждениях Харьковской и Ворошиловградской областей в 1961–1971 гг. и мероприятия по борьбе с ней: автореф. дис. ...

- канд. биол. наук / И.И. Прокопенко. – Харьков: Харьковский с.-х. ин-т, 1975. – 18 с.
236. Проссер, Л. Сравнительная физиология животных / Л. Проссер. – М.: Мир, 1977. – Т. 1. – 608 с.
237. Процко, Р.Ф. Накопление ингибитора роста флавонол-3-гликозида в растениях томатов в условиях азотной недостаточности / Р.Ф. Процко, А.Ф. Кравец // Физиология и биохимия культурных растений. – 1972. – Т. 4, вып. 2. – С. 179–182.
238. Пузина, Т.И. Влияние сернокислого цинка и борной кислоты на гормональный статус растений картофеля в связи с клубнеобразованием / Т.И. Пузина // Физиология растений. – 2004. – Т. 51б, № 2. – С. 334–340.
239. Радзинская, Л.И. Энергетика питания тутового шелкопряда: Потребление кислорода и количество АТФ при развитии личинок / Л.И. Радзинская, И.С. Никольская // Онтогенез. – 1980. – Т. 11, № 3. – С. 303–309.
240. Радкевич, В.А. Біяхімічная характарыстыка лісцяў дубу і бярозы, выкарыстоўваемага ў якасці корму для вусеняў дубовага шаўкапрада ва ўмовах Беларускай ССР / В.А. Радкевич // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – 1961. – № 1. – С. 89–95.
241. Радкевич, В.А. Развитие листо-хвоегрызущих насекомых в зависимости от физиологического состояния кормовых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В.А. Радкевич. – Киев, 1971. – 34 с.
242. Радкевич, В.А. Экология листогрызущих насекомых / В.А. Радкевич. – Мн.: Наука и техника, 1980. – 239 с.
243. Радкевич, В.А. Связи листогрызущих чешуекрылых с кормовыми растениями как межвидовые взаимоотношения в системе паразит–хозяин / В.А. Радкевич // Тез. докл. III Всесоюзной конф. зоологов педвузов. – 1984. – С. 309–310.
244. Радкевич, В.А. Кольчатый шелкопряд. Некоторые вопросы биологии и связь с кормовым растением / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко. – Мн., 1970.
245. Радкевич, В.А. Особенности роста дубового шелкопряда моновольтинной породы «Полесский тассар» на разных кормовых растениях / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова // Известия АН БССР. Сер. биол. наук. – 1979. – № 6. – С. 104–107.
246. Радкевич, В.А. Скорость развития и продуктивность моновольтинной породы дубового шелкопряда на растениях различного физиологического состояния / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова // Весці АН БССР. – Мн., 1981. – С. 127–130.

247. Радкевич, В.А., Роменко, Т.М., Денисова, С.И., Соболев, З.Н. Способ приготовления корма для дубового шелкопряда: Авт. свид. СССР, кл. А.01 К 67/04, № 1015874, заявл. 27.10.81, № 3349456, опубл. 7 мая 1983 г.
248. 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.
249. Райххолф-Рим, Х. Бабочки / Х. Райххолф-Рим. – М.: ООО «Изд-во АСТ»; ООО «Изд-во Астрель», 2002. – 288 с.
250. Распопов, П.М. Динамика очагов массового размножения шелкопряда-монашенки и других вредителей в лесах северо-западной части Челябинской области / П.М. Распопов // Флора и растительность Ильменского госзаповедника: труды заповедника. – Вып. VIII. – Свердловск, 1961. – С. 169–182.
251. Распопов, П.М. Влияние температурных условий на массовое размножение непарного шелкопряда на Южном Урале и в Зауралье / Н.М. Распопов // Развитие лесообразовательного процесса на Урале. – Свердловск, 1977. – С. 142–154.
252. Распопов, П.М. Динамика популяций растительноядных насекомых как причина и как следствие изменения среды обитания / П.М. Распопов, П.М. Рафес // Биологические методы оценки состояния природной среды человека. – М.: Наука, 1978. – С. 36–57.
253. Рафес, П.М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе / П.М. Рафес // Защита леса от вредных насекомых: сб. науч. тр. – М.: Наука, 1964. – С. 3–57.
254. Рафес, П.М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу / П.М. Рафес. – М.: Наука, 1968. – 234 с.
255. Рафес, П.М. Биоценотические исследования растительноядных лесных насекомых / П.М. Рафес. – М.: Наука, 1980. – 167 с.
256. Рафес, П.М. Массовое размножение потребителей листы как заболевание лесного биогеоценоза / П.М. Рафес // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1989. – Т. 94, № 4. – С. 3–14.
257. Риклефс, Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М.: Мир, 1979. – 424 с.
258. Рождественская, В.А. Влияние качества углеводов, добавленных к листьям корма, на развитие дубового шелкопряда / В.А. Рождественская // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. – 1945. – Т. 34, № 5. – С. 216–226.

259. Рожков, А.С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним / А.С. Рожков. – М.: Наука, 1965. – 200 с.
260. Рожков, А.С. Дерево и насекомое / А.С. Рожков. – Новосибирск: Наука, 1981. – 176 с.
261. Рокицкий, П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий. – Мн.: Вышэйшая школа, 1977. – 320 с.
262. Романовский, М.Г. Продуктивность, устойчивость и биоразнообразии равнинных лесов в Европейской России / М.Г. Романовский. – М.: МГУЛ, 2002. – 92 с.
263. Романовский, М.Г. Экосистемы Теллермановского леса / М.Г. Романовский [и др.]. – М.: Наука, 2004. – 340 с.
264. Рубцов, В.В. Модели колебательных процессов в лесных экосистемах: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В.В. Рубцов. – М., 1992. – 39 с.
265. Рубцов, В.В. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом / В.В. Рубцов, Н.Н. Рубцова. – М.: Наука, 1984. – 182 с.
266. Руднев, Д.Ф. Причины снижения устойчивости насаждений и условия образования очагов вредителей леса Украины / Д.Ф. Руднев // Бюл. НТИ Укр. НИИЗР. – 1958. – Вып. 4. – С. 39–41.
267. Руднев, Д.Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса / Д.Ф. Руднев // Зоол. ж. – 1962. – Т. 4, вып. 3. – С. 313–329.
268. Руднев, Д.Ф. Причины массовых размножений вредителей / Д.Ф. Руднев // Защита растений. – 1969. – № 7. – С. 42–44.
269. Савковский, П.П. Атлас вредителей плодовых и ягодных культур / П.П. Савковский. – Киев: Урожай, 1976. – 207 с.
270. Савковский, П.П. Атлас вредителей плодовых и ягодных культур / П.П. Савковский. – Киев: Урожай, 1990. – 96 с.
271. Самарсов, В.Ф. О причинах влияния минеральных удобрений на растительноядных насекомых и клещей / В.Ф. Самарсов // Вопросы энтомологии. – Мн.: Изд-во БГУ, 1974. – С. 138–147.
272. Самарсов, В.Ф., Горювая, С.Л. Влияние минеральных удобрений на насекомых / В.Ф. Самарсов, С.Л. Горювая. – Мн.: Наука и техника, 1976. – 134 с.
273. Самохвалова, Г.В. Влияние факторов внешней среды на проявление наследственных особенностей организмов, их адаптация и эффект селекции / Г.В. Самохвалова // Успехи современной биологии. – 1980. – Т. 90, вып. 3(6). – С. 447–461.

