

УДК 595.78:577.1

Особенности развития некоторых дендрофильных чешуекрылых под воздействием агонистов экдистероидов

С.И. Денисова

Установлено более сильное токсическое и антифидантное действие агонистов экдистероидов на организм дубового шелкопряда по сравнению с непарным шелкопрядом. У непарного шелкопряда смертность гусениц отсутствует, у дубового около 30% гусениц гибнет, относительная скорость роста гусениц непарного шелкопряда под воздействием агонистов снижается – на 24%, а гусениц дубового шелкопряда – на 40%, что приводит к падению плодовитости дубового шелкопряда на 20% по сравнению с непарным. Агонист R-209 сильнее подавляет процессы жизнедеятельности шелкопрядов, чем агонист R-211, но при питании гусениц дубового шелкопряда листом березы антифидантное воздействие агонистов усиливается, у непарного шелкопряда кормовое растение не оказывает влияния на воздействие токсикантов. Агонисты экдистероидов оказывают отрицательное влияние на содержание глюкозы, триглицеридов в гусеницах и куколках шелкопрядов и приводят к снижению содержания мочевой кислоты, активности ферментов амилазы, γ -глутамилтрансферазы и аспаратаминотрансферазы.

В конце 80-х годов прошлого столетия обнаружили, что гормональной активностью насекомых обладают вещества, не похожие на экдистероиды по строению и относящиеся к ацилпроизводным гидразина. Биологические испытания соединений данной группы стали проводиться сразу же после установления их гормональной активности [1].

В практическом отношении наиболее важным является токсическое действие диацилгидразинов на насекомых, относящихся к опасным вредителям сельского хозяйства. Данные по действию этих соединений на насекомых приведены в работе Н.В. Ковганко, С.К. Ананич [1], где они указывают на то, что наиболее токсичными агонисты экдистероидов оказываются для чешуекрылых (*Lepidoptera*), таких, например, как *S. exempta*, *S. exigua*, *Ch. fumiferana*.

Установлено, что производные ацилгидразинов оказывают свое токсическое действие на все стадии развития насекомых, но наиболее чувствительными оказываются личинки. Воздействие агонистов экдистероидов на организм насекомых проявляется в преждевременной личиночной линьке, в прекращении питания и неполноценном окукливании [2]. Отмечено их влияние на смертность, длительность личиночного развития, вес гусениц, вес шелкоотделительной железы и состав белков гемолимфы [3, 4]. Поскольку экдистероиды отличаются малой токсичностью для теплокровных животных и человека, существует принципиальная возможность создания на их основе современных безопасных средств контроля численности насекомых-вредителей.

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

использования потребленного корма на рост (ЭИП); эффективность использования усвоенного корма на рост (ЭИУ) [5, 6]. Коэффициент утилизации корма сильно варьирует в зависимости от вида, возраста и пола насекомых, от характера пищи и других факторов [5]. Установлено, что КУ уменьшается по мере роста гусениц. Существует корреляция между потреблением и усвоением пищи. По мере роста гусениц уменьшается как перевариваемость принимаемой пищи, так и эффективность ее усвоения [5, 7, 8, 9].

В связи с вышеизложенным **целью** нашей работы является изучение влияния агонистов экдистероидов на процессы жизнедеятельности дубового и непарного шелкопряда для определения степени их воздействия как регуляторов роста и развития полезных и вредных насекомых.

