

УДК 595.78

Развитие дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) в зависимости от химического состава экспериментально ослабленных кормовых растений

С.И. Денисова

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

Физиологическое ослабление кормовых растений путем выдержки срезанных ветвей в течение 3-х суток в условиях темноты и 90–100% влажности характеризуется накоплением меди, хрома, цинка, снижением содержания железа и кобальта, а также уменьшением содержания калия, кальция, магния и фосфора по сравнению с контролем. Лист 24–48-часовой выдержки характеризуется оптимальным содержанием макро- и микроэлементов, витаминов, растворимых сахаров, жиров и свободных аминокислот, так как питание им приводит к сокращению сроков развития, увеличению массы гусениц, куколок, яиц, повышению жизнеспособности и плодовитости по сравнению с контролем и вариантом опыта «72 ч». Питание гусениц листом 72-часовой выдержки приводит к изменению реакции кишечной среды в кислую сторону под воздействием снижения концентрации К и Са, уменьшению содержания витаминов, жиров, растворимых углеводов, свободных аминокислот, увеличению содержания фенолов в листьях, что сопровождается достоверным снижением жизнеспособности и плодовитости дубового шелкопряда по сравнению с контролем и вариантом опыта 24–48 часов. Одной из причин снижения синтеза витаминов, белков, жиров и углеводов и повышения синтеза фенолов при экспериментальном ослаблении растений является недостаток элементов минерального питания калия, кальция, фосфора и магния и избыток цинка и хрома, возникающие в процессе отмирания растений (вариант «72 ч»).

Ключевые слова: дубовый шелкопряд, микроэлементы, макроэлементы, первичные метаболиты, вторичные метаболиты, жизнеспособность, плодовитость, кормовые растения, срезанные ветви.

The development of *Antheraea pernyi* G.-M. based on chemical composition of forage plants weakened by experiment

S.I. Denisova

Educational establishment «Vitebsk State University named after P.M. Masherov»

Physiological weakening of forage plants generated by keeping cut branches in darkness and complete moisture content for three days in contrast to their control is characterized by accumulation of copper, chromium, zinc, drop in the quantity of iron, cobalt, potassium, calcium, magnesium and phosphorus. A leaf kept in the above mentioned conditions for 24–48 hours in comparison with the one kept in the same conditions for 72 hours contains the maximum of macro- and micronutrient elements, vitamins, soluble sugar, fat and amino acids. Feeding a caterpillar with such a leaf generates reduction of its growth terms, increase in the weight of caterpillars, chrysalises and eggs, raising of its activity and fertility. Feeding a caterpillar with a leaf kept for 72 hours in contrast to the one kept for 24–48 hours and its control provokes oxidation of intestinal medium because of the drop in the quantity of potassium and calcium, decrease in the number of vitamins, fats in soluble carbohydrates and free amino acids, increase in the number of phenolic acids in leaves which lead to weakening of fertility and activity of *Antheraea pernyi*. One of the possible causes of drop in vitamin, protein, fat and carbohydrate synthesis and increase in phenolic acid synthesis in the process of experimental weakening of plants is deficiency in minerals such as potassium, calcium, phosphorus and magnesium and excess of zinc and chromium generated by a die-off of plants.

Key words: *Antheraea pernyi*, macro- and micronutrient elements, primary metabolite, secondary metabolite, activity, fertility, forage plants, cut branches.

По данным многих исследователей, выбор кормового растения во многом определяется химизмом последнего, и малейшие изменения химического состояния растения оказывают сильное влияние на питание, рост и развитие насекомых-фитофагов. Изучение влияния качества пищи на развитие листогрызущих чешуекрылых позволяет глубже вскрыть общие закономерности развития вредителей и реакции организма на измененный режим питания [1, 2, 3, 4].

Вопрос о содержании, локализации и значении микроэлементов в организме насекомых

находится на начальной стадии изучения. Известно, что они входят в состав коферментов, ферментов, гормонов и витаминов. Но специфика их участия в обмене веществ у насекомых еще не выяснена. Так, имеются данные о накоплении тяжелых металлов у коллембол [5], о влиянии выбросов металлургических предприятий на процессы роста и развития насекомых-фитофагов [6].

Исходя из вышеизложенного, целью работы является выявление изменений развития дубового шелкопряда в зависимости от содержания минеральных элементов, первичных и вторичных

ных метаболитов в листьях экспериментально ослабленных кормовых растений.

Материал и методы. Исследования по теме проводились на базе биологических стационаров «Придвинье» и «Щитовка» Витебского государственного университета им. П.М. Машерова. В качестве экспериментального материала использовался китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.). Кормовыми растениями служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.) и ива корзиночная (*Salix viminalis* L.). Облиственные ветви этих растений приготавливались по способу, разработанному на кафедре зоологии Витебского пединститута [7]. Гусениц выкармливали срезанными ветвями, выдержанными в условиях темноты и 90–100% влажности в течение 24, 48 и 72 часов, контроль (свежий лист). Каждый вариант опытов проводился в 4-кратной повторности, по 50 гусениц в каждой.

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

Взвешивание гусениц проводилось в каждом возрасте 2 раза: в начале и в конце возраста [8]. Гусениц младших возрастов взвешивали на торсионных весах WT по 5–10 особей одновременно, гусениц старших возрастов, грену взвешивали на весах SPU 402.