274. Санкина, Т.М. Биохимия насекомых: сб. статей МГПИ им. В.И. Ленина / Т.М. Санкина, Т.А. Егорова, Ю.Б. Филиппович. – М., 1975. – Вып 18. – С. 177–186.
275. Сафарова, И.М. Калипсо и конфидор на капусте / И.М. Сафарова // Защита растений. – 2002. – № 10. – С. 24.
276. Сафонова, А.М. Результаты апробации методики оценки племенных и репродуктивных свойств пород тутового шелкопряда / А.М. Сафонова // Труды Среднеазиатского НИИ шелководства. – 1979. – № 13. – С. 74–79.
277. Седашева, Г.Я. Сравнительное испытание кормовых качеств березы пушистой и березы бородавчатой / Г.Я. Седашева // Культура дубового шелкопряда в СССР. – М.: Огизсельхозгиз, 1948. – С. 182–198.
278. Семевский, Ф.Н. Прогноз в защите леса / Ф.Н. Семевский. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 71 с.
279. Сеницкий, Н.Н. Разведение дубового шелкопряда / Н.Н. Сеницкий [и др.]; под общ. ред. Н.Н. Сеницкого. – Киев, 1952.
280. Сеницкий, Н.Н. Развитие гусениц моновольтинной формы дубового шелкопряда «Полесский тассар» при выкормке на дубе и грабе / Н.Н. Сеницкий, А.Г. Руднев, М.М. Плиски // Науч. труды Украинской сельскохозяйственной академии. – 1978. – № 209. – С. 97–99.
281. Сеницкий, Н.Н. Стимулирование продуктивности шелкопрядов // Интегрированная защита растений от вредителей и болезней сельскохозяйственных культур / Н.Н. Сеницкий, Н.С. Мороз. – Киев, 1983. – С. 70–71.
282. Смирнов, Ю.С. Общее содержание фенолов у растений *Helianthus annuus* (Compositae) при обогащении среды микроэлементами / Ю.С. Смирнов // Ботан. журн. – 1982. – Т. 67, № 4. – С. 440–446.
283. Смолин, А.П. Материалы к изучению углеводного обмена у шелкопряда / А.П. Смолин // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. – 1953. – Т. 77. – С. 13–14.
284. Соловьева, Л.Ф. Опасность конфидора для медоносных пчел / Л.Ф. Соловьева // Защита растений. – 2004. – № 10. – С. 28–29.
285. Справочник «Защита леса от вредителей и болезней». – М.: ВО Агропромиздат, 1988. – 356 с.
286. Стебаев, И.В. Саранчовые (Acrididae) и чернотелки (Tenebrionidae) как стимуляторы микробиологических процессов в почвах сухих степей Тувинской автономной республики / И.В. Стебаев, Н.Н. Наплекова, А.Б. Гукасян // Почвоведение. – 1964. – Вып. 6. – С. 89–95.

287. Стебаев, И.В. Напочвенные фитофаги как участники биотической деструкции растительных остатков в степных биогеоценозах / И.В. Стебаев, Л.Б. Пшеницына, О.Н. Шиляева // Разложение растительных остатков в почве. – М.: Наука, 1985. – С. 37–49.
288. Стриганова, Б.Р. Питание почвенных сапрофагов / Б.Р. Стриганова. – М.: Наука, 1980. – 242 с.
289. 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. – Л., 1979. – С. 45–51.
290. Сущеня, Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных / Л.М. Сущеня. – Мн.: Наука и техника, 1975. – 208 с.
291. Тамарина, Н.А. Основы технической энтомологии / Н.А. Тамарина. – М., 1990.
292. Танский, В.И. Биологические основы вредоносности насекомых / В.И. Танский. – М.: ВО Агропромиздат, 1988. – 182 с.
293. Танский, В.И. Влияние биохимического состава кормового растения на прожорливость и физиологическое состояние гусениц капустной совки (*Varathra brassidae* F.L.) / В.И. Танский, Е.П. Мокроусова // Зоол. ж. – 1969. – Т. 7, вып. 5. – С. 692–700.
294. Торопов, В.А. Эффективность препаратов растительного происхождения против вредителей на яровой пшенице и картофеле / В.А. Торопов // Материалы конф. «Биологические препараты растительного происхождения и их применение в технологии возделывания сельскохозяйственных культур» / Ин-т цитол. и генет. СО РАН. – Новосибирск. – 2004. – С. 48–49.
295. Точенов, В.В. Атлас СССР / В.В. Точенов, В.Ф. Марков, Л.И. Беляева. – М.: ГУГК, 1984. – 260 с.
296. Третьяков, М.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / М.Н. Третьяков. – М.: Колос, 2002. – 391 с.
297. Третьяков, М.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / М.Н. Третьяков. – М.: Колос, 2002. – 391 с.
298. Трокоз, В.А. Способ получения лечебного экстракта / В.А. Трокоз [и др.] // Авторское свидетельство СССР № 1787433 А1. Патент Украины № 16965, опубл. 29.08.1997. Бюлл. № 4.
299. Трокоз, В.А. Биологически активные продукты из дубового шелкопряда: аспекты использования с лечебно-профилактической целью / В.А. Трокоз, Т.Б. Аретинская, Н.В. Трокоз // Сборник тезисов 2 Всероссийской конферен-

- ции по вопросам онкологии и анестезиологии мелких домашних животных. – М., 2006. – С. 21–28.
300. Тыщенко, В.П. Основы физиологии насекомых: в 2 ч. / В.П. Тыщенко. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. – Ч. 1: Физиология метаболических систем. – 363 с.
301. Тыщенко, В.П. Руководство по энтомологической практике / В.П. Тыщенко. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. – 230 с.
302. Уголев, А.М. Физиология мембранного пищеварения / А.М. Уголев, Н.Н. Иезуитова, Н.М. Тимофеева // Физиология пищеварения. – Л., 1974. – С. 542–570.
303. Уфимцев, К.Г. Фитоэксдистероиды как деттеренты насекомых-фитофагов / К.Г. Уфимцев // Актуальные проблемы биологии: тез. докл. IV молод. науч. конф. – Сыктывкар: ИБ Коми НЦРАН, 1999. – С. 259–260.
304. Уфимцев, К.Г. Действие эксдистероидов *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.
305. Уфимцев, К.Г. Гормональное, токсическое и адаптивное влияние эксдистероидов *Serratula coronata* L. на личинок *Ernestia kuhniella* Zell / К.Г. Уфимцев, Т.И. Ширшова, А.П. Якимчук, В.В. Володин // Растительные ресурсы. – 2002. – Т. 38, вып. 2. – С. 29–39.
306. Уфимцев К.Г. Действие эксдистероидов *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.
307. Федоров, В.Н. Сравнительная эффективность фармакопейных препаратов адантогенов / В.Н. Федоров [и др.]; под общ. ред. В.Н. Федорова // Материалы VI Междунар. науч.-практич. конф. «Нетрадиционное растениеводство, экология и здоровье». – Симферополь: Национальная Академия Наук Украины. – 1997. – С. 486–487. – Гл. 6, 7, 8.
308. Филиппович, Ю.Б. Оценка питательного достоинства кормовых растений дубового шелкопряда при помощи аминокислот / Ю.Б. Филиппович // Доклады АН СССР. – 1960. – Т. 131, № 4. – С. 972–975.
309. Филиппович, Ю.Б. Пути синтеза главных аминокислот шелка в шелкоотделительной железе тутового шелкопряда / Ю.Б. Филиппович, С.М. Клунова, Н.И. Жукова // ДАН СССР. – 1974. – Т. 217, № 1. – С. 241.

310. Филиппович, Ю.Б. Итоги и перспективы исследований, проводимых сектором биохимии насекомых кафедр органической и биологической химии МГПИ им. В.И. Ленина / Ю.Б. Филиппович, А.С. Коничев, В.А. Горленко. – М., 1980. – № 22. – С. 6–36.
311. Филиппович, Ю.Б. Практикум по общей биохимии / Ю.Б. Филиппович, Т.А. Егорова, Г.А. Севастьянова. – М.: Просвещение, 1983. – 318 с.
312. Ханисламов, М.Г. Физиологические особенности деревьев дуба, поражающихся вторичными вредителями / М.Г. Ханисламов // Исследования очагов вредителей леса в Башкирии. – Уфа, 1958. – С. 69–82.
313. Ханисламов, М.Г. О ведущих условиях начала вспышек хвое- и листогрызущих вредителей / М.Г. Ханисламов // Вопросы лесозащиты. – М., 1963. – Т. 2. – С. 150–154.
314. Ханисламов, М.Г. Изреживание популяций массовых листогрызущих вредителей посредством трофической недостаточности / М.Г. Ханисламов // Защита горных лесов от вредителей и болезней. – Ереван, 1965. – С. 113–116.
315. Ханисламов, М.Г. Массовые размножения непарного шелкопряда в Башкирии / М.Г. Ханисламов, Л.Н. Гирфанова, З.Ш. Яфаева // Исследование очагов вредителей леса в Башкирии. – Уфа: БФ АН СССР, 1958. – С. 5–45.
316. Харборн, Дж. Введение в экологическую биохимию / Дж. Харборн. – М.: Мир, 1985. – 31 с.
317. Хаукиойа, Э. Влияние зимних температур на вспышки размножения *Operinia autumnata* (Lepidoptera, Geometridae) / Э. Хаукиойа // Адаптация животных к зимним условиям. – М., 1980. – С. 126–132.
318. Хлебович, Т.В. Уровень энергетического обмена у многоклеточных беспозвоночных животных и у простейших / Т.В. Хлебович, Г.Г. Винберг // Докл. АН СССР. – 1984. – Т. 274, № 2. – С. 497–499.
319. Хлопцева, Р.И. Имидаклоприд: новые возможности / Р.И. Хлопцева // Защита растений. – 1995. – № 8. – С. 39–40.
320. Хмелева, Н.Н. Экологическая и биоэнергетическая характеристика пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* (Decapoda, Palaemonidae) из водоема охладителя / Н.Н. Хмелева, Ю.Г. Гигиняк // Зоол. ж. – 1982. – Т. 61, вып. 4. – С. 600–602.
321. Холодова, Ю.Д. Фитоэкдистероиды / Ю.Д. Холодова // Биохимия животных и человека. – 1987. – № 11. – С. 27–41.