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

В качестве модельных ксенобиотиков были взяты агонисты экдистероидов группы гидразинов 1,2-бис-(3-метоксибензоил)-1-трет-бутилгидразина (R-209), 1,2-бис-(2-метоксибензоил)-1-трет-бутилгидразина (R-211), полученные в лаборатории химии экдистероидов Института биоорганической химии НАН РБ под руководством доктора химических наук, Н.В. Ковганко. Для опыта брали гусениц одного дня выхода из яиц. Опыт проводили в трех повторностях каждый (по 30 гусениц повторности): корм одинаковой массы для гусениц первого возраста обрабатывали однократно водным раствором R-209 и R-211 0,01% и 0,1% концентрации объемом 2 мл один раз, и скармливали в начале развития. Наблюдали за гусеницами в течение всего периода их развития. Обработку корма проводили методом опрыскивания листьев. Для приготовления рабочих растворов навеску 1 мг (0,01%) и 10 мг (0,1%) соединения помещали в мерную пробирку, добавляли 0,5 мл этанола, доводили общий объем до 10 мл дистиллированной водой, в которую предварительно добавляли ПАВ ОП-10 (1 капля на 1 л воды). Контроль – дистиллированная вода с добавлением этанола (0,5 мл/10 мл воды) и ПАВ ОП-10 (1 капля/1 л воды). Опытные и контрольные гусеницы содержались в одинаковых емкостях объемом 3000 см³ при температуре 20–22°C, относительной влажности воздуха 70–80% и одинаковых условиях освещенности. Гусеницы первого возраста в опыте питались обработанным кормом в течение трех суток. Через трое суток обработанные листья дуба и березы заменяли на свежие необработанные и дальше кормили только свежим необработанным кормом. Гусеницы и коконы взвешивались на 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 [10]. 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 (P). Количество усвоенной пищи (A) находили из уравнения: $A = C - F$.

Взвешивание проводили на торзионных 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 [7]:

– коэффициент утилизации корма:

$$КУ = A \cdot C^{-1} \cdot 100\%;$$

– 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:

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

– относительная скорость роста:

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

Исследования содержания белка, триглицеридов, глюкозы и активности дыхательных и протеолитических ферментов в гусеницах и куколках непарного и дубового шелкопрядов при обработке корма (лист дуба и березы) агонистами экидистероидов R-209 и R-211 проводились следующим образом. Гомогенат 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 Roche на спектрометре «Рефлотрон-4». Количество повторностей – 3, по 10 гусениц в каждой повторности.

Результаты и их обсуждение. *Оценка биологической активности агонистов экидистероидов при воздействии на организм дубового и непарного шелкопрядов.* После потребления в пищу корма, обработанного агонистом экидистероидов 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. 1). 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% особей. Масса гусениц перед завивкой в опыте на 12% меньше по сравнению с контролем, а масса коконов – на 30%.

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% гусениц.

Потребление в пищу обработанного листа березы привело к снижению темпов накопления массы. Так, в опыте масса гусениц перед завивкой на 30% ниже, чем в контроле, а масса коконов – на 45%. Следует отметить, что в опыте на дубе продолжительность развития гусениц на 2 суток меньше, чем на березе. На дубе погибло опытных

гусениц на 18% 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% больше по сравнению с контролем. К концу развития в опыте масса гусениц на 23% ниже, чем на контроле, а масса коконов – на 39%.

Таблица 1

Влияние агонистов экидистероидов на процессы жизнедеятельности китайского дубового шелкопряда*

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

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

** Результаты статистически достоверны ($p \leq 0,05$).

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% больше, чем на контроле. Масса дубового шелкопряда перед завивкой на 38% меньше по сравнению с контролем, а масса коконов – на 45%. Сравнение показателей процессов жизнедеятельности гусениц в процессе развития после потребления обработанного раствором 0,1% корма показало, что в опыте на дубе гусеницы закончили раз-

витие на 3 суток раньше, чем в опыте на березе. Показатель смертности особей в данном варианте опыта на дубе меньше на 6%. 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. 2.

Таблица 2

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

* Результаты статистически достоверны ($p \leq 0,01$).

Исходя из данных табл. 2 следует, что плодовитость бабочек под воздействием 0,1% раствора агониста R-209 в среднем (дуб, береза) снижается на 30–35%, а под воздействием 0,1% раствора R-211 плодовитость снижается примерно на 10% 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% против 7% на контроле, снижении массы гусениц в среднем – на 30%, массы кокона – на 35% и плодовитости – на 35% 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% против 7% на контроле, масса гусениц снижается в среднем на 20%, масса коконов – на 25%, плодовитость – на 10% 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% выше, чем на дубе при воздействии R-209 и на 6% 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 продолжи-

тельности развития на дубе – на 4 суток, на березе – на 5 суток по сравнению с контролем (табл. 3).

