

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА ССРС
Украинская орден Трудового Красного Знамени
сельскохозяйственная академия

На правах рукописи
УДК 595.7 : 591.531.1:591.557

В.А. Радкевич

РАЗВИТИЕ ЛИСТО - ХВОСТЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ
КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ

03.098 - энтомология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант
доктор биологических наук, профессор
Н.Н. СИНИЦКИЙ

Киев - 1971

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА СССР
накая ордена Трудового Красного Знамени
сельскохозяйственная академия

На правах рукописи
УДК 595.7 : 591.531.1:591.557

В.А. Радкевич

РАЗВИТИЕ ЛИСТО - ХВОСГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ
КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ

05.098 - энтомология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант
доктор биологических наук, профессор
Н.Н. СИНЦКИЙ

Киев - 1974

Автореферат диссертационной работы Ридковичи Исаволода Анатольевича, представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук, высылается по отзыв.

Работа выполнена на кафедре зоологии Витебского государственного педагогического института им.С.М.Кирова и на кафедре общей энтомологии и зоологии Украинской ордена Трудового Красного Знамени сельскохозяйственной академии в 1955-1960, 1962-1970 годах и посвящена изучению особенностей развития насекомых-фитофагов на кормовых растениях различного физиологического состояния. Установлено, что на ослабленных кормовых растениях листо-хвогрызущие насекомые проходят цикл своего развития в сжатые сроки, обладают повышенной выживаемостью и плодовитостью. Выявлены некоторые показатели состояния растений, влияющие на развитие вредителей. Полученные данные могут быть использованы при организации учета и надзора за размножением вредных насекомых и проведении интегрированной борьбы.

Диссертация изложена на 471 стр. машинописного текста, включая 68 таблиц, 58 рисунков и список литературы (982 наименования).

Официальные оппоненты:

Член-корреспондент АН УССР, доктор биологических наук,
профессор ПЕРШЕНЗОН Сергей Михайлович

Доктор биологических наук, профессор

ДЯДЕЧКО Николай Платонович

Доктор биологических наук САВЧЕНКО Евгений Николаевич.

Ведущее предприятие: Киевский ордена Ленина государственный университет им. Т.Г.Шевченко. Биологический факультет.

Ваши отзывы и замечания по автореферату просим направить в 2-х экземплярах по адресу: г.Киев-41, Голосеево, 3-й учебный корпус, Ученый Совет, ссылка на № 2049.

Автореферат разослан " " _____ 1971 г.

Защита диссертации состоится " " _____ 1971 г.

на заседании Совета факультета защиты растений.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке академии за 10 дней до защиты.

УЧЕНЫЙ СЕКРЕТАРЬ СОВЕТА АКАДЕМИИ
профессор И.М.ЗИМА.

ВВЕДЕНИЕ

Борьба с вредными насекомыми до настоящего времени еще в основном осуществляется химическими методами. Однако расширение применения сильнодействующих не только на вредителей, но и на всю живую природу ядохимикатов, чревато серьезными отрицательными последствиями: в биогеоценозах на различных трофических уровнях часто происходят необратимые изменения; вместе с безусловно вредными видами сокращается численность полезных животных; происходит загрязнение воздушной, водной и почвенной среды, что представляет большую угрозу для биосферы в целом и для здоровья человека в частности, а также целый ряд других отрицательных явлений.

Отрицательные последствия широкого применения ядохимикатов привели к необходимости поисков новых эффективных средств защиты растений от вредителей. О важности этих поисков красноречиво свидетельствует то внимание, которое уделяется этим вопросам в Директивах XXIV съезда КПСС по пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР на 1971-1975 гг., в постановлении ЦК КПСС и Совета министров СССР "О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой" (январь 1963), а также в постановлении Пленума ЦК КПСС от 3 июля 1970 г. "Очередные задачи партии в области сельского хозяйства". В этих директивных документах делается упор на необходимость усиления исследований и активизацию внедрения в производство новых методов борьбы с вредителями, особенно биологических средств защиты растений.

В настоящее время большое значение придается интегрированной борьбе с вредителями, представляющей сочетание химических, биологических, агротехнических и других методов. Одной из составных частей интегрированной системы защиты растений и биологического метода борьбы с вредителями может служить воздействие на вредных насекомых через повреждаемые ими растения.

Как показали работы А.И.Ильинского (1932, 1938, 1961), Д.Ф. Руднева (1936, 1950, 1952, 1961, 1962, 1967, 1969), И.А.Положенцева (1947, 1953, 1965), А.И.Воронцова (1957, 1963), М.Р.Ханисламова (1959, 1963, 1966), М.Р.Ханисламова с соавт. (1958, 1962), В.И.Григорьевского (1961, 1964), В.Меркура (1961, 1962,

1965, 1967), В.Цвеллера (Zwickler, 1961, 1963), Е.Шимичека (Schmitzschek, 1956, 1957, 1961, 1963) и др. исследователей, развитие и размножение не только стволовых, но и хвое-листогрызущих насекомых находится в зависимости от физиологического состояния кормовых растений. Эти авторы показали, что вспышки массового размножения целого ряда вредителей становятся возможными только в случае физиологической ослабленности растений, у которых снижается сопротивляемость по отношению к нападающим на них насекомым, защитные реакции протекают на более низком уровне, чем у здоровых, физиологически сильных растений.

В этой связи несомненный интерес представляют работы Ф.Н.Правдина (1950, 1957), рассматривающего растительноядных насекомых как паразитов растений. Подобно тому, как в системе паразит-хозяин по мере ослабления хозяина возрастает агрессивность паразита, в системе насекомое-фитофаг-кормовое растение физиологическая ослабленность последнего создает благоприятные условия для развития и размножения насекомых.

Целью настоящей работы является изучение особенностей развития хвое-листогрызущих насекомых в зависимости от физиологического состояния кормовых растений в основном на примере с китайским дубовым, кольчатый и непарный шелкопрядами, а также звездчатым пилильщиком-ткачом и некоторыми другими насекомыми.

Изучение различных форм межвидовых взаимоотношений растительноядных насекомых с кормовыми растениями открывает возможности для разработки эффективных мер борьбы с вредителями при минимальном использовании инсектицидов и загрязнении среды вредными химическими веществами.

Борьба с вредителями на основе познания закономерностей, лежащих в основе формирования межвидовых отношений потребителя и пищи, перспективна также и в том отношении, что позволяет повышать биологическую продуктивность естественных и искусственных биогеоценозов, грубо не нарушая исторически сложившиеся связи между различными их членами. Наибольших успехов в этом отношении можно добиться в результате кооперирования смежных специальностей, особенно энтомологии, физиологии растений, паразитологии и биохимии.

За консультации, большую практическую помощь и ценные советы, оказанные при проведении исследований, за просмотр рукописей статей по теме диссертации и замечания, направленные на улучшение настоящей работы чл.-корр. АН СССР профессору М.С.Гилярову, профессорам А.И.Воронцову, Д.Ф.Рудневу и Н.И.Смилицкому, научным сотрудникам А.В.Борач, Т.М.Иованниани, О.И.Мержеевской, Г.А.Пантюхову и В.Ф.Самерсову, доцентам Г.З. Ваксаевой, М.А.Лысенко, Т.М.Роменко, С.М.Степанову и Е.С.Шалаленко, а также лаборантам, принимавшим непосредственное участие в проведении химических анализов и ухода за экспериментальными животными З.М.Власенко, Л.И.Ивановой и Е.Т. Ковалевской автор выражает сердечную признательность и глубокую благодарность.

Свою глубокую благодарность приношу также коллективу сотрудников кафедры общей энтомологии и зоологии Украинской ордена Трудового Красного Знамени сельскохозяйственной академии и кафедры зоологии Елизаветского Государственного педагогического института им.С.М.Кирова за представленную возможность для работы и дружескую, товарищескую поддержку при проведении исследований.

Глава I

СВЯЗИ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ С КОРМОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ КАК ФОРМА МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ

Обычно межвидовые взаимоотношения рассматриваются как определенные связи между видами животных или видами растений. Связи же животных с растениями как межвидовые отношения прослеживаются поверхностно и сущность этих связей часто остается нераскрытой.