322. Хотько, Э.И. Справочник вредителей плодовых и ягодных культур / Э.И. Хотько, Т.П. Панкевич, Р.В. Молчанова, С.И. Ярчаковская. – Мн.: Бел. Энциклопедия, 2005. – 264 с.
323. Цветаева, И.А. Микробиологические средства защиты растений и бактериальные препараты / И.А. Цветаева. – М., 1980. – 43 с.
324. Цветкова, М.А. Биохимия стресса и формирование устойчивости у картофеля при повреждении колорадским жуком: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.А. Цветкова. – М.: Моск. пед. гос. ун-т, 2001. – 17 с.
325. Ченикалова, Е.В. Кормовой режим и развитие златогузки / Е.В. Ченикалова, Н.И. Глазунова // Защита и карантин растений / Ставроп. гос. с.-х. академия. – Ставрополь, 1996. – С. 34–36.
326. Чернавина, И.А. Физиология и биохимия микроэлементов / И.А. Чернавина. – М.: Высшая школа, 1970. – 312 с.
327. Черныш, С.И. Средство для повышения продуктивности тутового шелкопряда / С.И. Черныш // Шелк. – 1982. – № 45. – С. 45.
328. Черныш, С.И. Средство для повышения продуктивности тутового шелкопряда / С.И. Черныш // Тез. докл. 1 Всесоюзн. конф. по промышленному разведению насекомых. – М., 1986. – С. 24–25.
329. Чикало, И.И. Термостабильность каталазы как показатель устойчивости шелкопряда к высокой температуре / И.И. Чикало // Доклады ВАСХНИЛ. – 1951. – Вып. 5. – С. 39–44.
330. Шабельская, Э.Ф. Физиология растений / Э.Ф. Шабельская. – Мн.: Вышэйшая школа, 1987. – 240 с.
331. Шакирова, С.М. Лес – биосфера и человек / С.М. Шакирова [и др.]; под общ. ред. С.М. Шакировой. – Уфа: Башкирская энциклопедия, 1999.
332. Шапиро, И.Д. Значение пищевого фактора в проблеме вредной черепашки / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова // Труды ВИЗР, 1976. – Вып. 48. – С. 14–19.
333. Шапиро, И.Д. Энергетика питания стеблевого мотылька на разных кормовых растениях / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова, А.Н. Фролов, Э.П. Овсянко // Тр. ВИЗР: Вопросы экологической физиологии насекомых и проблемы защиты растений. – Л., 1979. – С. 107–112.
334. Шапиро, И.Д. Проблемы защиты растений от вредителей в условиях интенсификации и специализации сельскохозяйственного производства // Чтения памяти Н.А. Холодковского. 1978 / И.Д. Шапиро, К.В. Новожилов. – Л: Наука, 1979. – С. 3–50.

335. Швецова, О.И. Желтуха дубового шелкопряда и способы ликвидации ее в промышленных выкормках / О.И. Швецова // Микробиология. – 1954. – Т. 23, № 4. – С. 447–484.
336. Шеин, В.В. Особенности питания начальных возрастов гусениц сибирского шелкопряда на пихте сибирской / В.В. Шеин // Сиб. экол. ж. – 2002. – Т. 9, № 1. – С. 4348.
337. Шилов, И.А. Физиологическая экология животных / И.А. Шилов. – М.: Высшая школа, 1985. – 328 с.
338. Шилов, И.А. Экология / И.А. Шилов. – М.: Высшая школа, 2000. – 512 с.
339. Шкаруба, Н.Г. Способ выращивания дубового шелкопряда / Н.Г. Шкаруба, В.Ф. Дрозда, И.В. Вититнев // Открытия и изобретения. – 1990. – № 31. – С. 32.
340. Шкаруба, Н.Г. Способ выращивания полезных шелкопрядов / Н.Г. Шкаруба, И.В. Вититнев, В.Ф. Дрозда, А.И. Потопальский / А.с. 1666007 СССР, МКИ⁵ А 01 К 67/04. – Укр. с.-х. акад. Ин-т молекул. биол. и генет. АН УССР. – № 4699627/15; заявл. 19.04.89; опубл. 30.07.91. Бюл. № 28.
341. Школьник, М.Я. Микроэлементы в жизни растений / М.Я. Школьник. – Л.: Изд-во АН СССР, 1974. – 324 с.
342. Школьник, М.Я., Смирнов, Ю.С. О причинах повышения содержания фенолов у растений при избытке и недостатке минеральных элементов // Растения в экстремальных условиях минерального питания: эколого-физиологические исследования / под ред. М.Я. Школьника, И.В. Алексеевой-Поповой. – Л.: Наука, 1983. – С. 140–148.
343. Шмальгаузен, И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста / И.И. Шмальгаузен // Рост животных. – М.–Л., 1935. – С. 8–60.
344. Шмальгаузен, И.И. Факторы эволюции / И.И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
345. Шмидт-Нильсен, К. Физиология животных. Приспособления и среда / К. Шмидт-Нильсен. – М.: Мир, 1982. – Кн. 1. – 416 с.
346. Шовен, Р. Физиология насекомых / Р. Шовен. – М.: Мир, 1953. – 494 с.
347. Шпет, Г.И. Увеличение темпа роста и продуктивности в эволюции животного / Г.И. Шпет. – Киев: Урожай, 1971. – 112 с.
348. Шульц, Э.Э. Влияние естественной и искусственной дефолиации на содержание и состав экстрактивных веществ листьев березы (*Betula pendula* Rott.) – методы анализа и результаты / Э.Э. Шульц [и др.]; под общ. ред. Э.Э. Шульца // Доклады академии наук. – 2004. – Т. 394, № 4. – С. 551–554.

349. Шумаков, Е.М. Современные представления о специфике питания насекомых-фитофагов / Е.М. Шумаков, Н.М. Эдельман // Успехи современной биологии. – 1979. – Т. 88, вып. 2. – С. 277–291.
350. Щербиновский, Н.С. Пустынная саранча шитоцерка / Н.С. Щербиновский. – М.: Сельхозгиз, 1952. – 142 с.
351. Щербиновский Н.С. Циклическая активность солнца и обусловленные ею ритмы массовых размножений организмов // Земля во Вселенной. – М.: Мысль, 1964. – С. 151–169.
352. Эдельман, Н.М. Влияние режима питания на обмен веществ непарного шелкопряда и зимней пяденицы / Н.М. Эдельман // Тр. ВИЗРа. – 1954. – Вып. 6. – С. 75–91.
353. Эдельман, Н.М. Реакция насекомых с разными типами питания на биохимический состав корма / Н.М. Эдельман // Тр. ВИЗРа. – 1972. – Т. 32, вып. 46. – С. 46–57.
354. Эпова, В.И. Зоны вредоносности насекомых-фитофагов Азиатской России / В.И. Эпова, А.С. Плешанов. – Новосибирск: Наука, 1995. – 46 с.
355. Яковлев, Г.М. Резистентность, стресс, регуляция / Г.М. Яковлев, В.С. Новиков, В.Х. Хавлинсон. – Л.: Наука. – 1990. – С. 238.
356. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина. – М.: Просвещение, 1993. – 472 с.
357. Abenavoli A., Montagna M., Malgaroli A. Calcium: The common theme in vesicular cycling // Nature Neurosci. – 2001. – 4, N 2. – P. 117–118.
358. Ahmad J., Khan N.M. Effects of starvation on the longevity and fecundity of red cotton bug. *Dystercus cingulatus* (Hemiptera: Pyrrhocoridae) in successive selected generations // Appl. Entomol. and Zool. – 1980. – Vol. 5. – P. 182–183.
359. Ahmad S., Pritsos G.A., Bewen S.M., et. al. Activities of enzymes that detoxify superoxide anion and related toxic oxyradicals in *Trichoplusia ni* // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 1987. – 6. – № 2. – P. 85–96.
360. Akovs S., Guggenheim K., Antimetabolites in the nutrition of *Aedes aegypti* Larvae. Pyridoxine antagonists. – “compare” // Biochem. Physiol. – 1963. – Vol. 9. – P. 61–68.
361. Ali M.A. Studies of food consumption host selection and oviposition preference of the Egyptian alfalfa weevil, *Hypera brunneipennis* Boh. (Col., Curculionidae). – Z. angew. Entomol. – 1983. – V. 95, N 2. – P. 175–180.