Таблица 3

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

* Результаты статистически достоверны ($p \leq 0,05$).

По данным табл. 3 смертность опытных гусениц непарного шелкопряда при воздействии агонистов не отличалась от контрольных. Масса гусениц снизилась на дубе и березе примерно на 24%, плодовитость уменьшилась на 20% 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 гусениц на дубе и березе примерно на 15%, плодовитости на 10–12% 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 шелкопряда такой новый пищевой режим. О его неблагоприятности для развития гусениц свидетельствуют данные относительной скорости роста опытных гусениц как дубового, так и непарного шелкопряда на березе и дубе (табл. 4).

При воздействии 0,1% раствора R-209 относительная скорость роста гусениц дубового шелкопряда снижается, как на дубе, так и на березе, примерно на 40%, а относительная скорость роста гусениц непарного шелкопряда примерно на 24%. При воздей-

ствии 0,1% раствора R-211 относительная скорость роста гусениц дубового и непарного шелкопрядов снижается у дубового – на 27%, непарного – на 19% по сравнению с контролем на дубе. На березе соответственно у дубового – на 30%, у непарного – на 19%.

Таблица 4

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

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 нейтрализующей отрицательное воздействие на организм растворов агонистов. Исходя из полученных нами данных (табл. 4) 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.

Влияние агонистов экдистероидов на питание дубового и непарного шелкопрядов. 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. 5.

Согласно данным табл. 5 гусеницы дубового шелкопряда за V возраст съели листа дуба, обработанного 0,1% раствором агониста R-209, на 7% больше, чем в контроле, но усвоили его несколько хуже, КУ уменьшилось на 3,5%, а на прирост массы гусеницы затратили ЭИП на 4% меньше и ЭИУ на 3% 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%, КУ снизился на 5%, а ЭИП уменьшился на 5%, ЭИУ на 8% по сравнению с контролем при воздействии 0,1% концентрации R-209.

Таблица 5

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
	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
Береза	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 ± 0,47	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	

*Результаты статистически достоверны (p≤0,05).

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. 5, о величине кормового рациона (табл. 6).

Таблица 6

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. 6 лишь на березе потребление листа достоверно возрастает при 0,1% концентрации агониста R-209 по сравнению с контролем. Следовательно, агонист экидстероид 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. 5, 6) 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%, на березе – на 2%. Использование пищи на прирост массы гусениц снижается на дубе – ЭИП на 4%, ЭИУ на 8%; на березе – ЭИП на 4,5%, ЭИУ на 22%.

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% меньше, чем на дубе.

Таблица 7
Изменение индексов питания гусениц V возраста непарного 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			потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
R-209									
Дуб	0,01	14,5±0,31	0,60±0,01	11,4±0,13	6,4±0,05	1,6±0,08	25,0±0,21	9,3±0,05	37,5±0,33
	0,1	15,1±0,05	0,50±0,01	11,3±0,10	6,3±0,04	1,1±0,08	17,5±0,17	7,9±0,03	45,4±0,31
	контроль	14,4±0,23	0,62±0,02	11,5±0,08	6,5±0,04	1,5±0,07	23,1±0,04	9,5±0,05	41,3±0,34
Береза	0,01	15,8±0,11	0,56±0,02	15,0±0,07	8,7±0,04	1,9±0,04	21,8±0,16	6,4±0,04	29,5±0,42
	0,1	16,3±0,16*	0,45±0,01*	14,9±0,10	8,5±0,05	1,6±0,07	18,8±0,12*	5,3±0,03*	28,1±0,27
	контроль	15,6±0,11	0,55±0,02	15,2±0,12	8,9±0,03	2,0±0,07	22,6±0,13	6,2±0,05	27,5±0,21
R-211									
Дуб	0,01	14,5±0,21	0,61±0,01	11,3±0,12	6,3±0,01	1,5±0,07	23,8±0,26	9,6±0,08	40,6±0,41
	0,1	15,1±0,19	0,57±0,01*	11,3±0,13	6,3±0,03	1,2±0,08	19,0±0,25	9,0±0,04*	47,5±0,45*
	контроль	14,4±0,18	0,62±0,01	11,5±0,10	6,5±0,04	1,5±0,04	23,2±0,23*	9,5±0,03	41,3±0,57
Береза	0,01	15,8±0,22	0,55±0,02	15,1±0,11	8,6±0,01	1,9±0,04	22,1±0,24	6,4±0,06	28,9±0,26
	0,1	16,3±0,18	0,52±0,02*	14,9±0,10	8,6±0,02*	1,8±0,08	20,0±0,21*	6,1±0,04	27,4±0,58
	контроль	15,6±0,16	0,55±0,01	15,2±0,11	8,9±0,04	2,0±0,02	22,5±0,20	6,2±0,05	27,5±0,61