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

Содержание макро- и микроэлементов в листьях, экскрементах определялось по методикам, описанным Х.Н. Починком [9], а также с помощью прибора «Спектроскан-20».

Определение pH экскрементов выполнялось при помощи калий-стеклянного и платинового электродов на pH-метре-340.

Выживаемость гусениц определялась по формуле:

$$Ж = \frac{Л \cdot 100}{Г} \%,$$

где Ж – жизнеспособность гусениц в процентах; Л, Г – количество гусениц соответственно в на-

чале и конце возраста или в начале и конце гусеничной фазы.

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

Половой индекс рассчитывался по формуле Бремера:

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

где I – половой индекс; f, m – соответственно количество самок и самцов.

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

Результаты и их обсуждение. Для нормального роста и развития насекомых-фитофагов не менее важное значение, чем органические, имеют минеральные компоненты листа кормового растения, которые играют основную роль в построении карбонатно-бикарбонатной буферной системы регуляции кислотно-основного равновесия в органах пищеварения и калий-гистидин-глутаминовой системы в гемолимфе [10, 11]. Действие этих систем во многом зависит от нормального снабжения их минеральными элементами из пищи. Нарушение работы буферных систем вследствие недостатка минеральных веществ в пище снижает жизнеспособность организма, так как приводит к возникновению некомпенсированного ацидоза [12]. Полученные нами данные о динамике содержания физиологически наиболее важных минеральных элементов листа кормовых растений различных сроков выдержки приведены в табл. 1.

Из нее следует, что уровень содержания кальция и калия у дуба выше, чем у березы, но меньше, чем у ивы. Количество фосфора у всех трех кормовых растений приблизительно одинаково, а магния несколько больше в листьях ивы по сравнению с листом дуба и березы (вариант «свежий лист»). Анализ содержания макроэлементов в листьях растений под воздействием выдержки показал, что количество кальция, калия, магния при увеличении срока выдержки до 72 ч уменьшается, а содержание фосфора незначительно увеличивается. Так как китайский дубовый шелкопряд относится к насекомым с углеводным типом питания, что означает необходимость поддержания высокой щелочности кишечной среды для обеспечения нормального питания гусениц, а щелочная реакция, в свою очередь, в значительной мере оп-

ределяется поступлением катионов Са и К с пищей [13], то уменьшение содержания К и Са в листьях 72-часовой выдержки на 20–25% по сравнению с контролем свидетельствует об ухудшении кормовых качеств такого листа.

Для насекомых-фитофагов большое значение имеет не столько количественное содержание минеральных компонентов, сколько соотношение между ними. Балансовые отношения оказывают существенное влияние на состояние кислотно-основного равновесия в организме насекомых, а следовательно, на их жизнеспособность. Установлено [12, 14], что чем больше величина соотношения калия к фосфору превышает единицу, тем оптимальнее лист растения для успешного роста и развития насекомого. Сравнение значений калий-фосфорного баланса в листьях дуба, березы и ивы в зависимости от степени выдержки срезанных ветвей (табл. 1) показало, что по мере выдержки листа количественное содержание калия по отношению к фосфору уменьшается на всех кормовых растениях, т.е. лист растений 72-часовой выдержки переваривается хуже, чем в предыдущих вариантах. Избыток фосфора в пище способствует сдвигу кислотно-основного равновесия в сторону подкисления, что уменьшает щелочность среды кишечного содержимого, а следовательно, уменьшает активность пищеварительных ферментов [13]. Затруднение процессов переваривания такого листа ослабляет орга-

низм гусениц, что согласуется с данными о снижении жизнеспособности гусениц дубового шелкопряда в варианте кормления листом выдержки 72 ч приблизительно на 20% по сравнению с контролем на всех кормовых растениях (табл. 2). Важным показателем полноценности пищи служит также соотношение К и Са, которое во всех вариантах опыта на всех кормовых растениях равно 1.

Из характера расположения кривых (рис. 1) видно, что экскременты гусениц, получающих корм 72-часовой выдержки, имеют более кислую реакцию по сравнению с другими вариантами кормления. Так как по значениям кислотности экскрементов гусениц можно судить о питательных достоинствах корма [13], причем снижение их кислотности – показатель ухудшения качества пищи для насекомых-фитофагов с углеводным типом питания, то подкисление экскрементов гусениц варианта кормления «72 ч» указывает на более низкие кормовые качества листа березы и дуба при выдерживании срезанных ветвей в течение 72 ч. Таким образом, питание гусениц листом 72-часовой выдержки сопровождается сдвигом кислотно-основного равновесия кишечной среды в сторону образования избытка кислот. Изменение реакции кишечной среды в кислую сторону снижает активность ферментов, что затрудняет процессы пищеварения и, следовательно, обуславливает снижение жизнеспособности гусениц.