362. Aratani Y. Role of Myeloperoxidase in the Host Defense against Fungal Infection // *Nippon Ishinkin Gakkai Zasshi.* – 2006. – Vol. 47, № 3. – P. 195–199.
363. Atkinson P.R. On the biology, distribution and natural host plants of *Eldonas satt saccharina* Walker (Lepidoptera, Pyralidae) // *J. Entomol. Soc. S. Afr.* – 1980. – V. 43. – P. 171–194.
364. Atsuki N., Kazuko N., Atsuko S. Plant constituents biologically active to insects. 1. Feeding stimulants for the larvae of the yellow butterfly *Eurema hecabe mandarina* // *Chen. and Pharm. Bull.* – 1979. – V. 27, N 3. – P. 602–608.
365. Aucoin R.R., Philogego B.J.R., Arnason J.T. Antioxidant enzymes as biochemical defenses against phototoxin-induced oxidative stress in three species of herbivorous Lepidoptera // *Arch. Insect Biochem. and Physiol.* – 1991. – 16. – № 2. – P. 139–152.
366. Aucoin R.R., Philogego B.J.R., Arnason J.T. Antioxidant enzymes as biochemical defenses against phototoxin-induced oxidative stress in three species of herbivorous Lepidoptera // *Arch. Insect Biochem. and Physiol.* – 1991. – 16. – № 2. – P. 139–152.
367. Babu R., Kumar N. Senthil, Jeyabalan D., Sivaramakrishnan S., Kavitha R., Murugan K. Effect of host plant secondary chemicals on food utilization of *Daphnis nerii* (Linn.) (Lepidoptera: Sphingidae) // *Uttar Pradesh. J. Zool.* – 1996. – 16, N 3. – P. 133–136.
368. Baldwin, T.J., Schultz J.C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants // *Science.* – 1983. – V. 221, 4607. – P. 277–279.
369. Ballan-Dufrançais Christiane /Localization of metals in cells of pterigote insects // *Microsc. Res. And. Techn.* – 2002. – 56, N 6. – P. 403–420.
370. Baozhong Ji, Boguang Zhao, Rugi Wu. Nanjing linye daxue xuebao // *J. Nanjing Forest. Univ.* – 1998. – 22, N 1. – P. 83–86.
371. Baranchikov Ju.N., Vshiykova T.A. Nutritional ecology of phytophagous insects: patterns of application in forest management // 111 Symp. Ochr. Ecosyst. Lesnych. – Warszawa: Wyd. SGGW-AR, 1984. – P. 85.
372. Barbosa Pedro. Influence of alkaloids on feeding preference of eastern deciduous forest trees by the gypsy moth *Limantria dispar* // *Amer. Natur.* – 1987. – N 1. – C. 53–69.
373. Barlov I.S. Fatty acid characteristics of some insect taxa // “Nature”. – 1963. – Vol. 197. – P. 311.

374. Bayreuth. Der Wirtsbaum als Nahrung für phytophage Insekten: Vortr Entomologentag // Schopf Entomol. – 1977. – V. 11. – N 6. – P. 633–638.
375. Berenbaum M.R., Isman M.B. Herbivory in holometabolous and hemimetabolous insects: contrast between Orthoptera and Lepidoptera // *Experientia*. – 1989. – 45. – N 3. – P. 229–236.
376. Bergamasco R., Horn D.H.S. The biological activities of ecdysteroids and ecdysteroid analogues // *Developments in endocrinology* / Ed. by I.A. Hoffman. Amsterdam. – 1980. – Vol. 7: Progress in ecdysone research. – P. 299–324.
377. Bergamasco R., Horn D.H.S. Distribution and role of insect hormones in plants // *Invertebrate endocrinology* / Ed. by R.G.H. Downer, H.N.Y. Laufer, A.R. Liss. New York. – 1983. – Vol. 1: Endocrinology of insects. – P. 627–654.
378. Blaw P.A., Feeny P., Contardo L., Robson D.S. Allylglucosinolate and herbivorous caterpillars: a contrast in toxicity and tolerance // *Science*. – 1978. – V. 200. – P. 1296–1298.
379. Blumer P., Diemer M. The occurrence and consequences of grasshopper herbivory in an Alpine grassland, Swiss Central Alps // *Arct. and Alp. Res.* – 1996. – 28, N 4. – P. 435–440.
380. Boguang Zhao, Xiaoping Cheng, Yunwei Ju, Xiaoping Li. Linyi kexue // *Sci. silv. sin.* – 2002. – 38, N 2. – P. 68–72.
381. Borden I.H. Aggregation pheromones in Scolytidae – In: *Pheromones North – Holland Publ. Co. Amsterdam. – London, 1974. – P. 135–160.*
382. Butovsky R.O. Heavy metal in invertebrate communities of polluted terrestrial ecosystems in Russia and Western Europe // *Pollut. Undiced Changes Soil Invertebrate Food-Webs.* – 1998. – P. 87–97.
383. Camps F., Coll I. Insect allelochemicals from Aynga plants // *Phytochem.* – 1993. – Vol. 32, N 6. – P. 1361–1370.
384. Cariac M.J., Ferrero A.A., Stadler T. Effects of crude plant extracts and mineral oil on reproductive performance of the codling moth *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) // *Bol. sanit. veg. Plagas.* – 2003. – N 3. – P. 471–479.
385. Carroll C.R., Hoffman C.A. Chemical feeding deterrent-mobilised in response to insect herbivory and counter adaptation by *Epilachna tredecimnotata* // *Science*. – 1980. – V. 209. – P. 444–416.
386. Carton B., Smagghe G., Tirry L. Toxicity of two ecdysone agonists, halofenozide and methoxyfenozide, against the multicoloured Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Col., Coccinellidae) // *J. Appl. Entomol.* – 2003. – 127, № 4. – P. 240–242.

387. Caspers N. Zur Larvalentwicklung und Produktionsökologie von *Tilupa maxima* Poda (Diptera, Tipulidae) // Arch. Hydrobiol. – 1980. – Supplementbd., b. 58, N 3. – S. 273–309.
388. Charleston D.S., Kfir Rami. The possibility of using Indian mustard, *Brassica juncea*, as a trap crop for the diamondback moth, *Plutella xylostella*, in South Africa // Crop Prot. – 2000. – 19, N 7. – P. 455–460.
389. Charmillot P.J., Gourmelon A., Fabre A.L., Pasquier D. Ovicidal and larvicidal effectiveness of several insect growth inhibitors and regulators on the codling moth *Cydia pomonella* L. (Lep., Tortricidae) // J. Appl. Entomol. – 2001. – N 3. – P. 147–153.
390. Chi De-fu, Sun Ming-xue, Xia Wen-fu. Pesticidal character of phytoecdysteroids from *Ajuga multiflora* Bunge (Labiateae) on larvae of *Cryptorrhynchus lapathi* L. (Coleoptera: Curculionidae) // J. Forest. Res. – 2002. – N 3. – C. 177–182.
391. Chinnery I.A. Carbohydrases of the midgut of the leather beetle *Dermestes maculatus* // J. Insect. Physiol. – 1971. – V. 17, N 1. – P. 47–61.
392. Chlodny I. Bioenergetics of the larval development of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say), in relation to temperature condition // Ann. zool. PAN. – 1975. – V. 33, N 10. – P. 149–187.
393. Christiansen M.N., Foy C.D. Fate and function of calcium in tissue. – Commun. Soil. Sci. a. Plant Anal. – 1979. – Vol. 10, N 1–2. – P. 427–442.
394. Cen Yi-jing, Pang Xiong-fei, Zhang Mao-xin, Deng Qiao-sheng, Du Yu-ying, Wang Biao. Спиртовые экстракты 26 непредпочитаемых растений как репелленты откладки яиц у *Phyllocnistis citrella* // Huanan nongye daxue xuebao. Ziran kexue ban = J.S. China Agr. Univ. Natur. Sci. Ed. – 2003. – N 3. – P. 27–29.
395. Clark E.W. A review of literature on calcium and magnesium in insects // Ann. Ent. Soc. Amer. – 1958. – V. 51, N 2. – P. 142–154.
396. Cram W.T. Fecundity of the black vine weevil, *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera, Curculionidae), fed foliage from some current cultivars and advanced selections of strawberry in British Columbia // J. Entomol. Soc. Brit. Columbia. – 1980. – V. 77. – P. 25–26.
397. Dedos S.G., Fugo H. Involvement of calcium, inositol-1,4,5 trisphosphate and diacylglycerol in the prothoracicotropic hormonestimulated ecdysteroid synthesis and secretion in the prothoracic glands of *Bombyx mori* // Zoo. Sci. – 2001. – 18, N 9. – P. 1245–1251.