* Результаты статистически достоверны ($p \leq 0,05$).

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% под влиянием R-209 против 2% 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% и 8% 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. 7, 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. 8).

Таблица 8

Относительная скорость потребления корма гусеницами V возраста непарного шелкопряда под влиянием агонистов R-209 и R-211 (мг·мг⁻¹·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% на обоих кормовых растениях, данные по ЭИП и ЭИУ практически не отличаются от контроля. Следовательно, изучение процессов потребления и усвоения листа дуба и березы гусеницами непарного шелкопряда подтверждает вывод о более сильном токсичном и антифидантном воздействии агониста R-209 по сравнению с агонистом R-211, которое согласуется с данными о скорости роста, продолжительности развития и плодовитости непарного шелкопряда, приведенными выше. Кроме этого, следует отметить, что агонист R-209 в меньшей степени угнетает процессы переваривания пищи у полифага-непарного шелкопряда, чем у олигофага-дубового шелкопряда. У дубового шелкопряда R-209 увеличивает потребление листа неоптимального кормового растения – березы и в большей степени снижает коэффициенты усвоения и использования пищи на рост и развитие гусениц, чем у непарного шелкопряда. Антифидантное воздействие R-209 и R-211 усиливается при питании гусениц дубового шелкопряда листом березы, тогда как гусеницам непарного шелкопряда все равно, каким листом питаться: березовым или дубовым, обработанным одними и теми же ксенобиотиками. Следует подчеркнуть, что более сильное антифидантное воздействие агониста R-209 по сравнению с воздействием R-211 проявляется у обоих шелкопрядов при питании как листом дуба, так и листом березы.

Исследования содержания белка, триглицеридов, глюкозы и активности дыхательных и протеолитических ферментов у непарного и дубового шелкопрядов под воздействием агонистов экидистероидов. Пища животных должна, как правило, содержать не только ряд органических молекул (витамины, незаменимые аминокислоты), которые организм животного синтезировать не в состоянии, но также включать в сбалансированном соотношении питательные вещества трех главных классов: углеводы, жиры, белки. Глюкоза обычно лишь в малых дозах присутствует в крови насекомых. Глюкоза найдена в заметном количестве в крови некоторых мух и, как следовало ожидать, в очень высоких концентрациях (около 3 г на 100 мл) в крови рабочих пчел, занятых сбором меда [11]. Хотя у большинства, если не у всех животных, имеются механизмы для взаимного превращения трех названных классов веществ, они недостаточно активны, чтобы обеспечить оптимальное развитие организма, когда какие-либо из этих веществ отсутствуют в пище. Одной из причин ускорения процессов углеводного и белкового обменов насекомых, по мнению многих ученых [12, 13, 5], следует считать высокое содержание растворимых углеводов в кормовом растении. Поэтому проверка реакции организма насекомых-фитофагов: олигофага-дубового и полифага-непарного шелкопрядов на обработку корма ксенобиотиками-агонистами экидистероидов является весьма актуальным, так как способствует накоплению фактического материала для решения вопросов трофиологии как полезных, так и вредных насекомых.

Таблица 9

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

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

* Результаты статистически достоверны (P ≤ 0,01).

Таблица 10

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

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

* Результаты статистически достоверны (P ≤ 0,01).