Таблица 1

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

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

Таблиця 2

Влияние срока выдержки листа кормовых растений на показатели развития дубового шелкопряда

№ п/п	Сроки выдержки, ч	Продолжительность развития гусениц, сут.	Жизнеспособность, %		Масса гусениц перед завивкой	Масса		Потенциальная плодovitость, шт.	Фактическая плодovitость, шт.	Половой индекс
			яиц	гусениц		куколок, г	яиц, мг			
Береза	Свежий лист (контроль)	60,17±0,85	80,03±1,45	63,18±1,66	14,84±0,21	5,76±0,04	8,5±0,02	203,6±4,05	165,3±2,14	0,55
	24	54,13±0,71	90,37±1,17	78,25±2,48	17,65±0,42	8,05±0,09	8,3±0,01	232,3±4,33	207,83±5,15	0,52
	48	57,11±0,92	90,48±1,63	69,22±0,97	15,61±0,27	6,22±0,12	8,3±0,01	210,35±4,41	178,83±2,21	0,54
Дуб	72	68,13±1,43	58,21±1,94	44,37±1,15	10,15±0,34	4,65±0,21	8,4±0,03	167,5±5,61	109,1±3,30	0,60
	Свежий лист (контроль)	57,08±1,05	85,24±1,07	70,31±2,42	11,9±0,27	4,84±0,08	7,5±0,01	184,21±2,38	168,0±3,41	0,48
	24	51,18±1,17	96,1±1,52	85,38±1,54	14,63±0,15	6,54±0,02	7,5±0,02	212,49±1,78	185,24±3,15	0,48
Ива	48	54,24±1,40	90,63±1,15	77,81±1,33	13,21±0,61	6,05±0,18	7,4±0,01	191,35±4,47	173,53±2,79	0,50
	72	62,26±1,04	62,48±0,55	49,25±1,07	8,6±0,09	4,21±0,50	7,5±0,01	143,1±2,02	106,1±1,30	0,55
	Свежий лист (контроль)	61,4±0,45	85,0±0,50	52,3±0,90	10,7±0,27	3,5±0,02	7,0±0,05	167,8±1,20	158,7±5,30	0,50
Ива	24	58,1±0,12	89,5±0,45	64,7±0,40	12,8±0,20	4,9±0,01	8,1±0,01	182,7±3,10	171,5±1,40	0,53
	48	62,3±0,69	85,2±0,33	60,8±0,43	12,0±0,33	4,0±0,02	7,2±0,04	175,9±1,80	165,3±1,70	0,50
	72	69,2±0,81	63,4±0,60	41,3±0,15	8,1±0,25	2,7±0,03	6,0±0,01	133,6±2,60	107,4±2,30	0,44

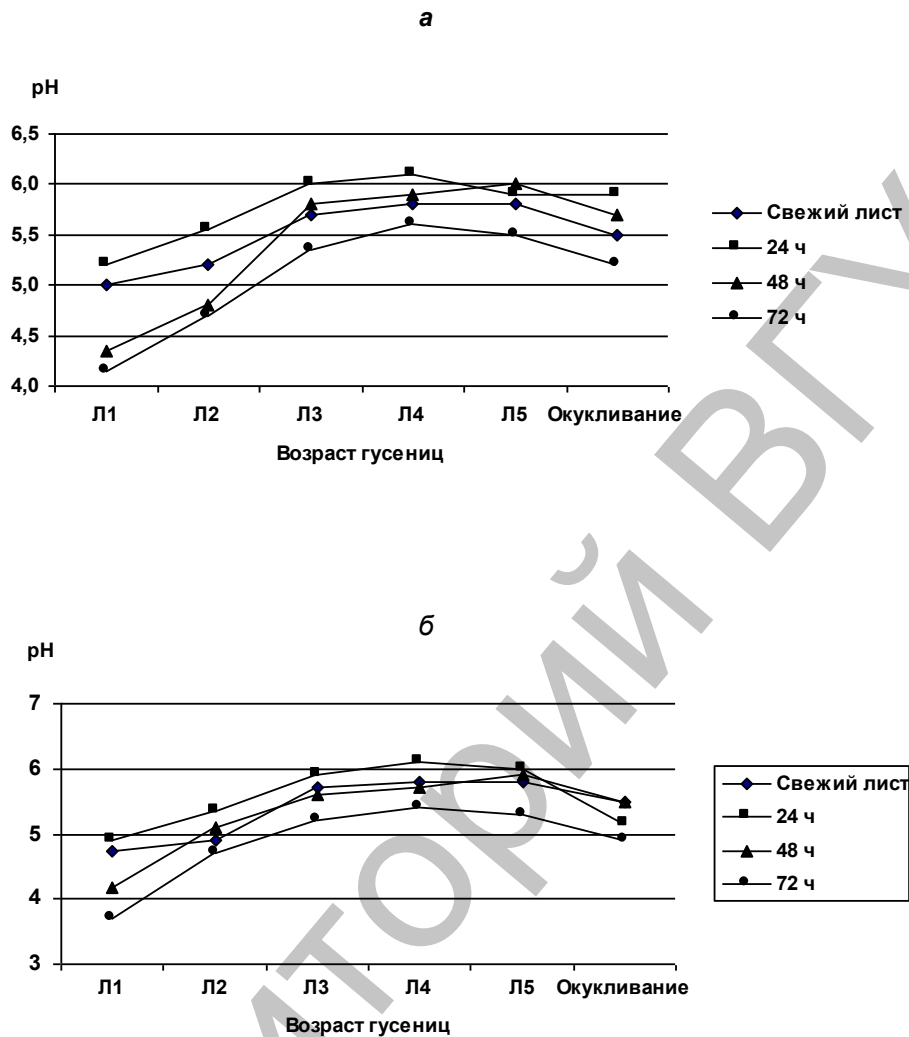


Рис. 1. Кислотность экскрементов гусениц дубового шелкопряда в зависимости от срока выдержки листа дуба (а) и березы (б).

Сдвиг кислотно-основного равновесия в организме дубового шелкопряда в сторону подкисления при кормлении гусениц листом 72-часовой выдержки подтверждается данными о значениях рН гемолимфы гусениц (рис. 2).