398. Degenhardt D., Trier T., Mattson W. Performance of gypsy moth on birch exposed to elevated CO₂ under free-air conditions: Abstr. Pap. Annu. Meet. Mich. Acad. Grand Valley State Univ., Allendale, Mich., March 12–13, 1999 // Mich. Acad. – 1999. – 31, N 2. – P. 287.
399. Delvi M.R., Pandian T.J. Ecological energetics of the grasshopper *Poecilocus pictus* in Bangalore fields // Proc. Indian Acad. Sci. – 1979. – B. 88, N 4. Part 1. – P. 241–256.
400. Dikeman R.N., Lambremont E.N., Allen R.S. Evidence for selective absorption of polyunsaturated fatty acids during digestion in the tobacco budworm, *Heliothis virescens* F. // J. Insect. Physiol. – 1981. – V. 27, N 1. – P. 31–33.
401. Dinan L. Phytoecdysteroids in *Kochia scoparia* (burning bush) // I. Chromatograph. – 1994. – Vol. 658. – P. 69–76.
402. Dinan L. A strategy towards the elucidation of the contribution made by phytoecdysteroids to the deterrence of invertebrate predators on plants // Rus I. Plant Physiol. – 1998. – Vol. 45, N 3. – P. 347–359.
403. Du Yu-Zhe, Guo Shi-Yi, Wang Xiu-Ling, Liu An-Xi, Wang Qing-Min, Huang Run-Qiu Действие нового типа нестероидного агониста экидистероидов на формирование кутикулы у гусениц *Helicoverpa armigera* // Kunchong xuebao = Acta entomol. sin. – 2002. – N 6. – С. 748–752.
404. Eck Gero, Fiala Brigitte, Linsenmair K.E., Hashim R.B., Proksch P. Trade-off between chemical and biotic antiherbivore defense in the south east Asian plant genus *Macaranga* // J. Chem. Ecol. – 2001. – 27, N 10. – P. 1979–1996.
405. Eijs I., Ellers J., Van Duijn G. Feeding strategies in drosophilid parasitoids: The impact of natural food resources on energy reserves in females // Ecol. Entomol. – 1998. – 23, N 2. – P. 133–138.
406. Epstein E. The essential role of calcium in selective cation transport by plant cells. – Plant Physiol. – 1961. – Vol. 36, N 4. – P. 437–444.
407. Escherich K. Die Fortinsecten Mitteleuropas. – Berlin, 1914. – Bd. 1. – 613 s.
408. Faeth Stanley H., Rooney Robert F. (III). *Quercus gambelii*. Variable budbreak and insect folivory of Gambel oak (*Quercus gambelii*: fagaceae) // Southwest. Natur. – 1993. – 38. – N 1. – P. 1–8.
409. Feeny P. Effect of tannins in the feeding control of larvae *Operophtera brumata* // Ecology. – 1970. – V. 51. – P. 565–581.

410. Fordyce J.A., Malcolm S.B. Specialist weevil, *Rhyssomatus lineaticollis*, does not spatially avoid cardenolide defenses of common milkweed by ovipositing into pith tissue // *J. Chem. Ecol.* – 2000. – 26, N 12. – P. 2857–2874.
411. Forster M.A., Schultz J.C., Hunter M.D. Modelling gypsy moth-virus-leaf chemistry interactions: Implications of plant quality for pest and pathogen dynamics // *J. Anim. Ecol.* – 1992. – 61, N 3. – P. 509–520.
412. Fox L.R., Morrow P.L. Specialization: species property or local phenomenon? // *Science.* – 1981. – V. 211. – P. 887–893.
413. Fraenkel G. The raison d'être of secondary plant substances // *Science.* – 1959. – V. 129, N 3361. – P. 1466–1470.
414. Fraenkel G. Food conversion efficiency by fleshfly larvae, *Sarcophaga bullata* // *Physiol. Entomol.* – 1981. – V. 6, N 2. – P. 157–160.
415. Fragoyiannis D.A., McKinlay R.G., D'Melo J.P.F. Interactions of aphid herbivory and nitrogen availability on the total foliar glycoalkaloid content of potato plants // *J. Chem. Ecol.* – 2001. – 27, N 9. – P. 1949–1762.
416. Gao Zhan-lin, Dang Zhi-hong, Jia Hai-min, Li Xiu-hua, Xu Jing-xian Инсектицидная активность некоторых экстрактов растений в отношении тлей и ко-токсичность химическими инсектицидами // *H. nongye daxue xuebao = J. Agr. Univ. Hebei.* – 2004. – N 4. – P. 67–70.
417. Gasov H. Der grüne Eichenwichtler (*Tortrix viridana* L.) als Forstschadling // *Arb. Biol. Reichsanstalt.* – 1925. – Bd. 12. – S. 335–508.
418. Gobbi A., Budia F., Schmider M., Estal P., Pineda S., Vinnela E. Acción del Tebufenocida sobre *Spodoptere littoralis* // *Bol. sanid Veg Plagas.* – 2000. – N 1. – P. 119–127.
419. Gongatskii K.B., Butovsky R.O. Heavy metal pollution and Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the vicinity of the Kosogorski metallurgie plant at Kosaya Gora // *Pollut. Undiced Changes Soil Invertebrate Food-Webs.* – 1998. – P. 55–63.
420. Gupta S.C., Maleyvar R.P. Consumption, digestion and utilization of the leaves of *Raphanus sativus* and *Brassica rapa* by larvae of *Pieris brassicae* (Lepidoptera, Pieridae). – *Acta entomol. Bohemosl.* – 1981. – V. 78, N 5. – P. 290–302.
421. Gupta B.K., Verma M., Kharoo V.K. Orac administration of potassium permanganate on silkworm (*Bombyx mori* L.) rearing. // *Ann. Entomol.* – 1991. – N 1–2. – P. 61–62.
422. Habermann M., Ott A. Feeding patterns of the larch casebearer *Coleophora laricella* Hbn. (Lepidoptera., Coleophoridae) on

- European Jarch // J. Appl. Entomol. – 1995. – 119, N 9. – P. 581–584.
423. Hananao K., Panayotov M., Shen W. Relationship between respirations and nutrition of the silkworm, *Bombux mori* // Proc. Jap. Fcad. B. – 1995. – 71, N 10. – P. 310–313.
424. Haukioja E. Inducible defences of white birch to a geometrid defoliator, *Epirrita autumnata* // Proc. 5-th Scymp. Insect-plant Relationships. – Wageningen, 1982. – P. 199–203.
425. Haukioja E. Putting the insects into the birch-insect interaction // *Oecologia*. – 2003. – Vol. 136. – P. 161–168.
426. Haukioja E., Suomelä J., Neuvonen S. Long-term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and efficacy on a defoliator // *Oecologia*. – 1985. – V. 65, N 3. – P. 363–369.
427. Havlickowa H. Causes of different feeding rates of pea leaf weevil *Sitona lineatus* on three pea cultivars // *Entomol. exp. et appl.* – 1980. – V. 27, N 3. – P. 287–292.
428. Heinrich B. Foraging strategies of caterpillars: leaf damage and possible predator avoidance strategies // *Oecologia*. – 1979. – V. 42. – P. 325–337.
429. Henn M. The changes of polyphenols as a result of the passage through the gut of the gypsy moth *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae): Influence on the growth of the larvae // *J. Appl. Entomol.* – 1999. – 123, N 7. – P. 391–395.
430. Hodkinson J.D., Hedges M.K. *Insect herbivory*. N. Y., 1982. – 77 p.
431. Hosking G.P., Hutcheson I.A. Nutritional basis for feeding zone preference of *arhopalus fesus* (Coleoptera: Cerambycidae) // *N. Z., J. Forest. Sci.* – 1979. – V. 9, N 2. – P. 185–192.
432. Hou You-Ming, Pang Xianon-Fei, Liang Guang-Wen. *Kunchong xuebao* // *Acta entomol. sin.* – 2002. – 45, N 1. – P. 47–52.
433. Hu Wengi, Cook Barbara J., Ampasala Dinakara R., Zheng Sichun, Caputo Guido, Krell Peter J., Retnakaran Arthur, Arif Basil M., Feng Qili. 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* // *Arch. Insect Biochem. and Physiol.* – 2004. – N 2. – P. 68–78.
434. Ignatowicz S. Effect of inorganic salts upon biology and development of acarid mites. IV. Effects of calcium phosphate surplus in food upon fecundity, life span and development of copra mite, *Tyrophagus putrescentiae* (Schrank) (Acarina, Acaridae). – *Pol. Pis. Entomol.* – 1980. – V. 50, N 2. – P. 289–298.
435. Jacobsen D. Food preference of the caddis larvae *Anabolia nervosa* feeding on aquatic macrophytes. *Pap. Condr. Int. Assoc. Theor. and*