Таблица 11

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

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

* Результаты статистически достоверны ($P \leq 0,01$).

Таблица 12

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

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

* Результаты статистически достоверны (P ≤ 0,01.)

В результате проведенных исследований установлено, что содержание глюкозы и триацилглицеролов в гемолимфе гусениц непарного и дубового шелкопрядов достоверно снижается под воздействием растворов агонистов R-209 и R-211 0,1% концентрации как на дубе, так и на березе (табл. 9, 10).

Аналогичная картина наблюдается при исследовании *гомогената* куколок этих насекомых (табл. 11, 12). Следовательно, исследуемые агонисты экдистероидов оказывают отрицательное влияние на процессы углеводного и жирового обменов как дубового, так и непарного шелкопрядов, что согласуется с нашими данными об ухудшении усвоения листа кормовых растений гусеницами при попадании агонистов в организм с пищей.

Получены интересные данные об изменении содержания мочевой кислоты в организме шелкопрядов под воздействием агонистов. Ее количество в гомогенате гусениц уменьшается при увеличении концентрации растворов агонистов с 0,01% до 0,1% примерно на 25–30 ммоль/л у непарного шелкопряда на обоих кормовых растениях, на 50 ммоль/л на дубе и 140 ммоль/л на березе – у дубового шелкопряда (табл. 9, 10).

У дубового шелкопряда мочевой кислоты в гомогенате гусениц содержится в два раза больше, чем у непарного шелкопряда, если сравнивать контрольные показатели. Такая же закономерность наблюдается и у куколок (табл. 11, 12). Уменьшение содержания мочевой кислоты в гомогенате гусениц шелкопрядов под влиянием агонистов экдистероидов возможно свидетельствует об ухудшении усвоения белка пищи.

На это косвенно указывает снижение содержания белка и мочевой кислоты в куколках дубового и непарного шелкопрядов (табл. 11, 12).

Следует отметить, что агонист R-209 оказывает на белковый обмен более сильное отрицательное воздействие, чем агонист R-211, так как снижение содержания белка у куколок в опыте с R-211 незначительно по сравнению с контролем и различие статистически не подтверждается.

Такая большая разница содержания мочевой кислоты в теле гусениц и куколок дубового по сравнению с непарным шелкопрядом, возможно, объясняется разными путями выведения мочевой кислоты из организма. У непарного шелкопряда преобладает вывод вредных веществ через экскреты, а у дубового преобладает второй путь избавления организма от вредных азотистых веществ – путь накопления мочевой кислоты в уратных клетках жирового тела и покровах.

Активность амилазы опытных гусениц дубового и непарного шелкопрядов достоверно снижается при увеличении концентрации растворов агонистов с 0,01% до 0,1%, что согласуется с данными о снижении содержания глюкозы в гомогенате гусениц соответствующих вариантов опыта по сравнению с контролем (табл. 9, 10).

Активность фермента γ -глутамилтрансферазы у гусениц V возраста непарного и дубового шелкопрядов не обнаружена, а у куколок этот фермент имеется (табл. 9, 10, 11, 12) в значительных количествах.

Детальный анализ содержания γ -глутамилтрансферазы в онтогенезе был осуществлен в организме тутового шелкопряда [14]. Пики активности фермента наблюдались в период зарождения тканей, накануне линьки, в период полового созревания, очевидно, γ -глутамилтрансфераза служит для создания фонда определенных аминокислот в

виде их γ -глутамилпроизводных, которые необходимы организму для реализации последующих стадий развития. У дубового и непарного шелкопряда активность этого фермента исследуется впервые. У куколок непарного шелкопряда активность этого фермента выше в 1,5 раза по сравнению с дубовым шелкопрядом. У непарного шелкопряда активность исследуемого фермента в меньшей степени изменяется под воздействием агонистов, чем у дубового шелкопряда. Так, содержание γ -глутамилтрансферазы достоверно уменьшается у куколок непарного шелкопряда только под воздействием агониста R-209. У дубового шелкопряда активность γ -глутамилтрансферазы снижается под воздействием обоих ксенобиотиков, и на березе активность данного фермента у дубового шелкопряда в два раза ниже, чем на дубе, а у непарного шелкопряда такого различия не наблюдается.