Однако, не вызывает сомнения, что растения и животные представляют единый комплекс живых организмов, тесно взаимосвязанных. Животные, растения и микроорганизмы в процессе исторического развития вступали в определенные связи, взаимно приспосабливались друг к другу. Постепенно в различных участках Земли сформировались современные комплексы живых организмов-биоценозы.

На определенном отрезке времени, часто довольно значительном, естественный биогеоценоз, а также биоценоз, характеризуется относительной устойчивостью, обладая типичным набором животных и растений и удерживая свои основные признаки во времени и пространстве (Бей-Биенко, 1965).

В биоценозе между растениями и животными формируются различные формы межвидовых взаимоотношений, первостепенное значение в которых имеют связи между пищей и ее потребителями. Они служат основой биогенного круговорота веществ и энергии в биоценозе. В этом отношении трактовка биоценозов как исторически сложившегося сообщества организмов, обеспечивающего устойчивый круговорот веществ в данном участке биосферы, четко отражает основные, наиболее существенные особенности биоценозов (К. и Л. Арнольди, 1963; Викторов, 1962, 1967 и др.).

Насекомые-фитофаги входят в состав биогеоценоза, сложной саморегулирующейся системы, и выполняют в нем определенные функции. Наиболее заметна деятельность растительноядных насекомых как потребителей первичной продукции. В процессе этого потребления осуществляется трансформация и отдача вещества и энергии в другие звенья биоценоза, а также внесение продуктов жизнедеятельности в почву, причем эта сторона деятельности насекомых исключительно велика (Гиляров, 1949, 1954, 1959, 1965; Гиляров и Черель, 1966; Бей-Биенко, 1967; Рафес, 1966, 1968).

Деятельность насекомых-фитофагов наиболее отчетливо проявляется в искусственных агробиоценозах как вредителей. Агроценозы обладают основной чертой первичных биогеоценозов - относительной устойчивостью органического состава. Но эта устойчивость достигается частой работой человека, регулярно восстанавливающего в агроценозе растительный покров, органическую основу любого сообщества организмов (Бей-Биенко, 1957, 1963; Григорьева, 1960, 1965). В агроценозах сообщество лишено механизмов саморегуляции. Здесь человек полностью взял на себя заботу об установлении количественных, наиболее выгодных соотношений не только между собой, но и проявляет себя во взаимоотношениях с другими видами, в частности вредителями и хищниками (Григорьева, 1960; Бей-Биенко, 1963; Рафес, 1966).

Поляков, 1964, 1967, 1968; Григорьева, 1965; Бей-Биенко, 1969; Valogh, 1953, 1958; Schwenke, 1953; Neudemann, 1955; Tischler, 1955; Behrendt, 1968).

Не останавливаясь на всем разнообразии взаимоотношений животных с растениями в биогеоценозе, рассмотрим лишь некоторые формы связей насекомых-фитофагов с кормовыми растениями, тем более, что эти проблемы имеют существенное значение при решении многих задач сельскохозяйственной и лесной энтомологии. Насекомые-фитофаги и их кормовые растения проработали совместную, сопряженную эволюцию, в процессе которой у тех и других выработались взаимные приспособления друг к другу. Малейшие отклонения, происходящие в любом из членов этой системы, отражаются на их взаимоотношениях. При этом ослабление кормового растения сопровождается снижением сопротивляемости его по отношению к вредителям и усилением агрессивности последних.

У растений под непосредственным воздействием насекомых вырабатываются анатомо-морфологические, физиологические, биохимические и другие особенности, обеспечивающие им устойчивость по отношению к вредителям, а у последних формируются особенности, позволяющие подавлять сопротивляемость растений. В процессе межвидовых отношений растительно-диких насекомых с кормовыми растениями создаются условия, стимулирующие массовое размножение вредителей по мере физиологического ослабления растений (Курдюмов, 1913; Ильинский, 1938; Мичурин, 1948; Пайнтер, 1953; Руднев, 1962, 1967, 1969; Гримальский, 1964; Кошопова, 1964; Положенцев, 1965; Положенцев и Ханисламов, 1962; Рафес, 1966, 1968; Поляков, 1968; Смелянец, 1967; Ханисламов с соавт., 1958, 1962; Zwickler, 1953, 1963; Laidlaw, 1957; Schwerdfeger, 1958; Oldiges, 1959, 1960; Merker, 1960, 1962, 1965; Chararas, 1963; Eidmann, 1963; Führer, 1963; Schmitschek, 1963, 1964; Schwenke, 1963, 1964; Takada, 1963).

Глава II

РАЗВИТИЕ ЛИСТОПРИЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ НА КОРМОВЫХ РАСТЕНИЯХ РАЗЛИЧНОГО ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ

Материал и методика. Гусеницы китайского дубового (Anthonomus rufipes L.), кольчатого (Malacosoma neustria L.) и пенарного (Operia birchae L.) шелкопряда выкармливались на здоровых, растущих растениях (дуб, яблоня, береза и рябина) и на срезанных ветвях этих растений, погруженных в воду (на "букетах") на северо-востоке Белоруссии.

Срезанные с дерева ветви являются частью дерева и физиологические процессы в этих удаленных (ампутированных) органах протекают на ином уровне, чем в целом неповрежденном организме. Интенсивность обменных процессов, а также защитные реакции, направленные на борьбу с фитофагами, в срезанных ветвях постоянно снижаются, так как они оказываются физиологически ослабленными до предела, умирающими частями растения. При питании на срезанных ветвях у многих насекомых повышается выживаемость и плодовитость, а также улучшаются другие физиологические показатели по сравнению с насекомыми, развивающимися в кроне здоровых растений (Аверкиев, 1958; Руднев, 1962; Колотова, 1964; Plank and Gernold, 1965; Adams, 1967; Müller, 1969; Teres et al., 1969).

В экспериментах гусеницы питались в кроне здоровых растений под капроновыми колпаками и на срезанных ветвях в инсектариях, размещенных в кроне этих же деревьев. Корм в инсектариях сменялся один раз в три суток, а позже, когда гусеницы становились более прожорливыми, чаще, но всегда предварительно выдержанный в течение двух суток в букетах. На деревьях колпаки с гусеницами перевешивались по мере объедания листьев.

Кроме этого, проведены сравнительные опыты с питанием гусениц кольчатого шелкопряда в кроне здоровых деревьев яблони, березы, рябины и ивы и травмированных срезанием коры в виде кольца шириной 1,5 см на 0,5 м от комля (окольцовывание) и подрубанием коры на расстоянии 0,5 ширины кроны от ствола. Ослабление деревьев проводилось в апреле до начала

набухания почек.

В каждом опыте, проводившемся в двух-трех повторностях, содержалось по 100 гусениц дубового и 200-300 гусениц кольчатого и непарного шелкопряда, высаживавшихся в инсектарии и под колпаки сразу же после выхода из яиц.

В процессе наблюдений за развитием насекомых учитывались следующие показатели: продолжительность и дружность развития, рост (взвешивание проводилось сразу же после линьки до потемнения головной капсулы), измерения линейных размеров головных капсул, выживаемость, плодовитость имаго и жизнеспособность яиц, а также гематологический анализ гусениц по М.И.Сиротиной (1949).

Продолжительность развития гусениц. При питании гусениц на букетах продолжительность их развития сокращается от 5 (кольчатый шелкопряд на иблоне) до 10 (дубовый шелкопряд на березе) дней по сравнению с гусеницами, питающимися на здоровых растениях. Разница в продолжительности развития начинает проявляться уже с I-II возрастов. Питание гусениц кольчатого шелкопряда приводит к сокращению развития от 2 до 5 дней.

Существенное влияние на продолжительность развития гусениц оказывает вид кормового растения. На березе гусеницы всех исследованных видов развиваются более долго. Задержка в развитии составляет от 3 дней (дубовый шелкопряд) до 11 (непарный шелкопряд). Это свидетельствует о том, что даже у типичных полифагов имеются предпочитаемые кормовые растения (Данилевский, 1935, 1940; Калус, 1939; Синицкий и др., 1952). Имеются различия в продолжительности развития гусениц и по годам. В 1959 г. гусеницы дубового шелкопряда на деревьях дуба завершили свое развитие за 64 дня, тогда как в 1956 г. — за 46 дней. Аналогичные результаты получены с гусеницами кольчатого и непарного шелкопряда.

