Біялогія

УДК 595.78

Влияние химизма физиологически ослабленных растений на развитие дендрофильных чешуекрылых

С.И. Денисова, С.М. Седловская
Учреждение образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова»

В данной статье рассматриваются актуальные вопросы взаимоотношений в системе «фитофаг–кормовое растение». Исследование трофических свойств кормовых растений имеет значение для объяснения подъемов и спадов численности насекомых в очагах их массового размножения. Этим определяется практическое и теоретическое значение представленной работы.

Цель статьи – изучение влияния химических факторов кормовых растений на динамику численности дендрофильных чешуекрылых, что является вкладом в разработку трофической теории динамики численности листогрызущих насекомых.

Материал и методы. *Исследования по теме проводились на базе биологического стационара и «Щитовка» ВГУ имени П.М. Машерова в период с 2006 по 2014 год. В качестве объектов использовались китайский дубовый шелкопряд (Antheraea pernyi* G.-M.*), непарный шелкопряд (Lymantria dispar* L.*), лунка серебристая (Falera bucephala* L.*). Кормовые растения: дуб черешчатый (Quercus robur* L.*), береза повислая (Betula pendula* Roth.*), яблоня (Malus polustris* L.*).*

Результаты и их обсуждение. *Установлено, что увеличение содержания танинов, фенолов и снижение содержания свободных аминокислот, растворимых углеводов и витаминов в листьях ослабленных кормовых растений являются основными причинами снижения численности дендрофильных чешуекрылых и деградации очагов их массового размножения в природе.*

Заключение. *При выдержке срезанных ветвей кормовых растений до 2-х суток наблюдается более высокий уровень содержания растворимых углеводов, свободных аминокислот и витаминов по сравнению с контролем. Это благоприятно для роста численности дендрофильных чешуекрылых. При выдержке срезанных ветвей до 3-х суток наблюдается резкое падение содержания свободных аминокислот, растворимых углеводов и витаминов с увеличением содержания фенолов и танинов, что приводит к снижению численности дендрофильных чешуекрылых.*

Ключевые слова: *насекомые фитофаги, кормовое растение, фенолы, танины, витамины, дендрофильные чешуекрылые, свободные аминокислоты, растворимые углеводы.*

Impact of Chemical Factors of Physiologically Weak Plants on the Development of Dendrophilous Lepidoptera

S.I. Denisova, S.M. Sedlovskaya
Educational establishment «Vitebsk State P.M. Masherov University»

Topical issues of the relations in the system of phitophagan – fodder plants are considered in the article. The study of trophy features of fodder plants is significant to explain rises and decreases in the number of insects in the spots of their massive breeding. This explains the practical and the theoretical meaning of the work.

The purpose of the work is study of the impact of chemical factors of fodder plants on the dynamics of the quantity of dendrophilous Lepidoptera, which is contribution into the development of the trophy theory of the quantity dynamics of leaf eating insects.

Material and methods. *The study was held at the biological station and at Shchitovka of Vitebsk State University from 2006 to 2014. Antheraea pernyi* G.-M.*, Lymantria dispar* L.*, Falera bucephala* L. *were the object of the study. The fodder plants were Quercus robur* L.*, Betula pendula* Roth.*, Malus polustris* L.

Findings and their discussion. *It was found out that increase in the quantity of tannins, phenols and decrease in the quantity of free amino acids, soluble carbohydrates and vitamins in leaves of weak fodder plants is the main reason of the decrease in the quantity of dendrophilous Lepidoptera and degrading of spots of their massive breeding in nature.*

Conclusion. *While exposing cut down branches of fodder plants up to two days we observed a higher level of the quantity of soluble carbohydrates, free amino acids and vitamins compared to the test group. It was favorable for the growth of the quantity of dendrophilous Lepidoptera. While exposing cut down branches of fodder plants up to three days we observed sharp decrease in the quantity of soluble carbohydrates, free amino acids and vitamins with the increase in the quantity of phenols and tannins, which results in the decrease in the number of dendrophilous Lepidoptera.*

Key words: *phitophagan insects, fodder plants, phenols, tannins, vitamins, dendrophilous Lepidoptera, free amino acids, soluble carbohydrates.*

Исследования трофических свойств кормовых растений, которые согласно трофической теории динамики численности насекомых обуславливают подъемы и падения плотности популяций, вызывают необходимость изучения разнообразия химических факторов кормовых растений и закономерностей их воздействия на процессы жизнедеятельности насекомых-фитофагов. Этот аспект взаимоотношений в системе «дерево–насекомое» недостаточно изучен и требует дальнейшего накопления новых экспериментальных данных для оценки влияния химизма растений на динамику численности популяций.