Кислотность гемолимфы гусениц снижается с увеличением возраста на всех кормовых растениях. Но в варианте опыта «72 ч» это снижение достигает максимума по сравнению с контролем «свежий лист».

Обобщая все вышесказанное, укажем, что специфика химического состава листа в варианте выдержки «72 ч» характеризуется неблагоприятными для развития насекомых-фитофагов калий-фосфорным балансом, а также меньшим содержанием важнейших минеральных элементов – К и Са, которые необходимы для успешного протекания процессов обмена веществ в организме насекомых. В результате у гусениц

вышеуказанного варианта кормления снижается темп накопления зоомассы и развития, жизнеспособность гусениц уменьшается. Происходит достоверное уменьшение плодовитости насекомых именно в данном варианте кормления, что подтверждается корреляционным анализом: оценка сопряженности жизнеспособности, массы гусениц и плодовитости имаго дубового шелкопряда с содержанием кальция в листьях дуба 72-часовой выдержки выражается следующими коэффициентами корреляции – 0,2, 0,36 и 0,58 при $P > 0,05$. Какой-либо закономерности в изменении значений полового индекса в зависимости от изменения минерального состава листа ослабленных растений не обнаружено (табл. 2). Специфика минерального состава листа растений вариантов 24–48-часовой выдержки заключается в том, что показатели калий-фосфорного соотношения, содержание Са, К,

Mg и P приближаются к оптимуму для дендрофильных чешуекрылых, что характеризует его как более полноценный корм для насекомых-фитофагов по сравнению с листом 72-часовой выдержки и контролем (вариант «свежий лист»). Итак, срезанные ветви кормовых растений насекомых-фитофагов в начальный период отмирания (24–48 ч) характеризуются преобладанием гидролитической направленности обмена веществ, оптимальным содержанием макро-

и микроэлементов и в этот короткий период перестройки обмена веществ, приобретают свойства, обеспечивающие благоприятное развитие растительноядных насекомых. В настоящее время на основе многочисленных исследований выделен ряд микроэлементов, имеющих универсальное значение для всех форм живой материи. К этим элементам относят железо, медь, марганец, цинк, кобальт и хром [15].