- Appl. Limnol, Barcelona. 1992. pt. 4. // Vern. / Int. Ver. theor. unol angew. Limnol. – 1994. – 25, pt. 4. – P. 2478–2486.
436. Jang J., Stamp N.E. Simultaneous effects of nighttime temperature and an allelochemical on performance of an insect herbivore // *Oecologia*. – 1995 – V. 104, N 2. – P. 225–233.
437. Jiang Shuang-lin, Guo xiao-qiang, Zhan Guo-lin, Liu Bin Предварительное исследование источников растительных инсектицидов на востоке провинции Ганьсу, КНР // *Xibei zhiwu xuebao* = *Acta Bot. Boreali-Occident. Sin.* – 1999. – N 6. – P. 209–211.
438. Joern A., Bermer Spencer T. Impact of diet quality on demographic attributes in adult grasshoppers and the nitrogen limitation hypothesis // *Ecol. Entomol.* – 1998. – 23, N 2. – P. 174–184.
439. Kaitaniemi P., Ruohonaki K., Ossipov V., Haukioja E., Pihlaja K. Delayed induced changes in the biochemical composition of host plant leaves during an insect outbreak // *Oecologia*. – Vol. 116. – P. 182–190.
440. Kapil R.P. Effects of feeding different host plant on the growth of larvae and weight of cocoon of *Philosamia ricini* // *Indian J. Entomol.* – 1967. – V. 29. – P. 295–296.
441. Karlson P. On the use of ecdisteroid nomenclature XI Ecdysone Workshop: Programad Abstracts Ceske Budejovice, 1994. – P. 7–8.
442. Keena M.A., Shields K.S. Proactive research on *Lymantria monacha* (Lepidoptera: Lymantriidae) to prevent its introduction and establishment: Pap. US Dep. Agr. Interagency Gyrusy Moth Res. Forum, Annapolis, Md, Jan. 20–23, 1998 // *Gen. Techn. Rept / Northeast Res. Stat. US Dep. Agr. Forest Serv.* – 1998. – ne-248. – P. 39.
443. Kessler A., Baldwin J.T. Plant responses to insect herbivory: The emergin mollecular analysis // *Annual Review of Plant Biology*, 2002. – S. 299–328.
444. Khanuja Suman Preet Singh, Satapathy Sarita, Singh Subhash Chandra, Kumar Santha, Arya Jai Shankar, Tripathy Arun Kumar, Shasany Ajit Kumar, Darokar Mahendra Pandorang, Kumar Sushil. Process of its application against lepidopteran insects using *Albizzia lebbeck* plant extract and *Bacilus Thuriengiensis* delta-endotoxin; Council of Scientific and Industrial Research. – 2002. – N 09/923586.
445. King R.D. The effect Of diet on fat levels and fecundity of *Heteronychus arator* (Coleoptera: Scarabaeidae) // *Proc.* 2nd

- Australas. Conf. Grassland Invertebr. Ecol., Palmerston North, 1978. – Wellington. – 1980. – P. 97–99.
446. King P.D., Mercer C.F., Meeking I.S. Ecology of black beetle *Heteronychus arator*: Influence of plant species on larval consumption, utilization and growth // *Entomol. exp. et appl.* – 1981. – V. 29, N 1. – P. 109–116.
447. Köhler H.-R. Localization of metals in cells of saprophagous soil arthropods (Isopoda, Diplopoda, Collembola) // *Microsc. Res. and Techn.* – 2002. – 56, N 5. – P. 393–401.
448. Koul A., Singh D., Sharma C.P. Palatability of some mulberry varieties to silkworm // *Entomol.* – 1994. – 19, N 34. – P. 115–117.
449. Kozlova T., Thummel C.S. Steroid regulation of postembryonic development and reproduction in *Drosophila* // *Trends in Endocrinology and Metabolism.* – 2000. – 11(7). – P. 276–280.
450. Krause J., Resnik H. Untersuchungen zur Steigerung der Flavonol-Accumulation durch P- und N-Mangel in *Fagopyrum esculentum* Moench // *Z. Pflanzenphysiol.* – 1976. – Bd. 79, N 5. – S. 392–400.
451. Krishnan N., Jeyakumar G., Dinakaran S. Consumption and utilization of senescent flowers by *Mylabris pustulata* (Coleoptera) // *Uttar. Pradech. J. Zool.* – 1997. – 17, N 1. – P. 60–62.
452. Kubo I., Kloske I.A. Isolation of phytoecdysones as insect ecdysis inhibitors and feeding deterrents // *Plant resistance to insects* / Ed. by P.A. Hedin. Washington. – 1983. – P. 329–346 (Amer. Chem. Soc. Ser. 208).
453. Kumar V.S., Santhi M., Krishnan M. RH-5992 – an ecdysone agonist on model system of the silkworm *Bombyx mori* // *Indian J. Exp. Biol.* – 2000. – 38, № 2. – P. 137–144.
454. Lafont R. Ecdisteroid and related molecules in animals and plants // *Conference on Isoprenoids, 2003. Chem. Listy, 97.* – P. 280–281.
455. Lafont R., Dinan L., Practical uses for ecdisteroids in mammals including humans: an update // *Journal of Insect Science.* – 2003. – 3(7). – P. 30.
456. Lafont R.D., Wilson I.D. *The Ecdysone Handbook*. 2nd ed. Nottingham: The Chromatographic Society. – 1996. – 525 p.
457. Larsson S., Tenov O. On the constitution rate of *Neodiprion sertifer* – a reply to a comment by F. Slansky J.R. // *Oecologia (Berl.)*. – 1981. – V. 48, N 2. – P. 294–295.
458. Lebedeva N.V., Minkina T.M. Toxicant concentrations in a terrestrial food-web in South West Russia // *Pollut. Undiced Changes Soil Invertebrate Food-Webs.* – 1998. – P. 99–106.
459. Lehman R.H., Rice E.L. Effect of deficiencies of nitrogen, potassium and sulfur on chlorogenic acids and scopolin in

- sunflower // Amer. Madland. Natur. – 1972. – Vol. 87, N 1. – P. 71–80.
460. Lepage M. Structure et dynamique des peuplements de termites tropicaux // Acta oecol. Oecol. gen. – 1983. – V. 4, N 1. – P. 65–83.
461. Liang Z.Y., Pilon-Smiths E.A.N., Jouanin L., Terry N. Overexpression on of glutathionsynthetaice in indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance // Plant. Physiol. – 1999. – 119, N 1. – P. 73–79.
462. Llewellyn M., Qureshi A.L. The energetics of Megoura viciae reared on different parts of the broad bean plant (*Vicia faba*) // Entomol. exp. et appl. – 1979. – V. 26, N 2. – P. 127–135.
463. Mackay P.A., Wellington W.J. Notes on the life history and habits of the red-backed sew fly, *Eriocampa onata* (Hymenoptera: Tenthredinidae) // Canad. Entomol. – 1977. – V. 109. – P. 53–58.
464. Magnoler A., Cambini A. Consumption and utilization of leaf tissue of *Quercus suber* L. and *Quercus ilex* L. by *Lymantria dispar* L. larvae // Redia. – 1997. – 80. – P. 99–106.
465. Mancebo Femando, Hilje Luko, Mora G.A., Salasar Rodolfo. Antifeedant activity of *Qassia amara* extracts on *Hypsipyla grandella* (Lep., Pyralidae) larvae // Crop Prot. – 2000. – 19, N 5. – P. 301–305.
466. Martinek V. Uberdie Moglichkeiten der Langfristigen Prognose der Massenvermehrung der rothen kiefernbuschhornblatt – wespe *Neodiprion sertifer* (Geoff) in Eurasien. – In XIII th. Intern. Congr. of entomology, Moscow, 1968, 2–9 Aug. // Proc. L. Nauka. – 1972. – V. 3. – C. 56–59.
467. McClure M.S. Foliar nitrogen: a basis for host suitability for elongate hemlock scale, *Fiorinia externa* (Homoptera: Diaprididae) // Ecology. – 1980. – V. 61, N 1. – P. 72–79.
468. Mehlhorn Heinz, Schmidl Jurgen, Walldorf Volker, Alpha-Biocare GmbH. Выращивание личинок и куколок *Lucilia*, *Phormia*, *Sarcophaga* и *Calliphora* на экстрактах из растений. № 10328102.9., 2005.
469. Meravy L. Phenolic compounds of pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) and the effect of calcium deficiency on their content. – Acta Univ. carol. Biol. – 1974. – N 4. – P. 205–216.
470. Michaud J.P. Conditions for the evolution of polyagy in herbivorous insect // Oikos. – 1990. – 57. – N 2. – P. 278–279.
471. Miyashita K. Outbreaks and population fluctuations of insects, with special reference to agricultural insect pests in Japan // Bull Nat Inst Agr Sci. Ser. C. – 1963. – N 15. – P. 19–35.