Таким образом, олигофаг-дубовый шелкопряд, согласно данным об изменении активности такого важного фермента белкового обмена, как γ -глутамилтрансфераза, более чувствителен к воздействию агонистов экидистероидов, чем полифаг-непарный шелкопряд.

Активность аспаратаминотрансферазы у гусениц непарного шелкопряда в 2,5 раза выше, чем у гусениц дубового шелкопряда. Аспаратаминотрансфераза – фермент синтеза аспарагиновой кислоты, он играет важную роль в обмене аминокислот, осуществляет связь через α -кетоглутаровую кислоту между белковым, углеводным и жировым обменами. Чем выше активность аспаратаминотрансферазы, тем интенсивнее идут процессы обмена веществ в организме насекомого [15].

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

У куколок шелкопряда в содержании данного фермента такой разницы нет. У куколок непарного шелкопряда, полученных при питании гусениц листом дуба и березы, различий в активности этого фермента не обнаружено, не выявлено также различие активности аспаратаминотрансферазы под воздействием агонистов R-209 и R-211. У куколок дубового шелкопряда на дубе активность аспаратаминотрансферазы выше, чем у куколок непарного шелкопряда, на 40 Е, а на березе ниже – на 23 Е (сравнение данных с контролем). Если сравнить активность данного фермента у куколок и гусениц дубового шелкопряда на дубе и березе, то ясно видно, что на березе активность данного фермента снижается, что согласуется с нашими данными о замедлении скорости роста и уменьшении затрат энергии пищи на обменные процессы в организме дубового шелкопряда на данном кормовом растении. Куколки дубового шелкопряда накапливают в 5 раз больше жиров, чем куколки непарного шелкопряда, в связи с зимовкой в состоянии диапаузы и выют плотный кокон, возможно, поэтому на оптимальном кормовом растении активность аспаратаминотрансферазы куколок дубового шелкопряда выше, чем непарного.

Витамин холестерол насекомые синтезировать не могут и получают его с пищей. У гусениц как непарного, так и дубового шелкопряда мы холестерол не обнаружили,

вероятно, он тут же усваивается организмом. У куколок обоих шелкопрядов холестерол накапливается, причем у куколок непарного шелкопряда его несколько больше, чем у дубового. Различия содержания холестерола в зависимости от кормового растения и воздействия агонистов экдистероидов у куколок дубового и непарного шелкопрядов нами не обнаружено.

Липопротеины высокой плотности определялись только в гусеницах и не были обнаружены. Минеральный элемент калий играет важную роль в построении калий-гистидин-глутаминовой системы в гемолимфе насекомых [16], поддерживающей гомеостаз организма. Поэтому мы определили содержание калия в гусеницах дубового и непарного шелкопрядов (табл. 9, 10). Установлено, что калия в гусеницах дубового шелкопряда содержится в 1,5 раза больше, чем в гусеницах непарного шелкопряда. Изменений в содержании калия на разных кормовых растениях и в зависимости от воздействия агонистов экдистероидов у гусениц дубового и непарного шелкопрядов не обнаружено.

Таким образом, установлено, что агонисты экдистероидов R-209 и R-211 оказывают отрицательное влияние на содержание глюкозы и триглицеридов в гусеницах и куколках дубового и непарного шелкопрядов, а также приводят к снижению содержания мочевой кислоты, что указывает на ухудшение процессов усвоения белков пищи. Активность ферментов амилазы, γ -глутамилтрансферазы и аспартатаминотрансферазы в гусеницах и куколках непарного и дубового шелкопрядов достоверно снижается под воздействием агонистов экдистероидов, причем у дубового шелкопряда в большей степени, чем у непарного, особенно на нетрадиционном кормовом растении – березе повислой.