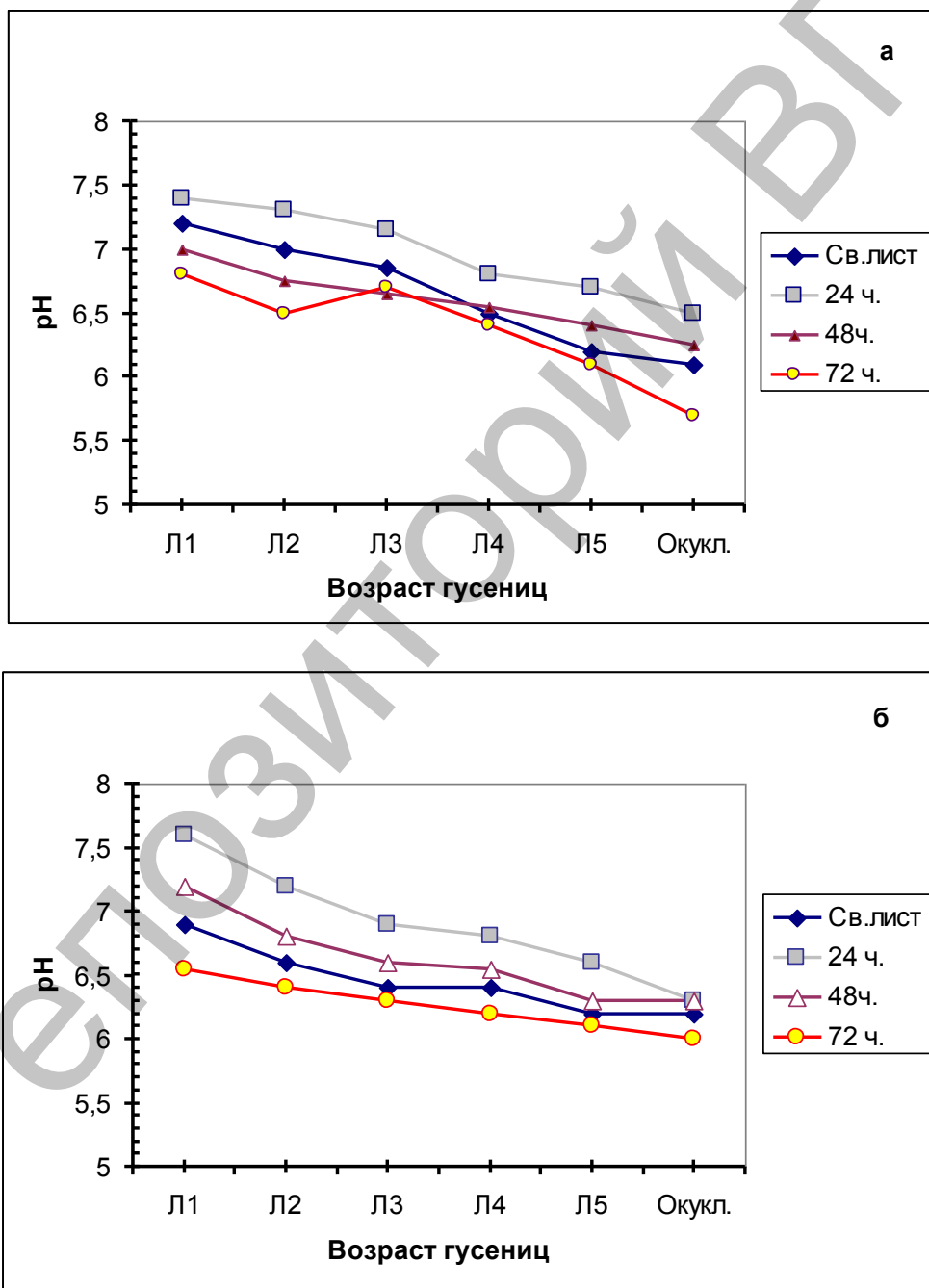


Рис. 2. Кислотность гемолимфы гусениц дубового шелкопряда в зависимости от срока выдержки листа дуба (а) и березы (б).

Роль микроэлементов в питании и ходе обменных процессов насекомых изучалась на примере создания искусственных сред [13] и влияния химической обработки корма микроэлементами на развитие насекомых [16]. Полученные нами предварительные данные о характере изменения содержания основных микроэлементов в листьях кормовых растений различной степени ослабления в результате 3-суточной выдержки срезанных ветвей показали, что кобальта и марганца больше всего в свежих листьях дуба по сравнению с другими кормовыми растениями; хрома больше всего в листьях ивы; меди, железа и цинка больше всего в листьях березы и ивы по варианту опыта «свежий лист» (табл. 3).

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

Во-первых, в результате физиологического ослабления растений под воздействием выдержки идет накопление таких элементов, как хром и медь, у всех изучаемых растений без исключения. Согласно данным многих исследователей [17, 15], повышенное содержание хрома в пище приводит к замедлению роста животных-фитофагов и нарушениям углеводного обмена. Возрастание концентрации меди в растении оказывает токсическое действие на организм фитофагов. Во-вторых, обнаружено достоверное уменьшение количества железа при увеличении срока выдержки листа

всех кормовых растений. Уменьшение содержания железа возможно снижает интенсивность тканевого дыхания насекомых, что согласуется с данными о замедлении процессов метаболизма, роста и развития насекомых в варианте кормления «72 ч выдержки». Установлено также некоторое повышение содержания цинка при выдержке корма.

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

Таблица 3

Динамика микроэлементов в листьях кормовых растений разных сроков выдержки

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

Таблица 4

Биохимическая характеристика листа кормовых растений

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

Таким образом, экспериментальное физиологическое ослабление кормовых растений путем выдержки срезанных ветвей в течение 3 сут характеризуется следующими количественными изменениями содержания микроэлементов: с увеличением срока выдержки происходит накопление меди, хрома и цинка, уменьшение содержания железа, кобальта, причем снижение содержания последнего происходит неравномерно. На начальных этапах выдержки его количество увеличивается, а затем резко падает, и макроэлементов: с увеличением срока выдержки до 3 сут содержание калия, кальция, магния и фосфора уменьшается, что ухудшает балансовые отношения между этими элементами (который характеризуется оптимальным содержанием макро- и микроэлементов, более высоким содержанием растворимых сахаров и свободных аминокислот по сравнению с контролем).

Питание гусениц дубового шелкопряда листом 24–48-часовой выдержки приводит к увеличению массы гусениц, куколок, яиц, повышению жизнеспособности и плодовитости. Питание гусениц листом 72-часовой выдержки сопровождается изменением реакции кишечной среды в кислую сторону под воздействием уменьшения концентрации К и Са и ухудшения калий-фосфорного баланса, уменьшения содержания растворимых углеводов и свободных аминокислот листа, что сопровождается достоверным снижением жизнеспособности, зоомассы и плодовитости дубового шелкопряда.

Согласно данным некоторых ученых [18, 19] недостаток калия и фосфора приводит к потере синтеза полисахаридов и накоплению в листьях растворимых сахаров и соответствующих аминокислот и других органических кислот, замедляется синтез липидов и белков. Следовательно, установленное нами увеличение содержания растворимых сахаров и свободных аминокислот на начальных стадиях ослабления растений (табл. 4) происходит не только из-за замедления оттока и снижения синтеза биополимеров, но и усугубляется недостатком калия и фосфора в листьях ослабленных растений. В результате происходит накопление в листьях сахаров, органических кислот. Положение о замедлении синтеза липидов при недостатке калия и фосфора хорошо согласуется с нашими данными об уменьшении количества липидов при хранении срезанного корма (табл. 4), которое сопровождается установленным нами уменьшением содержания калия и фосфора (табл. 1).

Недостаток калия, кальция и фосфора снижает содержание аскорбиновой кислоты в листьях, в присутствии меди витамин С быстро

окисляется, недостаток калия снижает биосинтез витамина В₁ [19]. Следовательно, в темноте биосинтез витаминов падает, но это падение усиливается оттоком элементов минерального питания из листьев срезанных ветвей при увеличении срока хранения до 3-х суток (рис. 3). Все вместе замедляет биосинтез белков, углеводов, жиров и способствует падению содержания первичных метаболитов в листьях 3-суточной выдержки срезанных ветвей. Таким образом, процессы протеолиза при увеличении срока хранения срезанных ветвей активизируются и преобладают над синтезом и одной из причин данного явления можно считать недостаток основных элементов минерального питания вследствие их оттока из листьев в стебли.