472. Moore R.F. The effect of varied amount of starch, sucrose and lipids on the fatty acids of the boll weevil // *Entomol. exp. et appl.* – 1980. – V. 27, N 3. – P. 246–254.
473. Morais H., Diniz J., Baumgarten L. Padroes de producao de folhes e sua utilizacao por larvas de Lepidoptera em um cerrado de Brasilia // *Rev. Bras. bot.* – 1995. – 18, N 2. – P. 163–170.
474. Myers J.H., Williams K.S. Does tent caterpillar attack reduce the food quality of red alder foliage? // *Oecologia.* – 1984. – V. 62, N 1. – P. 74–79.
475. Nakanishi K., Koreeda M., Sasaki S. The structure of ponasteron A an insect moulting hormone from the Eaves of *Podorarpus nakaii* Hay // *Chem. Commun.* – 1966. – P. 915–917.
476. Nalina Sundari M.S. Inhibitory activity of *Catharanthus roseus* alkaloids on enzyme activity and reproduction in *Euproctis fraterna* (Lep., Lymantriidae) // *Ann. Appl. Biol.* – 1998. – 133, N 2. – P. 149–154.
477. Nault L.R., Styer W.E. Effects of sinigrin on host selection by aphids // *Ent. exp. et Appl.* – 1972. – V. 15. – P. 423–437.
478. Neuvonen S., Haukioja E. Low nutritive quality as defence against herbivores: induced responses in birch // *Ibid.* – 1984. – V. 63, N 1. – P. 71–74.
479. Nichol H., Law J.H., Winzerling J.J. Iron metabolism in insects // *Annal Review of Entomology.* – 2002. – P. 535–559.
480. Niemelä P., Ojala H., Ojala M.-L., Haukioja E. Retarded growth of lepidopteran larvae after mechanical damage to leaves of tamarack and dwarf birch near Schefferwille, central Quebec-Labrador peninsula // *McGill Sub. – Arct. Res. Rep.* – 1980. – V. 30. – P. 52–56.
481. Nylin Sören, Bergström A., Janz Niklas. Butterfly host plant choice in the face of possible confusion // *J. Insect Behav.* – 2000. – 13, N 4. – P. 469–482.
482. Oberlander H., Silhacek D.L., Porcheron P. Non-Steroidal Ecdysteroid Agonists: Tools for the Study of Hormonal Action // *Arch. Insect Biochem. Physiol.* – 1995. – Vol. 28. – P. 209–223.
483. Odinokov V.N., Galyautdinov I.V., Nedopekin D.V., Khalilov L.M., Shashkov A.S., Kachala V.V., Dinan L., Lafont R. // Phytoecdysteroids from the juice of *Serratula coronata* L. (Asteraceae) // *Insect Biochem. and Mol. Biol.* – 2002. – N 2. – P. 161–165.
484. Parry Dylan, Herms Daniel A., Kosola Kevin, Scriber J. Mark. Examining the role of delayed-induced resistance in gypsy moth outbreaks: Pap. US Dep. Agr. Interagency Gypsy Moth Res. Forum,

- Annapolis, Md, Jan. 20–23, 1998. //Gen. Techn. Rept. / Northeast Res. Stat. US Dep. Agr. Forest Serv. – 1998. – ne-248. – C. 46.
485. Parry D., Herms D.A., Mattson W.J. Responses of an insect folivore and its parasitoids to multiyear experimental defoliation of aspen // Ecology. – 2003. – Vol. 84. – P. 1768–1783.
486. Price P.W. Insect herbivore population Dynamics: is a new paradigm available? – Budapest, 1991. – P. 177–190.
487. Prieme A., Knudsen T.B., Glasius M., Christensen S. Herbivory by the weevil *Strophosoma melanogrammum* from young Norway spruce (*Picea abies*) // Atmos. Environ. – 2000. – 34, N 5. – P. 711–718.
488. Quicke Donald L.J., Wyeth Paul, Fawke James D., Basybuyuk Hasan H., Vinsent Julian F.V. Manganese and zinc in the ovipositors and mandibles of hymenoptera insect // Zool. J. Linn. Soc. – 1998. – 124, N 4. – P. 387–396.
489. Raina A.K., Park Y.I., Hruska Z. Ecdysone agonist halofenozide affects corpora allata and reproductive physiology of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* // J. Insect Physiol. – 2003. – N 7. – P. 677–683.
490. Raupp M.J., Denno F.R. The suitability of damaged willow leaves as food for the leaf beetle, *Plagioderma versicolora* // Ecol. Entomol. – 1984. – V. 2, N 4. – P. 443–448.
491. Reed H.S. Cytology of leaves affected with little-leaf. – Amer. J. Bot. – 1938. – Vol. 25, N 3. – P. 174–186.
492. Reed H.S., Dufrenoy J. Catechol aggregates in the vacuoles of cells of zincdeficient plant. – Amer. J. Bot. – 1942. – Vol. 29, № 7. – P. 544–551.
493. Rees H.H. Ecdysones – In Aspects of terpenoid chemistry and biochemistry // Acad. Press. London. – 1971. – P. 181–222.
494. Rees H.H. Ecdisteroid biosynthesis and inactivation in relation to function // Europ. I. Entomol. – 1995, 92(1). – P. 9–39.
495. Robb J., Busch L., Rauser W.E. Zinc toxicity and xylem vessel wall alterations in white beans. – Ann. bot. – 1980. – Vol. 46, N 1. – P. 43–50.
496. Roberts J.I., Olson B.E. Effect of *Euphorbia esula* on growth and mortality of migratory grasshopper nymphs // J. Agr. and Urb. Entomol. – 1999. – 16, N 2. – P. 97–106.
497. Sandström J., Telang A., Moran N.A. Nutritional enhancement of host plants by aphids – a comparison of three aphid species on grasses // J. Insect Physiol. – 2000. – 46, N 1. – P. 33–40.
498. Satchell J.E. Feasibility study of energy budget for Meathop Wood // Productivity of forest ecosystems. – Paris: UNESCO, 1971. – P. 84–103.

499. Schedl K.E. Der Schwammspinner (*Patheria dispar* L.) in Euroasian, Africa and Neuengland – Berlin: Pavey, 1936. – 242 s. (Monogr. Ang/ Entomol, N 11).
500. Schiitte F. Untersuchungen über die Populations dynamik des Eichen wicklers (*Tortrix viridana* L.) // Ztschr. angew. Entomol. – 1957. – Bd. 40, N 1. – S. 1–36; N 3. – S. 285–331.
501. Schroeder L.A. Distribution of Caloric densities among larvae feeding on Black Cherry tree leaves // *Oecologia*. – 1977. – V. 29. – P. 219–222.
502. Schroeder L.A., Malmer M. Dry matter, energy and nitrogen conversion by Lepidoptera and Hymenoptera larvae fed leaves of black cherry // *Oecologia*. – 1980. – V. 45, N 1. – P. 63–71.
503. Schowalter T.D., Whitford W.G., Turner R.B. Bioenergetics of the range caterpillar, *Hemileuca oliviae* (Chll.) // *Oecologia*. – 1977. – V. 28, N 2. – P. 153–161.
504. Scriber J.M. Latitudinal gradients in larval feeding specialization of the world Papilionidae // *Psyche*. – 1973. – V. 80. – P. 355–373.
505. Scriber J.M. Limiting effects of low leaf-water content of the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae) // *Oecologia*. – 1977. – V. 28, N 3. – P. 269–287.
506. Scriber J.M. The effects of larvae feeding specialization and plant growth form on the consumption and utilization of plant biomass and nitrogen: an ecological consideration // *Entomol. exp. et. appl.* – 1978. – V. 24, N 3. – P. 694–710.
507. Scriber J.M., Feeny P. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants // *Ecology*. – 1979. – V. 60, N 4. – P. 829–850.
508. Self L.S., Guthrie F.E., Hodhson E. Metabolism of nicotine by tobacco feeding insect // *Nature*. – 1964. – V. 204. – P. 300–301.
509. Sharma H.C., Agarwal R.A. Consumption and utilization of bolls of different cotton genotypes by larvae of *Earias vittella* F. and effect of gossypol and tannin on food utilization // *Z. angew. Zool.* – 1981. – V. 68, N 1. – P. 13–37.
510. Singh A.K. Growth and induction in food consumption of *Helicoverpa armigera* Hbn. (Lep., Noctuidae) larvae on chickpea, soybean and maize diets // *J. Appl. Entomol.* – 1999. – 123, N 6. – P. 335–339.
511. Singhal R.N. Relationships between ecological efficiencies of a herbivore and a carnivore insect // *Indian J. Ecol.* – 1980. – V. 7, N 1. – P. 71–76.