Цель статьи – изучение влияния химических факторов кормовых растений на динамику численности дендрофильных чешуекрылых, что является вкладом в разработку трофической теории динамики численности листогрызущих насекомых.

Материал и методы. Исследования по теме проводились на базе биологического стационара «Щитовка» ВГУ имени П.М. Машерова в период с 2006 по 2014 год. В качестве объектов использовались китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), лунка серебристая (*Falera bucephala* L.). Кормовые растения: дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.), яблоня (*Malus polustris* L.). Образцы листьев для химического анализа заготавливали на протяжении 2010–2014 гг. В навесках листьев определялись первоначальная и гигроскопическая влага, зола, общий азот и белковый по Кьельдалю, растворимые сахара по Бертрану, содержание общих липидов по Сокслету, содержание аминокислот методом бумажной хроматографии [1]. В листьях и экскрементах выявлялось содержание фенолов, танинов [2–3]. Определение витаминов С, Р и B_1 в образцах проводили по Ю.Б. Филипповичу с соавторами [1], витамина B_2 – по В.М. Коденцовой с соавторами [4], витаминов B_5 и B_9 – по Минделу [5].

Результаты и их обсуждение. По данным многих исследователей выбор кормового растения в первую очередь 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. Анализ литературных данных и собственные исследования, указывающие на улучшение физиологического состояния насекомых при снижении защитных реакций кормовых растений, подсказали способ искусственного физиологического ослабления кормового растения путем выдержки его срезанных ветвей в условиях темноты и 90–100% влажности в течение трех суток [6]. Применение данного способа приготовления корма при экспериментальных выкормках для гусениц китайского дубового шелкопряда, лунки серебристой, непарного шелкопряда показало универсальность биохимических изменений, происходящих в листьях растений, независимо от их видовой принадлежности, а также сходство морфофизиологических адаптаций насекомых к изменению химизма корма.

Так, согласно данным, суммированным в табл., в вариантах опыта 24 и 48 часов выдержки срезанных ветвей дуба черешчатого, березы бородавчатой и яблони наблюдается достоверное увеличение количества растворимых углеводов и свободных аминокислот, устанавливается наиболее оптимальное для развития насекомых углеводно-белковое соотношение. Сходные результаты по нарастанию количества растворимых углеводов при хранении срезанных ветвей бука получены А.М. Галушко [7]. К аналогичным выводам приходят и другие ученые [8]. В частности, С.Н. Амирханова [9] при анализе листа дуба как кормового растения непарного шелкопряда приходит к выводу, что в листьях ослабленных растений (искусственно травмированных подрубанием корней и окольцовыванием коры) сырой протеин и растворимые сахара находятся в большем количестве, чем у здоровых деревьев. Объясняется это замедлением оттока из листьев ослабленных деревьев продуктов синтеза и усилением гидролитических процессов, что характерно и для больных растений [10]. При 72 часах выдержки происходит резкое уменьшение количества свободных аминокислот, растворимых углеводов и воды. Наблюдаются также закономерное уменьшение количества жира по мере выдерживания листа и некоторое возрастание зольных элементов, независимо от вида растения (табл.). Эти результаты согласуются с данными об изменении содержания жира и золы у ослабленных деревьев из постоянных очагов массового размножения насекомых.

В последние 20 лет работами многих ученых было установлено, что увеличение содержания в тканях растений веществ, имеющих токсическое или репеллентное действие, может происходить в ответ на питание филлофага. Такой тип реакции растения был убедительно показан на многих растениях.

В экспериментах по выкармливанию личинок березовых филлофагов было установлено, что в листьях с поврежденных побегов возрастает количество фенолов и питание личинок такими листьями задерживает их рост, приводя к снижению массы и, следовательно, плодовитости насекомых.