В литературе имеются сведения о накоплении фенолов у растений под влиянием избытка и недостатка минеральных элементов. Так, Ю.С. Смирнов [20] показал, что избыток никеля, хрома или бора обуславливает значительное увеличение общего содержания фенольных соединений в растительном организме. Обнаружено, что высокие дозы цинка повышают содержание фенолов в тканях фасоли [21]. Имеются также данные об увеличении содержания фенолов при недостатке некоторых макроэлементов: азота, фосфора, калия, кальция [22, 23].

Причиной повышения содержания фенольных соединений в растительной ткани под влиянием экстремальных условий минерального питания М.Я. Школьник [24] считает появление нарушений в мембранном аппарате, ведущих к переходу мембранно-связанных ферментов фенольного обмена из латентного состояния в свободное, активное. Установленный нами недостаток одних элементов – калий, кальций, фосфор и избыток других – цинка и хрома при увеличении срока выдержки срезанных ветвей до 3-х суток оказывает влияние на усиление синтеза фенольных соединений в листьях 3-суточной выдержки (рис. 4).

Таким образом, наблюдается сложная взаимосвязь между содержанием первичных, вторичных метаболитов и элементами минерального питания при экспериментальном ослаблении кормовых растений дендрофильных чешуекрылых. Эта взаимосвязь заключается в том, что одной из причин снижения синтеза витаминов, белков, жиров и углеводов и повышения синтеза фенолов при экспериментальном ослаблении растений является недостаток элементов минерального питания калия, кальция, фосфора и магния и избыток цинка и хрома, возникающие в процессе отмирания растений (вариант «72 ч»).

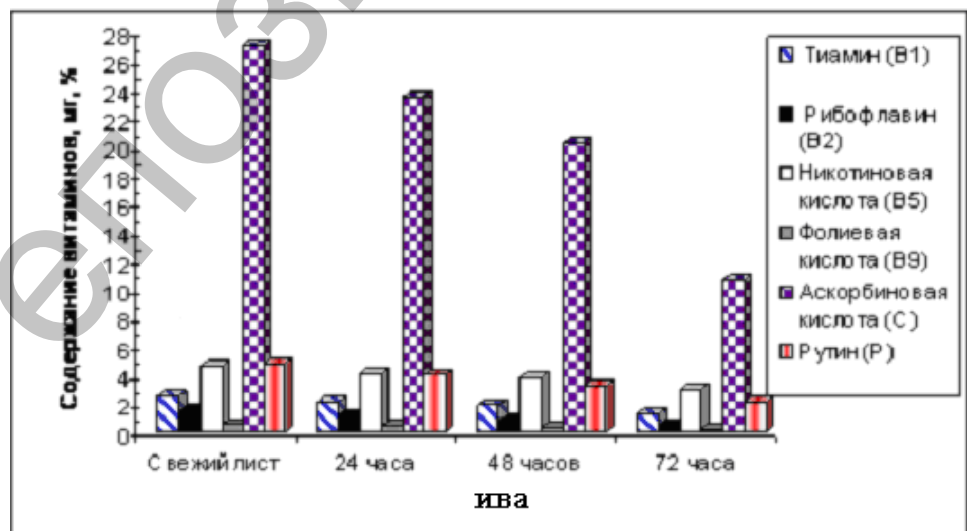
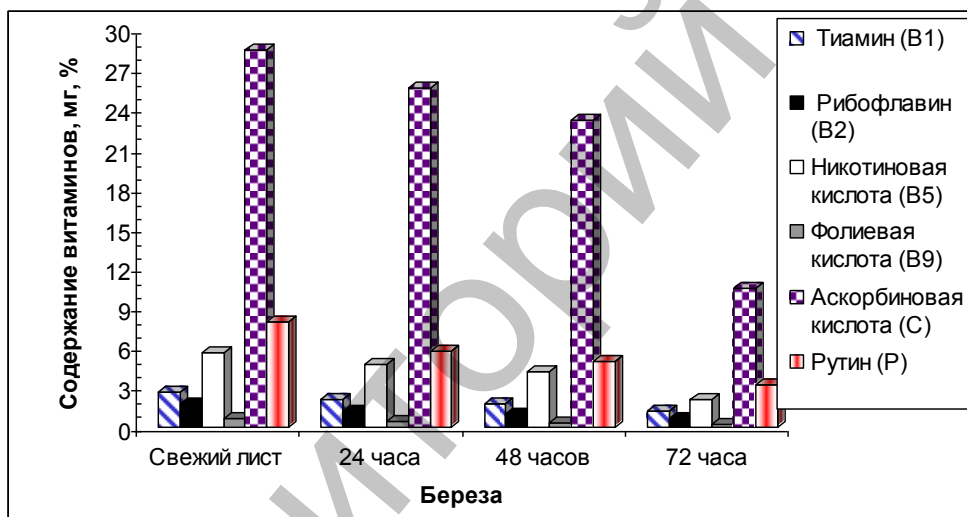
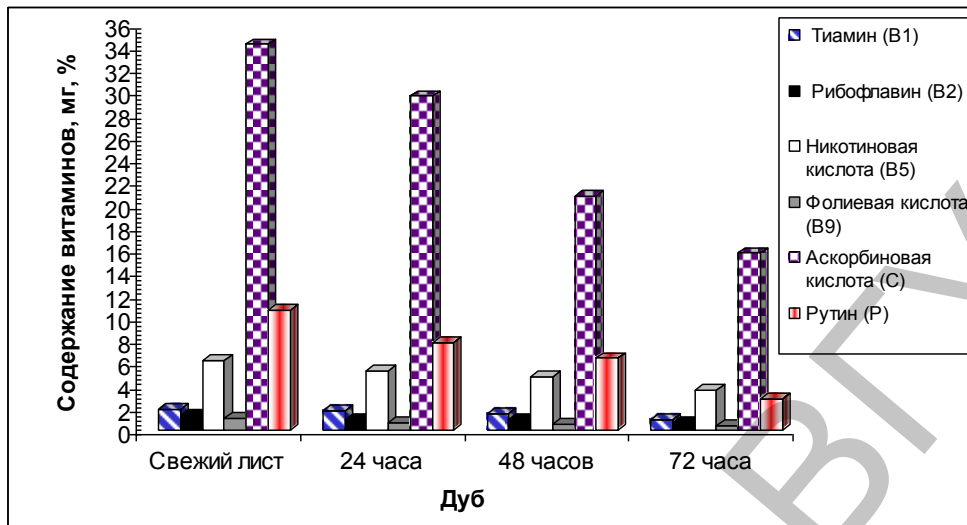