Тем не менее на всех кормовых растениях и при любых погодных условиях гусеницы, питающиеся листьями срезаемых ветвей или на травмированных деревьях, развиваются быстрее, чем на здоровых растениях. В среднем, по многолетним данным, темп ускорения развития составляет: на букетах 5-7 дней, на околовываживаемых деревьях 4-5 дней, на подрубаемых — 3-5 дней. Если

учесть сокращение развития куколок, полученных от гусениц, питающихся на букетах, на 2-3 дня, то весь период развития насекомых на физиологически ослабленных растениях сокращается в среднем от 4 до 10 дней.

Полученные данные подтверждают, что срезанные с дерева ветви не являются тем кормом, который насекомые-фитофаги получают на здоровом растении; что физиологическая ослабленность срезанных ветвей доведена до предела, а вместе с ослабленностью снижается и уровень протекания защитных реакций против фитофагов, что и проявляется в сокращении сроков развития гусениц.

Особенности роста гусениц. О большом влиянии количества и качества пищи на процессы роста насекомых указывают многие исследователи (Левитт, 1929, 1932; Шпет, 1934; Капланский, 1935; Руднев, 1936, 1952; Тарануха, 1937, 1952; Поярков, 1938; Келус, 1939; Ладыженская, 1950; Ларченко, 1955; Эдельман, 1953, 1957; Levinson, 1955; Novák, Vankovč, 1958; Merz, 1959).

При взвешивании гусениц, питающихся на здоровых и ослабленных растениях, установлено, что разница в весе начинает проявляться уже к началу II-го возраста. Перед окукливанием вес гусениц кольчатого шелкопряда при питании на здоровом дереве яблони в 1968 г. составил $758,48 \pm 23,03$ мг, а на букетах $1046,31 \pm 28,6$ мг. Гусеницы дубового шелкопряда на здоровом дереве березы весили $10,031 \pm 1,023$ г, а на букетах - $12,300 \pm 0,187$ г. Более интенсивное увеличение веса на букетах характерно и для гусениц непарного шелкопряда. При этом на предпочитаемых кормовых растениях гусеницы растут лучше, чем на других, но на всех растениях лучше на срезанных ветвях, чем на растущих растениях.

Наибольшим абсолютным весом обладают гусеницы на букетах, затем на деревьях с окольцованной корой, с подрубленными корнями и самыми легкими оказываются гусеницы, питающиеся в крупные растущих деревьев.

Более объективное представление о росте насекомых дают показатели прироста живой массы на единицу веса и приращение единицы живой массы в единицу времени. Определение относительного прироста (процентуального прироста) и удельной скорости роста (интенсивности роста) проводилось по методу

И.И.Шмальгаузена (1955). Как процентуальный прирост, так и интенсивность роста свидетельствуют о том, что на физиологически ослабленных растениях гусеницы находят наиболее благоприятные условия для наращивания живой массы тела. Ни вид кормового растения, ни погодные и другие экологические факторы не нарушают эту закономерность.

Выживаемость гусениц и плодовитость имаго. При питании гусениц на срезанном корме выживаемость их всегда выше, чем при питании на здоровых деревьях. Для гусениц дубового шелкопряда это превышение составляет: на березе— 22%, на дубе— 24%; для гусениц кольчатого шелкопряда на яблоне—27%. Смертность гусениц непарного шелкопряда на здоровых деревьях достигает: на дубе—49,11%, на березе—73,52%. На букетах выживаемость гусениц повышается на 7,55% на дубе и на 21,94% на березе. Аналогичные результаты получены при питании гусениц на травмированных деревьях. На физиологически ослабленных растениях гусеницы оказываются более жизнеспособными.

Вместе с выживаемостью гусениц на ослабленных растениях, повышается и плодовитость бабочек. Средняя яйцепродукция кольчатого шелкопряда на букетах яблони составляет $238,00 \pm 18,8$ яиц, а на дереве— $161,89 \pm 22,13$. У дубового шелкопряда яйцепродукция на букетах дуба составляет $208,32 \pm 3,41$ яйца при жизнеспособности 93,41%, а на дереве, соответственно, $203,07 \pm 4,32$ и 91,32%.

Сопоставление данных по выживаемости гусениц и плодовитости бабочек во всех опытных партиях показывает, что питание на физиологически ослабленных растениях приводит к значительному повышению выживаемости гусениц, плодовитости имаго и жизнеспособности яиц, хотя в отдельные годы эти показатели могут существенно изменяться. Физиологическая ослабленность растения создает предпосылки для увеличения жизнеспособности листогрызающих насекомых.

Гематологический анализ гусениц. По картине гемолимфы можно судить о состоянии организма насекомого, так как качественный и количественный состав гемоцитов изменяется под влиянием внешних и внутренних факторов (Бороявленский, 1932; Ларченко, 1946, 1956; Сиротина, 1948, 1949, 1950, 1951; Рубцов, 1959; Metalnikov, 1922; Lazarenko, 1925 и др.).

Гематологический анализ широко применяется с самыми различными целями при изучении экологии и физиологии насекомых (Теленга, 1963; Теленга, Дядечко, Сикура, 1963; Балог, 1967; Батурина, 1968; Кривенцов и др., 1968; Войтенко, 1968; Абдуллаев, 1969; Гурьев, 1969; Wigglesworth, 1959; Wyatt, 1961; Salt, 1965).

В гемолимфе гусениц, питающихся на здоровых деревьях, и на срезанном корме, наблюдаются различия в количественном соотношении форменных элементов. У гусениц кольчатого шелкопряда 5 возраста при питании на срезанных ветвях яблони в гемолимфе содержится $5,0 \pm 0,67\%$ пролейкоцитов, $28,9 \pm 0,78\%$ макроноуклецитов и $34,4 \pm 1,74\%$ микроноуклецитов, а у гусениц, питающихся в кроне здоровых деревьев их содержится, соответственно, $6,2 \pm 0,09\%$, $26,8 \pm 0,08\%$, $42,4 \pm 1,6\%$. Аналогичное соотношение гемоцитов наблюдается у гусениц, питающихся и на других кормовых растениях, а также у гусениц дубового и непарного шелкопрядов на всех обследованных кормовых растениях.

На физиологически здоровых кормовых растениях в гемолимфе гусениц происходит сдвиг в соотношении форменных элементов, напоминая картину, наблюдающуюся у голодающих, оравленных малыми дозами инсектицидов или находящихся на ранних стадиях заболевания насекомых. Это служит еще одним подтверждением, что на здоровых растениях организм насекомых-фитофагов ослабляется, по сравнению с насекомыми, питающимися на физиологически ослабленных растениях. Гематологический анализ может быть использован при прогнозировании возможных вспышек массового размножения некоторых листогрызущих насекомых.

Глава III

ХИМИЗМ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНОГО ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ И УСВОЯЕМОСТЬ АЗОТИСТЫХ ВЕЩЕСТВ ЭТИХ РАСТЕНИЙ НАСЕКОМЫМИ-ФИТОФАГАМИ

Материал и методика. Заготовка образцов кормовых растений насекомых (дуб, береза, яблоня, рябина, осина, ольха, бересклет бородавчатый и сосна) и их химический анализ проводились по методике, разработанной на кафедре органической и биологической химии ЧИИ им. Лавина (Демяновский и Рождест-

венская, 1958). Листья и хвоя собирались с деревьев равномерно снизу доверху с четырех сторон крны, завешивались и фиксировались паром. В размолотом воздушно-сухом веществе определялись первоначальная и гигроскопическая влага, общий и белковый азот, растворимые сахара, сырая клетчатка, жиры, безазотистые экстрактивные вещества, рассчитывалось содержание сырого протеина (Белозерский и Проскуряков, 1951; Петров, 1965). В большинстве случаев расчеты проводились на абсолютно-сухое вещество.