512. Sinohara H. Carbohydrate content of various silk fibroins // *Insect Biochem.* – 1977. – N 3. – P. 3–4.
513. Slama K. Ecdysteroids insect hormones, plant defence or human medicine // *Phytoparasitica.* – 1993. – Vol. 21. – P. 3–8.
514. Slansky F., Scriber J.M. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects // *Entomol. Soc. Am. Bull.* – 1982. – V. 28, N 1. – P. 43–55.
515. Slansky F., Scriber J.M. Food consumption and utilization // *Compr. insect physiol. biochem. pharmacol.* – Oxford: Plenum, 1985. – V. 4. – P. 87–164.
516. Slizynski K. Rozwoj brudnicy nieparki *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) w warunkach laboratoryjnych // *Pol. pis entomol.* – 1978. – 48, N 3. – P. 463–474.
517. Smith D.S. Effects of changing the phosphorus content of the food plant on the migratory grasshopper, *Melanoplus bilituratus* (Walker) (Orthoptera, Acrididae) // *Canad. Ent.* – 1960. – Vol. 92, N 2. – P. 103–107.
518. Smits S. Small Brain Neuropeptides // *Trends in Endocrinology and Metabolism.* – 1998, 9. – P. 301–302.
519. Soctens Ph., Pastells I.M. Host-plant selection in two salicaceae specialists, *Phratore vitellinae* and *Ph. tibialis* // 20 Int. Congr. Entomol, Firenze, Aug. 25–31, 1996: *Poc-Firenze, 1996.* – P. 38.
520. Stadler B. The effect of plan guality and temperature on the fitness of *Cinara pruinosa* (Sternorrhyncha: Lachnidae) on Norway spruce // *Eur. J. Entomol.* – 1998. – Vol. 95, N 3. – P. 351–358.
521. Stephens G.R., Turner N.C., Roo H.C. Some effects of defoliation by gypsy moth (*Porthetria dispar* L.) and elm spanworm (*Entomos subsignarius* Hbn.) on water balance and growth of deciduous forest trees // *Forest Sci.* – 1972. – Vol. 18, N 4. – P. 326–330.
522. Sun X., Song Q., Barrett B. Effects of ecdysone agonists on the expression of EcR, USP and other specific proteins in the ovaries of the codling moth (*Cydia pomonella* L.) // *Insect Biochem. and Mol. Biol.* – 2003. – 33, N 8. – P. 829–840.
523. Sun Zhi-tan, Hu Mei-yin, Zhong Guo-hua Биологическое влияние экстрактов из семейства против *Spodoptera litura* // *Guangxi nongye sheng. kexue = J. Guangxi Agr. and Biol. Sci.* – 2004. – N 2. – P. 118–121.
524. Swain T. Secondary compounds as protective agents // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1977. – Vol. 28. – P. 479–501.

525. Takemoto T., Ogawa S., Nishimoto N. Isolation of the moulting hormones of insects from *Achyranthes radix* // *Yahugaki Zasshi*. – 1967. – Vol. 87. – P. 325–327.
526. Thompson S.N. Effect of dietary glucose on in vitro fatty acid metabolism and in vitro synthetase activity in the insect parasite, *Exeristes robarator* (Fabricius) // *Insect. Biochem.* – 1979a. – Vol. 9, N 6. – P. 645–651.
527. Thompson S.N. The effects of dietary carbohydrate on larval development and lipogenesis in the parasite, *Exeristes robarator* (Fabricius) (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *J. Parasitol.* – 1979b. – Vol. 65, N 6. – P. 849–854.
528. Thorvilson H., Rudd B. Are landscaping mulches repellent to red imported fire ants? // *Southwest. Entomol.* – 2001. – 26, N 3. – P. 195–203.
529. Truman James W., Riddiford Lynn M. Endocrine insights into the evolution of metamorphosis in insects // *Annual Review of Entomology*. – 2002. – Vol. 47. – P. 467–500.
530. Tuncer C., Erzen R. Influence some fodder plants on progress *Lymantria dispar* L. // *Turk. entomol. derg.* – 1995. – N 1. – P. 17–25.
531. Tuomi J., Niemelä P., Haukioja E. et al. Nutrient stress: An explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation // *Oecologia*. – 1984. – Vol. 61. – P. 208–209.
532. Van der Geest, Harm G., Soppe W.J. Greef G.D. Combined effects of lowered oxygen and toxicants (copper and diazinon) on the mayfly *Ephoron virgo* // *Environ. Toxicol. and Chem.* – 2002. – 21, N 2. – P. 431–436.
533. Vanderzandt E.S. Axenic rearing of the ball weevil on defined diets: amino acid, carbohydrate and mineral requirements // *J. Insect. Physiol.* – 1965. – Vol. 11. – P. 659–670.
534. Van Hoven W. Trees` secret warning system against browsers // *Custos*. – 1984. – Vol. 13, N 5. – P. 14–16.
535. Vats L.K., Kounsai B.R. A quantitative study of food consumption, assimilation and growth of *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae) on two host plant // *Indian J. Ecol.* – 1982. – Vol. 8. – P. 292–297.
536. Vijver Martina, Jager Tjilling, Posthuma Leo, Peijinenburg Willie Impact of metal pools and soil properties on metal accumulation in *Folsomia candida* (Collembola) // *Environ Toxicol and Chem.* – 2001. – 20, N 4. – P. 712–720.

537. Walker-Simmons, M., Ryan C.A. Wound-induced accumulation of trypsin-inhibitor activities in plant leaves // *Plant Physiology*. – 1977. – Vol. 59, N 3. – P. 437–439.
538. Wang Jan, Li Zhen-yu, Ge Fend // *Kunchong Xuebao = Acta entomol. sin.* – 2000. – 43. – N 3. – C. 291–296.
539. Wang Liwen, Wang Yang, Zhang Xuelian *Liaoning daxue xuebao. Ziran kexue ban = J. Liaoning Univ. Natur. Sci. Ad.* – 2001. – 28, N 2. – P. 180–183.
540. Waldbauer G.P. The consumption and utilization of food by insects // *Adv. Insect Physiol.* – 1968. – Vol. 5. – P. 229–288.
541. Wallwork J.A. Calorimetric studies on soil invertebrates and their ecological significance // *Progress in Soil Zoology*. – 1975. Praga. – P. 231–240.
542. Watanabe K., Horie Y. Huxon cancuraky gzaccu // *J. Sericult. Sci. Jap.* – 1980. – Vol. 49, N 3. – P. 177–185.
543. Wawrzyniak M., Blazejewska A. Estimation of activity of powdered fruits of common fennel (*Foeniculum capillaceum* Gilib.) on the fecundity of *Sitophilus oryzae* L. // *J. Plant. Prot. Res.* – 2001. – 41, N. 4. – P. 329–332.
544. Weitraub J.D., Lawton J.H., Scoble M.J. Lithinine moths on ferns: A. phylogenetic study of insect-plant interactions // *Biol. J. Linn Soc.* – 1995. – 55, N 3. – P. 239–250.
545. White E.G. Energy flow efficiencies in New Zealand grasshopper (Orthoptera). – Proc. 2nd Australas. Conf. Glassand Invertebr. Ecol., Palmerston North, 1978, Wellington, 1980. – P. 38–40.
546. Wing K.D. RH-5849, a nonsteroidae ecdysone agonists on *Drosophilla* all line // *Sciense.* – 1988. – V. 241. – P. 467–469.
547. Wing K.D. Slaveski R.A., Carlson G.K. RH 5849 Nonsteroidae Ecdysone Agonist.: Effects on Larval Lepidoptera // *Sciense.* – 1988. – Vol. 24. – P. 470–472.
548. Yamada Y., Bell A.E. Reproductive fitness and adaptability to heterogeneous environments of *Tribolium* population selected under optimum or stress nutrition // *Can. J. Genet. and Cytol.* – 1980. – Vol. 22, N 2. – P. 187–195.
549. Yano An-Qing Биологическая активность и фотоактивация неочищенных экстрактов из растения *Celastrus* sp. в отношении *Pieris rapae* // *Kunchong zhishi = Entomol. Knowl.* – 2005. – N 2. – P. 196–198.
550. Yi Hui-lian, Gao Cui-lian. Влияние экстрактов *Ganoderma lucidum* на биологические параметры *Drosophila melanogaster* //

- Shanxi daxue xuebao. Ziran kexue ban = J. S. Univ. Natur. Sci. Ed. – 2000. – N 3. – P. 254–256.
551. Zabel A., Manojlovic B., Rajkovic S., Stankovic S., Kostic M. Effect of neem extract on *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) and *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Coleoptera: Chrysomelidae) // Anz. Schadlingsk. – 2002. – N 1. – P. 19–25.
552. Zederbauer E. Klima und Massenvermehrung der Nonne // Mitteilungen aus forstliche versuchswise Osterreichs. – Wien, 1911. – H. 36. – S. 53–69.
553. Zeleny J., Havelka J., Slama K. *Leuzea carthamoides* Hormonally mediated insect-plant relationships: Arthropod populations associated with eedysteroid-containing plant, *Leuzea carthamoides* (Asteraceae) // Eur. J. Entomol. – 1997. – 94, N 2. – P. 183–198.
554. Zhao Boguang, Li Xiaoping, Cheng Xiaoping. Влияние экстрактов нима на яйцекладку и вылупление усача *Argiona germari* // Linye kexue = Sci. silv. sin. – 2001. – N 1. – P. 96–100.
555. Zhou Wei-guo, Liu Jian-hong, Long Pei-ran, Qin Min Действие экстрактов из *Sabina vulgaris* на *Leucania separate* и *Sitophilus zeamais* // Yunnan daxue xuebao. Ziran kexue ban = J. Yunnan Univ. Natur. Sci. – 200