Рис. 3. Изменение содержания витаминов в листьях срезанных ветвей различных сроков выдержки.

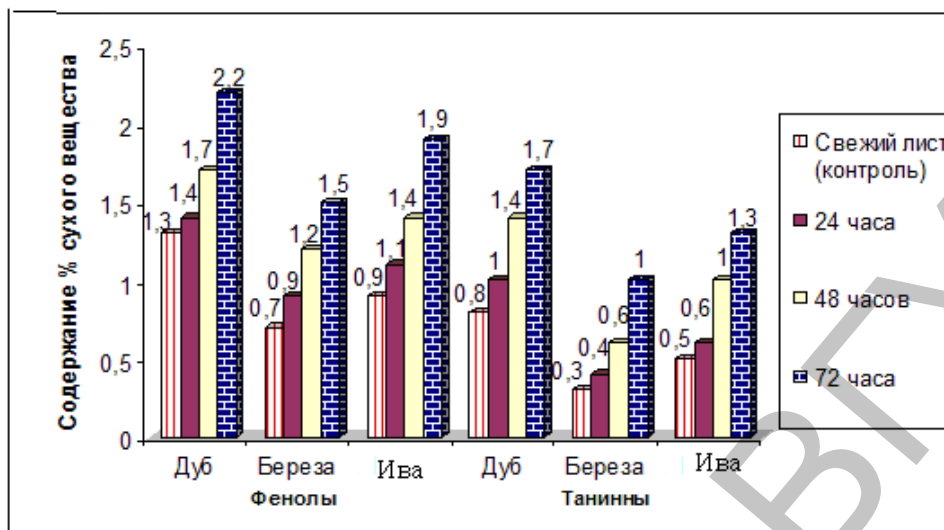


Рис. 4. Динамика содержания вторичных метаболитов в листьях срезанных ветвей различных сроков выдержки.

Заключение. Физиологическое ослабление кормовых растений путем выдержки срезанных ветвей в течение 3-х суток в условиях темноты и 90–100% влажности характеризуется накоплением меди, хрома, цинка, снижением содержания железа и кобальта, а также уменьшением содержания калия, кальция, магния и фосфора по сравнению с контролем.

Питание гусениц дубового шелкопряда листом 24–48-часовой выдержки (который характеризуется оптимальным содержанием макро- и микроэлементов, более высоким содержанием растворимых сахаров и свободных аминокислот) приводит к увеличению массы гусениц, куколок, яиц, повышению жизнеспособности и плодовитости по сравнению с контролем и вариантом опыта «72 ч». Питание гусениц листом 72-часовой выдержки сопровождается изменением реакции кишечной среды в кислую сторону под воздействием уменьшения концентрации К и Са, уменьшения содержания витаминов, растворимых углеводов и свободных аминокислот в листьях, что сопровождается достоверным снижением жизнеспособности, зоомассы и плодовитости дубового шелкопряда по сравнению с контролем и вариантом опыта 24–48 часов.

Одной из причин снижения синтеза витаминов, белков, жиров и углеводов и повышения синтеза фенолов при экспериментальном ослаблении растений является недостаток элементов минерального питания калия, кальция, фосфора и магния и избыток цинка и хрома, возникающие в процессе отмирания растений (вариант «72 ч»).

Таким образом, срезанные ветви кормовых растений насекомых-фитофагов в начальный период отмирания (24–48 ч) характеризуются преобладанием гидролитической направленности обмена веществ, оптимальным содержанием макро- и микроэлементов и в этот короткий период перестройки обмена веществ приобретают свойства, обеспечивающие благоприятное развитие дубового шелкопряда. При дальнейшей выдержке срезанных ветвей до 3-х суток начинают преобладать процессы оттока элементов минерального и органического питания из листьев. Питательность листа резко ухудшается и такой корм неблагоприятен для развития дубового шелкопряда.