Эти вещества в здоровых и ослабленных растениях определялись в течение вегетационного периода, а также в растениях из очагов массового размножения вредителей и из устойчивых насаждений. В листьях здоровых, растущих растений и срезанных ветвей, выдерживаемых в букетах трое суток, были определены азотистые фракции. Общий и остаточный азот определялся по Кьельдалю с последующим колориметрированием минерализата с реактивом Неслера. Азот свободных аминокислот (аминный) выявлялся методом иодометрии по Поне и Стивенсу (Петров, 1965).

Переваримость и усвояемость гусеницами азотистых веществ определялась по методу Бергайма (Bergheim, 1926), разработанному для насекомых А.Ф. Арсеньевым (1945), для чего в листьях и экскрементах гусениц определяли кремниевую кислоту, общий и белковый азот в перерасчете на абсолютно-сухое вещество. Рассчитывались коэффициенты переваримости, усвояемости, усвоенного от переваренного и количество съеденного корма.

Различия в химизме растений различного физиологического состояния. Под влиянием грибковых, вирусных и функциональных заболеваний в растениях изменяется интенсивность обменных процессов и направление синтезирующей деятельности (Кожин, 1948; Наумов, 1952; Рубин, 1959). Изменение физиологических процессов в растении, нарушение функций часто могут быть связаны с неблагоприятным действием абиотических факторов. Болезненное состояние растения может возникнуть и под влиянием высокого напряжения конкурентных взаимоотношений между растениями в естественном или искусственном ценозах (Купревич, 1947). Естественно, что все эти изменения в растении должны оказывать влияние на развитие насекомых-фитофагов.

При определении влаги в листьях растущих растений и букетов оказалось, что по мере выдерживания срезанных ветвей в воде листья обогащаются водой. В листьях дуба воды содержится 73,86% от абсолютно-сухого вещества, а через трое суток в срезанных и поставленных в воду ветвях количество влаги увеличивается до 75,81%. В листьях березы это увеличение достигает 3,63%.

Содержание сырого протеина в листьях срезанных с дерева ветвей дуба возрастает на 2,25% по сравнению с листьями на растущем дереве. В листьях березы это увеличение достигает 4,31%. Содержание растворимых сахаров, наоборот, падает. В листьях дуба это уменьшение составляет 3%, в листьях яблони - 1,98%, а в листьях березы всего лишь 0,97%. Количество клетчатки в листьях срезанных ветвей несколько увеличивается.

Аналогичное обогащение листьев общим и белковым азотом, а также сырым протеином происходит у растений, произрастающих в неблагоприятных условиях и постоянно сильно повреждаемых вредителями.

Увеличение содержания воды, азотистых веществ и сырого протеина характеризует листья физиологически ослабленных растений как наиболее качественный корм для гусениц, в то время как возрастание в этих же листьях клетчатки и уменьшение растворимых сахаров имеет противоположное значение. Однако учитывая показатели развития гусениц на букетах, можно констатировать, что улучшение кормовых достоинств листьев срезанных с дерева ветвей за счет увеличения азотистых соединений имеет для листогрызущих насекомых большее значение, чем ухудшение их в результате уменьшения сахаров и обогащения клетчаткой.

Переваримость и усвояемость гусеницами азотистых веществ растений различного физиологического состояния. Для более объективной характеристики пищевой ценности корма растительной пищи насекомых важно знать не только химический состав листьев, но и степень переваримости и усвояемости его насекомыми.

Установлено, что переваримость и усвояемость азотистых веществ листьев яблони, березы и рябины при питании гусениц

кольчатого шелкопряда на срезанных ветвях этих растений значительно выше, чем при питании на растущих деревьях. Переваримость листьев иблони на дереве достигает 62,78%, усвояемость - 22,77%, а усваивается от переваренного корма - 26,61%. У гусениц, питающихся листьями иблони на срезанных ветвях эти показатели, соответственно, равны 68,61%, 38,07%, 50,92%, т.е. значительно выше.

Гусеницы дубового шелкопряда, питаясь листьями дуба вкрене здорового дерева, переваривают 67,67%, усваивают 41,40% и усваивают переваренной части корма 54,11%, тогда как при питании на букетах эти показатели возрастают, соответственно, до 73,70%, 49,41% и 77,26%.

Коэффициенты переваримости и усвояемости гусеницами корма различных растений не одинаковы. Но на каждом кормовом растении по мере его физиологического ослабления эти коэффициенты возрастают, что характеризует ослабление растений для развития насекомых-фитофагов с положительной стороны.

Физиологическое ослабление растений, как проявилось, сопровождается изменением в содержании ряда химических соединений в листьях в сторону, создающую наиболее благоприятные условия для развития, роста, живучести и плодовитости листогрызущих насекомых, что подтверждается также повышением переваримости и усвояемости гусеницами белковых компонентов корма при питании на физиологически ослабленных растениях.

Глава IV

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ СОКА РАСТЕНИЙ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ ПРОТИВ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ

Устойчивость растений к насекомым в значительной степени определяется содержанием защитных веществ, оказывающих на насекомых токсическое или репеллентное действие. Не относительно к стволовым вредителям выяснено, что живица хвойных пород выполняет роль защитного вещества (Вотчал, 1926; Ноложенцев, 1937; Шенников, 1959; Шенников, 1960). От содержания в хвое эфирных масел зависит устойчивость сосновых нападению к ряду хвоегрызущих вредителей (Григорьевский, 1959,

1961; Руднев, 1962; Руднев и Смелянец, 1968; Смелянец, 1967).

О наличии биологически активных веществ в других растениях, обуславливающих их устойчивость к вредителям, имеется обширная литература. При этом многие исследователи установили, что по мере физиологического ослабления растений сила действия этих биологически активных веществ уменьшается (Руднев, 1962; 1967, 1919; Силицкий с соавт., 1962, 1968, 1970; Гринвальский, 1964, 1969; Кузнецов, Руднев и Смелянец, 1968; Абдуллаев, 1968; Кубайчук, 1968; Лисенко с соавт., 1968, 1970; Смелянец и Кузнецов, 1968, 1969; Руднев и Смелянец, 1969; Гурьев, 1970; Fraenkel, 1953, 1959; Kunir, 1953; Penneker, 1953; Bothier, 1954; Lipke and Fruenkel, 1955; Adlung, 1957; Shmorova, 1958; Becker, 1963; Joray, 1966; Hittai, 1967; Fichhorn, 1968).

Сведения об инсектицидных свойствах растений открывают возможности поисков эффективных средств борьбы с вредителями и позволяют выяснить некоторые причины устойчивости растений.

Материал и методика. Для выяснения биологической активности сока растений различного физиологического состояния, по которой можно судить о наличии биологически активных веществ в комплексе, не выделяя и не анализируя сами эти вещества, в качестве индикатора использовалось изолированное сердце лягушки по Штраубу и сердце дафнии (Конигов и Волжинд, 1957; Конигов и Дегтярева, 1957).

Изолированное сердце лягушки является чутким индикатором и в физиологии широко применяется в качестве классического тест-объекта, реагирующего на малейшие изменения в химизме веществ, вводимых в желудочек (Кузнецов, 1936; Цобкалло, 1936; Федюкин, 1936; Тализин и Пчелкина, 1949; Волжинд, 1957).

Параллельно проводились эксперименты по выяснению биологической активности сока растений и силе его действия на ритмичность пульсации сердца дафнии, что позволяет следить за работой сердца в поле, в ненарушенном хирургическом вмешательством организме.

В фарфоровой ступке 5 г исследуемого растительного материала заливали 15 мл раствора Рингера-локке и растирали с толченым стеклом. Полученную вытяжку фильтровали и вво-

дили в желудочек изолированного сердца лягушки через канюлю Штрауба. Сокращения сердечной мышцы записывались на электрокимеграфе. Контролем служило сердце лягушки, работающее на растворе Рингера-Локка. Все опыты проводились в пятикратной повторности.

На сердце дафнии воздействовали такими же вытяжками, но приготовленными на воде из аквариума, в котором содержались подопытные животные. Контролем служили дафнии в воде из культуры. Исследуемую дафнию на предметном стекле с углублением заливали вытяжкой. Спустили три минуты под микроскопом подсчитывалось число пульсаций сердца в минуту. Затем вытяжку отсасывали фильтровальной бумагой и заливали водой из культуры (вторичный контроль и определение последствий вытяжки). Все опыты проводились в пятикратной повторности при 18°C в рассеянном свете, чтобы избежать нарушения сердечной деятельности дафнии под влиянием температуры и степени освещенности.