Заключение. Биологическая активность агонистов снижается при воздействии на организм непарного шелкопряда по сравнению с дубовым шелкопрядом. Об этом свидетельствует то, что гусеницы непарного шелкопряда сохраняют жизнеспособность, а 1/3 гусениц дубового шелкопряда гибнет, относительная скорость роста гусениц непарного шелкопряда под воздействие агонистов снижается на 24%, а гусениц дубового шелкопряда – на 40%, что приводит к падению плодовитости дубового шелкопряда на 20% по сравнению с непарным шелкопрядом.

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. 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.

У дубового шелкопряда R-209 увеличивает потребление листа неоптимального кормового растения – березы и в большей степени снижает коэффициенты усвоения и использования пищи на рост и развитие гусениц, чем у непарного шелкопряда. Антифидантное воздействие R-209 и R-211 усиливается при питании гусениц дубового шелкопряда листом березы, а у гусениц непарного шелкопряда этого не обнаружено. Следует подчеркнуть, что более сильное антифидантное воздействие агониста R-209 по сравнению с воздействием R-211 проявляется у обоих шелкопрядов.

Агонисты экдистероидов R-209 и R-211 оказывают отрицательное влияние на содержание глюкозы и триглицеридов в гусеницах и куколках дубового и непарного шелкопряда, а также приводят к снижению содержания мочевой кислоты. Активность ферментов амилазы, γ -глутамилтрансферазы и аспартатаминотрансферазы в гусеницах и куколках достоверно снижается под воздействием агонистов экдистероидов, причем у дубового шелкопряда в большей степени, чем у непарного, особенно на нетрадиционном кормовом растении – березе повислой.

Л и т е р а т у р а

1. Ковганко, Н.В. Агонисты экдистероидов группы 1,2-диацил-1-алкилгидразинов / Н.В. Ковганко, С.К. Ананич // Биоорганическая химия. – 2004. – Т. 30, № 6. – С. 563–581.
2. Carton B., Smaghe 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. – Vol. 127, № 4. – P. 240–242.
3. Smaghe G., Dhadialla T.S., Lezzi M. Comparative toxicity and ecdysone receptor affinity of non-steroidal ecdysone agonists and 20-hydroxyecdysone in *Chironomus tentans* // Insect Biochem. and Mol. Biol. – 2002. – Vol. 32, № 2. – P. 187–192.
4. 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. – Vol. 38, № 2. – P. 137–144.
5. Тыщенко, В.П. Основы физиологии насекомых: в 2-х ч. / В.П. Тыщенко. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. – Ч. 1: Физиология метаболических систем. – 363 с.
6. 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. – Vol. 60, № 4. – P. 829–850.
7. Баранчиков, Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых / Ю.Н. Баранчиков. – Красноярск, 1987. – 170 с.
8. Шеин, В.В. Особенности питания начальных возрастов гусениц сибирского шелкопряда на пихте сибирской / В.В. Шеин // Сиб. экол. ж. – 2002. – № 1. – Т. 9. – С. 43–48.
9. Slansky F., Scriber J.M. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects // Entomol. Soc. Am. Bull. – 1982. – Vol. 28, № 1. – P. 43–55.
10. Waldbauer G.P. The consumption and utilization of food by insects // Adv. Insect Physiol. – 1968. – Vol. 5. – P. 254–288.
11. Гилмур, Д. Метаболизм насекомых / Д. Гилмур. – М.: Мир, 1968. – 227 с.
12. Самарсов, В.Ф. Влияние минеральных удобрений на насекомых / В.Ф. Самарсов, С.Л. Горювая. – Минск: Наука и техника, 1976. – 134 с.
13. Thomson S.N. Effect of dietary glucose on in vitro fatty acid metabolism and in vitro synthetase activity in the insect parasite, *Exeristes roborator* (Fabricius) // Insect. Biochem. – 1979. – Vol. 9, № 6. – P. 645–651.
14. 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.
15. 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.
16. Генсичкий, И.П. Олигомеризация буферных систем организма личинок некоторых чешуекрылых / И.П. Генсичкий // Значение процессов метаболизма некоторых чешуекрылых. – Киев, 1977. – С. 20–25.

Поступило 9.10.2009