ЛИТЕРАТУРА

1. Тыщенко, В.П. Основы физиологии насекомых / В.П. Тыщенко. – Ч. 1: Физиология метаболических систем. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. – 363 с.
2. Радкевич, В.А. Экология листогрызущих насекомых / В.А. Радкевич. – Мн.: Наука и техника, 1980. – 239 с.
3. Викторов, Г.А. Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых / Г.А. Викторов // Зоол. ж. – Т. 50, вып. 3. – 1971. – С. 361–372.
4. Денисова, С.И. Теоретические основы разведения китайского дубового шелкопряда в Беларуси: монография / С.И. Денисова. – Минск: «Технопринт», 2002. – 234 с.
5. Vijver, M. Impact of metal pools and soil properties on metall accumulation in *Folsomia candida* (Collembola) / M. Vijver, T. Jager, L. Posthuma, W. Peijnenburg // *Environ Toxicol and Chem.* – 2001. – Vol. 20, № 4. – P. 712–720.
6. Еремеева, Н.И. Развитие листогрызущих чешуекрылых вблизи металлургических предприятий / Н.И. Еремеева // *Лесное хозяйство.* – 1992. – № 10. – С. 19–20.
7. Радкевич, В.А. Способ приготовления корма для дубового шелкопряда / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова, З.Н. Соболев // *Авт. свид. СССР, кл. А.01 К 67/04, № 1015874, заявл. 27.10.81, № 3349456, опубл. 7 мая 1983 г.*

8. Андрианова, Н.С. Влияние качества корма на рост гусениц дубового шелкопряда / Н.С. Андрианова // Культура дубового шелкопряда. – М.: Огизсельхозгиз, 1948. – С. 64–90.
9. Починок, Х.Н. Методы биохимического анализа растений / Х.Н. Починок. – Киев: Наукова думка, 1976. – 334 с.
10. Генцицкий, И.П. Олигомеризация буферных систем организма личинок некоторых чешуекрылых / И.П. Генцицкий // Значение процессов метаболизма некоторых чешуекрылых. – Киев, 1977. – С. 20–25.
11. Денисова, С.И. Калий-кальциевый баланс кормовых растений китайского дубового шелкопряда / С.И. Денисова // Матер. междунауч.-практ. конф. «Актуальные вопросы обмена веществ». – Вильнюс, 1994. – С. 71–72.
12. Проссер, Л. Сравнительная физиология животных / Л. Проссер. – М.: Мир, 1977. – Т. 1. – 608 с.
13. Эдельман, Н.М. Влияние режима питания на обмен веществ непарного шелкопряда и зимней пяденицы / Н.М. Эдельман // Тр. ВИЗРа. – 1954. – Вып. 6. – С. 75–91.
14. Самерсов, В.Ф. О причинах влияния минеральных удобрений на растительноядных насекомых и клещей / В.Ф. Самерсов // Вопросы энтомологии. – Минск: Изд-во БГУ, 1974. – С. 138–147.
15. Чернавина, И.А. Физиология и биохимия микроэлементов / И.А. Чернавина. – М.: Высшая школа, 1970. – 312 с.
16. Еремина, О.Ю. Изучение физиологических и биохимических показателей у насекомых в онтогенезе при воздействии солей тяжелых металлов / О.Ю. Еремина, Н.А. Баканова // Изд-во РАН. Сер. биол. наук. – 1999. – № 3. – С. 343–354.
17. Арсеньев, А.Б. Значение отдельных компонентов корма для продуктивности и жизнеспособности тутового и дубового шелкопряда / А.Б. Арсеньев, Н.В. Бромлей // Тр. Моск. вет. академии. – 1957. – Т. 21. – С. 168–186.
18. Гущина, В.Н. Свободные аминокислоты и их передвижение в регенерирующих корнях черенков фасоли в связи с действием ионизирующей радиации / В.Н. Гущина, С.Г. Трапезникова // Биохимия и биофизика транспорта веществ у растений: межвуз. сб. – Горький: Изд-во ГГУ, 1981. – С. 118–122.
19. Овчаров, К.Е. Роль витаминов в жизни растений / К.Е. Овчаров. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1958. – 285 с.
20. Смирнов, Ю.С. Общее содержание фенолов у растений *Helianthus annuus* (Compositae) при обогащении среды микроэлементами / Ю.С. Смирнов // Ботан. журн. – 1982. – Т. 67, № 4. – С. 440–446.
21. Robb, J. Zinc toxicity and xylem vessel wall alterations in white beans / J. Robb, L. Busch, W.E. Rauser // Ann. bot. – 1980. – Vol. 46, № 1. – P. 43–52.
22. Процко, Р.Ф. Накопление ингибитора роста флавонол-3-гликозида в растениях томатов в условиях азотной недостаточности / Р.Ф. Процко, А.Ф. Кравец // Физиология и биохимия культурных растений. – 1972. – Т. 4, вып. 2. – С. 179–182.
23. Krause, J. Untersuchungen zur Steigerung der Flavonol-Accumulation durch P- und N-Mangel in *Fagopyrum esculentum* Moench / J. Krause, H. Resnik. – Z. Pflanzenphysiol., 1976, Bd. 79. – H. 5. – S. 392–400.
24. Школьник, М.Я. О причинах повышения содержания фенолов у растений при избытке и недостатке минеральных элементов: коллективная монография // Растения в экстремальных условиях минерального питания: эколого-физиологические исследования / под ред. М.Я. Школьника, И.В. Алексеевой-Поповой. – Л.: Наука, 1983. – С. 140–148.

Поступила в редакцию 14.12.2010

Адрес для корреспонденции: 210001, г. Витебск, ул. Зеньковой, д. 18, кв. 3, тел. +375-29-293-78-39 – Денисова С.И.