Испытывались вытяжки из растений дуба, березы, рябины, и яблони в течение вегетационного периода и в различное время суток, а также из листьев здоровых растений и срезаемых ветвей. Кроме этого, исследовались растения устойчивые и постоянно повреждаемые вредителями (осенняя ольха, осина, Бересклет бородавчатый) и растения, произрастающие на краях биотопа и в его центре (лон, ром, клевер).

В процессе исследования было установлено, что биологическая активность сока растений изменяется в течение вегетации. Вытяжки из листьев в мае меньше останавливали сердце лягушки в среднем через 2 сек. после введения их в желудочек, а последствие вытяжки продолжается 30-40 сек. В последующие месяцы активность сока растений несколько уменьшается, что проявляется в остановке сердца через 9-11 сек. после введения его в желудочек. Последствие сокращается до 20-30 сек. В октябре вытяжки часто вообще не действуют на сокращение сердечной мышцы, которое продолжает работать, не реагируя на введенную в желудочек вытяжку. В течение суток наиболее активной является вытяжка в дневные часы. Ночью сила действия ее на изолированное сердце лягушки резко падает.

Существенно изменяется характер действия вытяжек на работу изолированного сердца лягушки по мере физиологического ослабления растений. Вытяжки из свежих листьев яблони и дуба в мае месяце, например, вызывают торможение сердечной мышцы через 2-3 сек. с последствием до 30-35 сек. По истечении первых суток выдерживания срезанных ветвей в букетах, вытяжки из листьев действуют на сокращения сердечной мышцы уже через 5-8 сек. после введения в канюлю, а на вытяжку из листьев дуба через двое суток нахождения срезанных ветвей в букетах, сердце лягушки начинает реагировать примерно через 30 сек. Вытяжки из листьев, простоявших в букетах трое суток, часто вообще не оказывают влияния на работу изолированного сердца лягушки.

Аналогично действуют вытяжки из листьев физиологически ослабленных растений в естественных условиях и из здоровых растений. Вытяжки из хвои сосны, постоянно и сильно повреждаемой рыжим сосновым пилильщиком, вызывает реакцию сердца лягушки через 3I сек., а вытяжки из хвои здоровых сосен - через 9-II сек. после введения их в желудочек. Сходная картина наблюдается и при действии на работу изолированного сердца лягушки вытяжками из ослабленных и устойчивых к вредителям осин.

Сердце дафнии под влиянием вытяжек из листьев растений, наоборот, учащает пульсацию. Связано это, по всей вероятности, с тем, что биологически активные вещества, содержащиеся в вытяжках, на сердечную деятельность дафнии действуют по иному. Изолированное сердце лягушки непосредственно воспринимает действие тех или иных веществ. Сердце же дафнии, находящееся и функционирующее в целом неповрежденном организме, реагирует на изменения во внешней среде под строгим контролем нервной системы и всего организма в целом. В результате реакция организма дафнии, попадающей в вытяжку из листьев растений, т.е. в неблагоприятную среду, проявляется в мобилизации сил организма на борьбу с неблагоприятными условиями, что внешне проявляется в учащении сокращений сердца.

Однако вытяжки из листьев физиологически ослабленных растений вызывают учащение пульсации сердца дафнии в значи-

тельно меньшей степени, чем вытяжки из листьев здоровых растений, т.е. характер биологической активности сока растений и его действие на работу изолированного сердца лягушки и пульсацию сердца дафнии одинаковы.

Хотя в соке растений содержится большое количество химических соединений, могущих оказывать влияние на работу изолированного сердца лягушки и пульсацию сердца дафнии, характер действия вытяжек позволяет судить и о биологически активных веществах, находящихся в этом соке. Полученные данные подтверждает точку зрения Д.Ф.Руднева и его учеников (1962, 1967, 1968, 1969) и др. исследователей о том, что в физиологически ослабленном растении снижается содержание защитных веществ или уменьшается степень их токсичности, что создает благоприятные условия для повышенной выживаемости и массового размножения листо-хвоегрызущих насекомых.

Примененная методика определения биологической активности сока растений может быть использована при диагностике физиологического состояния растений и оценке их устойчивости к ряду вредителей.

Глава V

НЕКОТОРЫЕ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЙ КАК ФАКТОРЫ УСТОЙЧИВОСТИ ПО ОТНОШЕНИЮ К НАСЕКОМЫМ-ФИТОФАГАМ

Кислотность клеточного сока растений различного физиологического состояния. Между кислотностью клеточного сока растений и активной реакцией кишечного сока растительноядных насекомых имеется определенная зависимость (Гальцова, 1934; Кузнецов, 1948; Эдельман, 1957). Жизнеспособность насекомых-фитофагов во многом зависит от кислотно-основного равновесия, которое может изменяться в ту или иную сторону в зависимости от кислотности корма. Кислотность же клеточного сока растений зависит от их физиологического состояния (Демянковский с соавт., 1931, 1933; Скрыбина, 1936; Арсеньев и Бромлей, 1951, 1958; Давыдов, 1965; Савилов, 1968). У ослабленных растений, как правило, происходит повышение концентрации водородных ионов, что положительно влияет на развитие насекомых-фитофагов (Купрович, 1947; Положенцев и Петруцкий, 1960; Положенцев и Булавин, 1964).

Кислотность клеточного сока растений и экскрементов гусениц, питающихся этими растениями, определялась по методу И.М.Эдельман (1957). 1 г вещества в воздушно-сухом состоянии размалывали на мельнице ЛЗМ, заливали 30 мл воды и растирали в фарфоровой ступке. Через два часа настой фильтровали. Активная кислотность (рН) определялась электрометрическим методом на рН-метре ЛПУ-01, а общая кислотность-титрованием 0,01N раствором КОН до красной окраски по фенол-фталеину. В случае темной окраски полученной вытяжки, что наиболее характерно для экскрементов, ее обесцвечивали активированным углем или же проводили потенциометрическое титрование.

Кислотность клеточного сока листьев на срезанных ветвях, по сравнению с кислотностью листьев на растущих деревьях, повышается. Соответственно происходит и окисление экскрементов гусениц. Этот сдвиг в сторону окисления в листьях яблони составляет 4,15% для активной кислотности и 26,06% для титруемой. В экскрементах кольчатого шелкопряда окисление, соответственно, составляет: рН- на 17,48%, общей кислотности-на 29,16%. Аналогичный сдвиг кислотности происходит в листьях других растений и экскрементах гусениц, питающихся ими.

В связи с тем, что на срезанном корме гусеницы дубового, кольчатого и непарного шелкопрядов развиваются значительно лучше, чем в кроне здоровых деревьев, окисление клеточного сока кормовых растений оказывает на них положительное влияние, что согласуется с данными И.М.Эдельман (1957).

В течение вегетации кислотность клеточного сока растений подвергается значительно меньшим колебаниям, чем в результате физиологической ослабленности деревьев, удерживаясь примерно на одинаковом уровне. У травмированных деревьев происходит заметное окисление сока. Так, у здоровой ольхи общая кислотность равна 4,4, у растений с окольцованной корой-4,8, а у растений с подрубленными корнями-5,0. У ослабленных сосен из очага рижего соснового пилильщика рН сока хвои достигает 4,73, а из здоровых насаждений-5,41. Соответственно происходит и окисление экскрементов насекомых, питающихся на физиологически ослабленных растениях, свидетельствуя о более высокой их жизнеспособности.

Покишение клеточного сока физиологически ослабленных растений является одной из причин массового размножения на таких растениях ряда вредителей, а определение рН сока растений может использоваться при диагностике состояния насаждений и определения степени их устойчивости к ряду вредителей.

Осмотическое давление клеточного сока растений различного физиологического состояния. Поражение растений сосущими и грызущими вредителями часто бывает связано с величиной осмотического давления клеточного сока (Яхонтов, 1951; Соколов и Соколова, 1952; Шапошников, 1959; Попова, 1967; Merker, 1956, 1967; Berliński, 1965; Charagas, Charadenon, 1965; Thalenhorst, 1967).

Осмотическое давление клеточного сока растений определялось с помощью рефрактометра РПЛ-3 по методу Н.А. Гусева (1960). Сок для исследования отжимали из 2-3 г сырого листа на гидравлическом прессе при давлении 7-8 атм в специально изготовленных из латуни цилиндриках (Положенцев и Ханисламов, 1948; Ханисламов, 1958).

По мере выдерживания срезанных ветвей в букетах осмотическое давление клеточного сока в листьях падает. В листьях яблоки со здорового дерева в июле 1968 г. осмотическое давление клеточного сока достигает $4,49 \pm 0,07$ атм., тогда как в листьях срезанных ветвей на третьи сутки давление падает до $2,47 \pm 0,01$ атм. Низкое осмотическое давление клеточного сока в листьях срезанных с дерева ветвей является одной из причин более успешного развития гусениц на букетах.

Травмирование деревьев также приводит к снижению в листьях осмотического давления. Так, в листьях здоровой ольхи осмотическое давление сока достигает $4,14 \pm 0,03$ атм., у окопанных деревьев - $3,64 \pm 0,02$ атм., а у деревьев с подрубленными корнями - $2,55 \pm 0,04$ атм.

Аналогичный сдвиг осмотического давления происходит и у растений, постоянно поражаемых вредителями и устойчивых по отношению к ним. Например, в листьях яблоки, пораженной зеленой яблонной тлей осмотическое давление сока достигает $7,61 \pm 0,04$ атм., а в листьях здоровых деревьев - $9,02 \pm 0,01$. Более низкое осмотическое давление обнаружено в листьях бересклета

бородавчатого из очага бересклетовой паутинной моли, в хвое сосны из очага рижего соснового пилильщика и в листьях капусты, пораженной капустной белянкой по сравнению с листьями этих растений из здоровых насаждений.

Физиологическое ослабление растений, как правило, сопровождается снижением осмотического давления клеточного сока. По величине осмотического давления можно судить об устойчивости растений к вредителям, ибо падение его делает растения наиболее доступными для насекомых-фитофагов.

Гальвано-электрический показатель растений различного физиологического состояния. Как показали И.А. Положенцев и М.Г. Ханисламов (1948), вместе с другими физико-химическими характеристиками физиологического состояния растений может быть использован гальвано-электрический показатель. Замеры этого показателя проводились с помощью гальванометра ГСА-1. К клеммам гальванометра подводились провода от электродов из цинка и меди ($d = 5\text{ мм}$), расположенных друг от друга на расстоянии 2,5 см. У деревьев срезалась кора до луба, к которому прикладывались электроды. По шкале гальванометра измерялся ток в микроамперах.

Гальвано-электрический показатель изменяется в зависимости от вида растений, возраста и участка дерева, на котором проводится замер.

При измерении гальвано-электрического показателя здоровых деревьев и срезанных ветвей обнаружено, что по мере физиологического ослабления растений этот показатель падает. У здорового дерева осенью гальвано-электрический показатель равен $9,66 \pm 0,71$ микроампер, а у срезанных ветвей, простоявших в букетах трие суток он падает до $5,86 \pm 0,55$ микроампер. У рябины гальвано-электрический показатель, соответственно, равен $12,0 \pm 0,52$ и $7,33 \pm 0,61$ микроампер, у ольхи - $11,53 \pm 0,55$ и $5,33 \pm 1,21$, а у березы - $8,0 \pm 0,72$ и $6,0 \pm 0,12$ микроампер.

У травмированных деревьев наблюдается аналогичная картина. У здоровых деревьев рябины гальвано-электрический показатель достигает $25,4 \pm 5,6$ микроампер, а через десять дней после окольцовывания коры падает до $9,4 \pm 1,48$ микроампер. Аналогичные сдвиги гальвано-электрического показателя происходят и у других растений, а также у растений с подрубоченными

корнями.

Хотя метод диагностики состояния растений по гальвано-электрическому показателю находится еще в стадии разработки, ибо сам этот показатель находится в большей зависимости от внешних условий и особенностей внутренней среды растительного организма, которые не всегда еще удается точно учитывать, все же можно наметить довольно конкретные пути применения его при работах в области защиты растений от вредителей.

Особенности анатомо-морфологического строения листьев как показатель устойчивости растений к вредителям. В связи с тем, что выкорочки китайского дубового шелкопряда на березе бородавчатой в Белоруссии, Западной Сибири, Марийской АССР проходят успешно, а на Украине не удаются (Синицкий, Гершензон, Ситько и Карлаш, 1952; Конигов, 1956; Аверкиев, 1957), в то время как по химическому составу листья этих растений почти не различаются, было решено сравнить их анатомическое строение. Листья дуба и березы собирались в течение вегетационного периода в Витебской и Киевской областях с середины побегов в центре кроны 20-25-летних растений и фиксировались в 6% растворе формалина (1-ая серия) и 70° спирте (2-ая серия). Из этих листьев были изготовлены препараты поперечных срезов, окрашенные гематоксилином по общепринятой методике. Измерение клеток и тканей проводилось винтовым окулярным микрометром МОВ-1-15.

Одним из факторов, обуславливающих поедаемость гусеницами корма и степень его усвоения является величина клеток палисадной паренхимы и количество слоев этих клеток в палисадной ткани. Особенности строения палисадной паренхимы зависят от условий произрастания растений и в различных географических зонах могут быть различными (Rybicki, 1953, 1954, 1957).

В листьях березы, произрастающей на Украине, клетки палисадной паренхимы расположены в один ряд, тогда как в листьях березы из Белоруссии они располагаются в два ряда. При этом длина самих клеток в листьях березы из Украины равна $30,34 \pm 0,644$ мк, а ширина - $7,85 \pm 0,012$ мк, тогда как в листьях березы из Белоруссии длина этих клеток достигает только $23,65 \pm 0,021$ мк при ширине $5,87 \pm 0,284$ мк.

Различия имеются и в строении эпидермиса верхней стороны листа. Клетки верхнего эпидермиса листа березы с Украины более крупные и покрыты толстой кутикулой. В строении нижнего эпидермиса различий не обнаружено.

В строении листьев дуба, произрастающего в различных географических районах, существенных различий не выявлено.

Легче всего листогрызущими насекомыми переваривается и усваивается цитоплазма нижнего эпидермиса, затем верхнего, губчатой паренхимы и труднее всего - палисадной паренхимы (Rybicki , 1957).

Своеобразное строение клеток палисадной паренхимы и верхнего эпидермиса в листьях березы, произрастающей на Украине, делает их недоступными для поедания гусеницами дубового шелкопряда. Своеобразие в анатомическом строении указанных тканей является защитой растения против листогрызущих насекомых, фактором, усиливающим сопротивляемость растения по отношению к некоторым видам вредителей.

Глава VI

ФОРМИРОВАНИЕ ОЧАГОВ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ХВОЕ-ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ ОСЛАБЛЕННЫХ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЯХ

Физиологическая ослабленность кормовых растений является одним из мощных факторов, стимулирующих массовое размножение хвое-листогрызущих насекомых. Причиной физиологической ослабленности растений могут быть самые различные факторы: произрастание растений в неблагоприятных почвенных и климатических условиях, недостаток или избыток влаги, минерального и органического питания, неблагоприятное воздействие антропогенного фактора и т.д. У физиологически ослабленных растений снижается устойчивость, сопротивляемость к вредителям, что способствует наиболее полной реализации растительными насекомыми плодовитости.

В аспекте рассмотренных положений сделана попытка анализа условий формирования и выяснение причин устойчивости очага массового размножения звездчатого пилильщика-ткача (*Asantholyda posticalis* Mats.) в Друйском лесничестве Витеб-

ской области БССР.

Очаг массового размножения этого вредителя зарегистрирован в 1957 г. (Ганус и Малый, 1965) и вот уже свыше 10 лет существует без особых изменений. Звездчатый пилильщик-ткач в лесах Белоруссии встречается повсеместно, но нигде, кроме Друйского лесничества, не образует очагов массового размножения. Обследование леса в Друйском лесничестве, наблюдения за развитием пилильщика в естественных и лабораторных условиях, а также изучение материалов Витебского областного Управления лесного хозяйства и Браславского лесхоза позволили установить условия формирования очага массового размножения этого вредителя.

Лес в Друйском лесничестве представлен сосной III-IV классов возраста. Другие породы почти отсутствуют. Кое-где имеется подлесок можжевельника. Почвы песчаные, бедные. В покрове мох Шребера, дикранум, вереск, изредка кислица. Почва характеризуется малым содержанием гумуса и азота. Все это свидетельствует о том, что деревья в очаге произрастают в неблагоприятных условиях.

Подтверждением физиологической ослабленности сосен в Друйском лесничестве служат данные химического анализа хвои (повышенное содержание сырого протеина, высокая кислотность и т.д.).

При сравнении поперечных спилов сосен одного возраста, произрастающих в очаге массового размножения звездчатого пилильщика-ткача и в здоровых насаждениях, обнаружено, что в Друйском лесничестве рост деревьев протекает неудовлетворительно. При этом хорошо видно, что очаг массового размножения пилильщика сформировался, когда сосны находились в 30-летнем возрасте, т.е. деревья в угнетенном состоянии находились задолго до того, как на них в массе размножился вредитель.

Обедненный видовой состав биогеоценоза—еще одно условие, благоприятствующее массовому размножению вредителя. В монокультурах с обедненным видовым составом растений и животных до минимума сводятся сдерживающие массовое размножение одного вида факторы—конкуренция и прямая борьба. В таком уп-

рошенном сообществе затруднена и биологическая и химическая борьба с вредителями.

Химическая борьба со звездчатым пилильщиком затрудняется и в связи с особенностями его биологии. Наличие растянутой диапаузы снижает эффективность химических обработок, несмотря на многократное проведение которых плотность популяции вредителя продолжает удерживаться на высоком уровне. После сплошной химической обработки очага в 1966 г. учет численности личинок в почве в октябре 1967 г. показал, что на 1 км² их содержится от $29,66 \pm 2,863$ до $49,60 \pm 3,243$ штук.

На основании проведенных исследований явствует, что очаг массового размножения звездчатого пилильщика-ткача в Друйском песничестве возник в предварительно ослабленных насаждениях. Пока в этих насаждениях будут сохраняться неблагоприятные условия для развития кормовых растений, а следовательно благоприятные для развития вредителя, до тех пор будет существовать реальная угроза очередных всплесков массового размножения пилильщика.

В борьбе со звездчатым пилильщиком-ткачем необходимо применять такие лесохозяйственные мероприятия, которые положительно воздействовали бы на улучшение физиологического состояния насаждений и способствовали обогащению видового состава растений и животных, что в свою очередь позволит более эффективно осуществлять за вредителем биологический контроль.

В последнее время внимание многих экологов привлекает вопрос о значении в жизни сообществ окраинных зон. Многие насекомые скапливаются преимущественно по краям полей, на опушках леса, т.е. на границе биотопов (Навлов, 1963, 1965, 1966, 1967; Ильинский и Тролин, 1965; Макфедьен, 1965; Куренцов, 1967; Шовен, 1970; Лиду, 1948; Ловелл, 1953, 1958; Trilop, 1957; Lidmann, 1968).

Учет численности льняной блошки, клеверного семееда, капустной белянки, комплекса крестоцветных блошек позволил установить, что на больших полях в краевой полосе шириной 40-50 м плотность популяций этих насекомых в десятки раз выше, чем в середине.

Условия жизни растений на окраине биотопа всегда отличны от условий в его центре. На окраине леса, например, древес-

ные породы вплотную соприкасаются с иными, не характерными для лесной растительности, а значит и неблагоприятными для нее условиями. В такой переходной полосе растения всегда оказываются наиболее угнетенными, физиологически ослабленными, с пониженными защитными реакциями, о чем частично свидетельствуют данные, полученные при определении биологической активности, кислотности и осмотического давления клеточного сока.

Мелкие и узкие поля, как правило, сплошь и равномерно заселяются вредителями, представляя из себя сплошную границу с другими биотопами. Одной из многих причин этого является физиологическая ослабленность растений, произрастающих в краевой полосе биотопа, по сравнению с растениями в центре поля.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ литературных данных и результаты проведенных исследований свидетельствуют о наличии тесных связей и взаимозависимости физиологического состояния кормовых растений и всех жизненных процессов насекомых-фитофагов.

Межвидовые взаимоотношения растительноядных насекомых с кормовыми растениями напоминают связи в системе паразит-хозяин, что позволяет рассматривать вредителей и повреждаемые ими культуры как единую экологическую систему, в которой каждый из ее сочленов находится в тесной связи и зависимости друг от друга. В основе этих связей лежат пищевые отношения, взаимодействие потребителя и корма.

Растение не безразлично к нападающим на него насекомым, оно определенным образом реагирует на присутствие вредителей, вырабатывая ряд защитных реакций. В процессе совместно проведенной, сопряженной эволюции у насекомых-фитофагов и их кормовых растений выработались коадаптации, на основе которых у растений формируется устойчивость по отношению к вредителям, сопровождающаяся анатомо-морфологическими, биохимическими, физиологическими и другими особенностями, а у насекомых вырабатываются средства для борьбы и подавления этой сопротивляемости растений. При этом ослабленность кормового растения приводит к потере им устойчивости и, с другой

сторони, к усилению агрессивности вредителя.

Потеря растением устойчивости приводит к созданию наиболее благоприятных условий для развития, выживаемости и плодовитости насекомых, питающихся тканями такого физиологически ослабленного растения.

В связи с тем, что на физиологически ослабленных растениях складываются условия, благоприятствующие развитию, повышенной выживаемости и плодовитости насекомых-фитофагов, вспышки массового размножения целого ряда вредителей чаще всего происходит на участках, где растения произрастают в неблагоприятных условиях и оказываются угнетенными в результате воздействия самых различных факторов.

Растения исторически приспособлены к потерям значительной части биомассы, расходуемой на прокорм животных-фитофагов. Без такого взаимодействия растений с фитофагами невозможен биогенный круговорот веществ и энергии в биосфере. Растительноядные насекомые в этом смысле в любом биогеоценозе играют весьма существенную роль. Однако это не означает, что человек не должен бороться с вредителями сельскохозяйственных и лесных культур. Одной из важнейших задач в области защиты растений от вредителей является сдерживание массового размножения насекомых, удерживание численности вредителей на уровне неощутимого вреда.

Такое регулирование численности вредителей может осуществляться через состояние повреждаемых растений. Улучшая физиологическое состояние растений, повышая их устойчивость по отношению к вредным насекомым, можно регулировать численность вредителей, сводя их отрицательное значение до минимума. При этом воздействие на популяции вредителей через состояние повреждаемых растений открывает широкие возможности всемерного сокращения загрязнения среды вредными химическими веществами и может занять определенное место в общей системе прогрессивной интегрированной борьбы.

В Н В О Д Ы

1. Между растительноядными насекомыми и их кормовыми растениями складываются межвидовые отношения, напоминающие связи в системе паразит-хозяин. Как и в системе паразит-хозяин, физиологическое ослабление растений сопровождается падением устойчивости по отношению к вредителям и усилением агрессивности последних.

2. При питании хвое-листогрызущих насекомых на физиологически ослабленных кормовых растениях у них сокращаются сроки развития, более интенсивно протекает рост, повышаются выживаемость и плодовитость.

3. У гусениц при питании на здоровых растениях происходят изменения в соотношении форменных элементов гемолимфы, характерные для голодающих и находящихся на ранних стадиях заболевания насекомых, а также при отравлении малыми дозами ядов, что свидетельствует об угнетенном состоянии вредителей на физиологически сильных, здоровых растениях.

4. Физиологическое ослабление растений, как правило, сопровождается изменениями в количественном содержании ряда химических соединений в листьях в сторону, создающую наиболее благоприятные условия для развития, выживаемости и плодовитости насекомых-фитофагов.

5. По мере физиологического ослабления растений происходит повышение коэффициентов переваримости и усвояемости гусеницами азотистых соединений листьев, что также характеризует ослабление растений для насекомых-фитофагов с положительной стороны.

6. Биологическая активность сока растений по мере их физиологического ослабления снижается, оказывая благоприятное влияние на развитие хвое-листогрызущих насекомых.

7. По мере физиологического ослабления растений в них происходит изменения таких физико-химических показателей, как кислотность и осмотическое давление клеточного сока, а также гальвано-электрического показателя, по которым можно судить о степени устойчивости растений по отношению к хвое-листогрыз-

зущим насекомым.

8. Одним из показателей устойчивости растений к вредителям могут служить анатомо-морфологические особенности строения листьев, претерпевающие изменения в зависимости от условий их произрастания.

9. Анализ условий формирования и причин устойчивости очага массового размножения звездчатого пилильщика-ткача свидетельствует о том, что он сформировался в предварительно ослабленных насаждениях и о необходимости применения в борьбе с этим вредителем таких лесохозяйственных мероприятий, которые положительно воздействовали бы на улучшение физиологического состояния растений.

10. Одной из многих причин преимущественного скопления ряда вредителей по краям посевов сельскохозяйственных культур является физиологическая ослабленность растений, произрастающих в краевой полосе биотопа, по сравнению с растениями в центре поля, что подтверждается данными по выяснению биологической активности, осмотического давления и кислотности клеточного сока этих растений.

11. Выяснение сущности различных форм межвидовых отношений насекомых-фитофагов с кормовыми растениями позволяет вскрыть ряд закономерностей, имеющих определенное значение при проведении интегрированной борьбы с вредителями, ибо на основе познания этих закономерностей представляется возможным регулировать численность насекомых в биогеоценозах, сводя до минимума вредные последствия загрязнения среды ядохимикатами.

По теме диссертации были сделаны сообщения на I-ой (1958), 2-ой (1962) и 3-й (1968) зоологических конференциях Белорусской ССР (Минск), 2-ой зоологической конференции Литовской ССР (Вильянос, 1962), XIII Международном энтомологическом конгрессе (Москва, 1968), 2-ой Всесоюзной конференции по природопользованию (Астрахань, 1969), VI съезде Всесоюзного энтомологического общества (Воронеж, 1970), а также на общем собрании Белорусского отделения ВЭО (Минск, 1967) и на ряде научно-теоретических конференций Витебского пединститута (1962-1970).

Основные положения диссертации изложены
в следующих работах :

1. Влияние режима кормления, температуры и влажности воздуха на развитие гусениц дубового шелкопряда. - Ученые зап. Витебского Гос. пед. института, вып. У1, 1957.

2. Развитие дубового шелкопряда в различных условиях воспитания. - 1-ая зоол. конф. БССР. Тезисы докл., Минск, 1958.

3. Особенности развития гусениц дубового шелкопряда при воспитании их на срезанных ветвях дуба и березы. - Изв. АН БССР, серия биол. наук, № 2, 1959 (в соавт. с А.Н. Литвиновой. На белорусском языке).

4. Развитие гусениц дубового шелкопряда на стеллажах и букетах в условиях Белорусской ССР. - В сб. "Проблемы энтомологии на Украине", Киев, 1959 (на укр. языке).

5. Поедаемость и усвояемость гусеницами дубового шелкопряда листьев дуба и березы в зависимости от условий воспитания. - Изв. АН БССР, серия биол. наук, № 3, 1960 (на белорусском языке).

6. Дубовый шелкопряд на березе. - "Сельское хозяйство Белоруссии", № 9, 1960.

7. Экологические особенности развития китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-L.) в условиях Белорусской ССР. - Автореф. канд. дисс., 1961, Минск.

8. Биохимическая характеристика листьев дуба и березы, используемых в качестве корма для гусениц дубового шелкопряда в условиях Белоруссии. - Изв. АН БССР, серия биол. наук, № 4, 1961.

9. Экологические особенности развития китайского дубового шелкопряда при выкармливании гусениц листьями дуба и березы. - 2-ая зоол. конф. Литовской ССР. Тезисы докл., Вильнюс, 1962.

10. Влияние микроэлементов на развитие и продуктивность дубового шелкопряда в условиях Белорусской ССР. - 2-ая зоол. конф. БССР. Тезисы докл., Минск, 1962.

11. Экосистема и биоценоз.- "Народная асвета", Минск, № 8, 1967. (На белорусск. языке).

12. Связи насекомых-фитофагов с кормовыми растениями как форма межвидовых отношений.- Зоол. журнал, т. 46, в. 7, 1967.

13. Насекомые-фитофаги как паразиты растений.- Материал. XIX научн. сессии, посвященной 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции, Витебск, 1967.

14. Усвояемость корма гусеницами дубового и кольчатого шелкопрядов в зависимости от физиологического состояния кормовых растений.- XX научная конф., посвященная 50-летию Витебского Гос. пед. института. Тезисы докл., Витебск, 1968.

15. Причины формирования и устойчивости очага массового размножения звездчатого пилильщика-ткача в Друйском лесничестве (в соавт. с С. И. Кузьминой, Л. И. Сашиной).- XX научная конф., посвященная 50-летию Витебского Гос. пед. института, Тезисы докл., Витебск, 1968.

16. Животные и растения.- Изд-во "Высшая школа", Минск, 1968.

17. Поедаемость насекомыми-фитофагами листьев в зависимости от их анатомо-морфологических особенностей (в соавт. с Г. З. Бакаевой).- 3-я зоол. конф. БССР, тезисы докл., Минск, 1968.

18. Экологические особенности развития насекомых-фитофагов в зависимости от физиологического состояния кормовых растений.- XIII Международный энтомологический конгресс. Резюме докл., Ленинград, 1968 (на англ. языке).

19. Особенности анатомо-морфологического строения листьев как показатель поедаемости их листогрызущими насекомыми (в соавт. с Г. З. Бакаевой).- Журн. общей биологии, т. 29, № 6, 1968.

20. Влияние биологически активных веществ растений различного физиологического состояния на работу изолированного сердца лягушки (в соавт. с С. И. Кузьминой).- XXI научн.-мет. конф., посвященная 50-летию БССР и КП Белоруссии. Тезисы докл., Витебск, 1969.

21. Динамика плотности популяций насекомых-фитофагов на различных участках биотопа. - XXI науч.-мет. конф., посвященная 50-летию БССР и КП Белоруссии. Тезисы докл., Витебск, 1969.

22. Биосфера и человек. I-ая научно-практическая конф. по изучению, комплексному использованию и охране водных ресурсов Белорусского Поозерья и смежных территорий. Тезисы докл., Витебск, 1969.

23. Условия формирования и причины устойчивости очага массового размножения звездчатого пидильщика-ткача в Друйском лесничестве (в соавт. с С.И. Кузьминой). - В сб. "Животный мир Белорусского Поозерья", вып. I, Минск, 1970.

24. Кольчатый шелкопряд. Некоторые вопросы биологии и связь с кормовыми растениями (в соавт. с Т.М. Роменко). - Изд-во "Высшая школа", Минск, 1970.

25. Особенности развития листогрызущих насекомых на физиологически ослабленных кормовых растениях. - VI съезд Всесоюзного энтомологического общества. Аннотации докл., Воронеж, 1970.

26. Краевой эффект биотопа и значение его в динамике численности насекомых (в соавт. со С.М. Степановым). - Журнал общей биологии (в печати).

27. Проблемы и перспективы безвредных методов защиты растений. - 2-ая Всесоюзная конф. по природопользованию. Тезисы докл., Астрахань (в печати).

28. Экологические особенности развития насекомых-фитофагов в зависимости от физиологического состояния кормовых растений. - Труды XIII Международного энтомологического конгресса, Москва (в печати).

29. Продолжительность развития и динамика роста гусениц дубового, кольчатого и непарного шелкопряда на различных по физиологическому состоянию кормовых растениях (в соавт. с Т.М. Роменко). - В сб. "Проблемы энтомологии в Белоруссии", Минск (в печати).

30. Выживаемость и плодовитость дубового, кольчатого и непарного шелкопрядов на различных по физиологическому состоянию кормовых растениях (в соавт. с Т.М. Роменко). - В сб. "Проблемы энтомологии в Белоруссии", Минск (в печати).