Таблица

Биохимическая характеристика листа кормовых растений различного срока выдержки

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

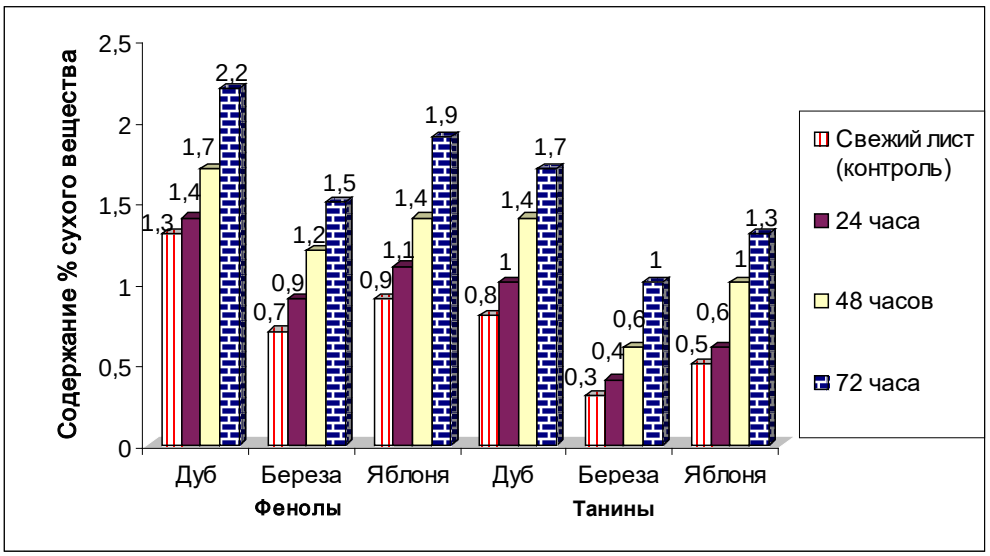

Рис. 1. **Динамика содержания вторичных метаболитов в листьях срезанных ветвей различных сроков выдержки.**

Далее установлено, что искусственная дефолиация деревьев приводит к увеличению содержания танинов и фенолов в листьях на длительный период. Показано, что при питании гусениц *Operophters autumnate* листьями растений, подвергнутых искусственной дефолиации, продолжительность развития гусениц увеличивается на 18%, значительно увеличивается смертность, масса куколок снижается притом на 25%, а плодовитость – на 70%. А за счет эффекта затягивания развития, что означает для гусениц увеличение риска гибели от хищников и паразитов, реальное снижение плодовитости в природе составляет не менее 80%. Это и является основной причиной затухания вспышки массового размножения филлофага, или, по крайней мере, одной из основных, так как в природе трудно разграничить действие измененного качества корма и изменение внутренних свойств самой популяции. Во всяком случае, хищники, паразиты и болезни не являются самостоятельной причиной снижения численности фитофагов. С.А. Бахвалов и соавт. [11] установили, что при повышении содержания в листьях фловоноидов, жирных кислот и спиртов в очаге массового размножения непарного шелкопряда падала жизнеспособность насекомых, что приводило к разрежению популяции шелкопряда и деградации очагов его массового размножения. Причем при искусственной дефолиации авторы получили такие же изменения химизма листа на следующий год после дефолиации. На основании выявленных изменений в листьях деревьев из очага непарного шелкопряда С.А. Бахвалов с соавторами [11] делает вывод, что реакция замедленной индуцированной резистентности у деревьев, возможно, имеет решающее значение в химической защите растений от насекомых-фитофагов. Следовательно, можно полагать, что уровень содержания вторичных метаболитов в листьях кормовых растений насекомых-фитофагов способствует повышению их резистентности против насекомых, влияя тем самым на их популяционную динамику. В этой связи можно отметить, что хотя в последнее время внимание многих исследователей было сосредоточено на изучении роли вторичных метаболитов в защите растений, давно известно, что первичные метаболиты растений (моносахара, белки, вода) имеют первостепенное значение для жизнеспособности насекомых. Исходя из этого можно заключить, что баланс первичных и вторичных метаболитов в листве растений следует рассматривать в качестве важного фактора их резистентности против филлофагов, а следовательно, и фактором популяционной динамики или биоценотической регуляции численности филлофагов. Исходя из вышеизложенного нами была поставлена задача выявить характер изменений содержания вторичных метаболитов (фенолов и танинов) при экспериментальном ослаблении кормовых растений дендрофильных чешуекрылых, чтобы установить, как эти изменения в комплексе с изменениями содержания первичных метаболитов влияют на процессы жизнедеятельности насекомых. Содержание фенолов (рис. 1) в листьях дуба, березы, яблони по мере увеличения срока хранения срезанных ветвей неуклонно возрастает и после третьих суток превышает уровень их содержания в контроле (свежий лист) почти в 2 раза.

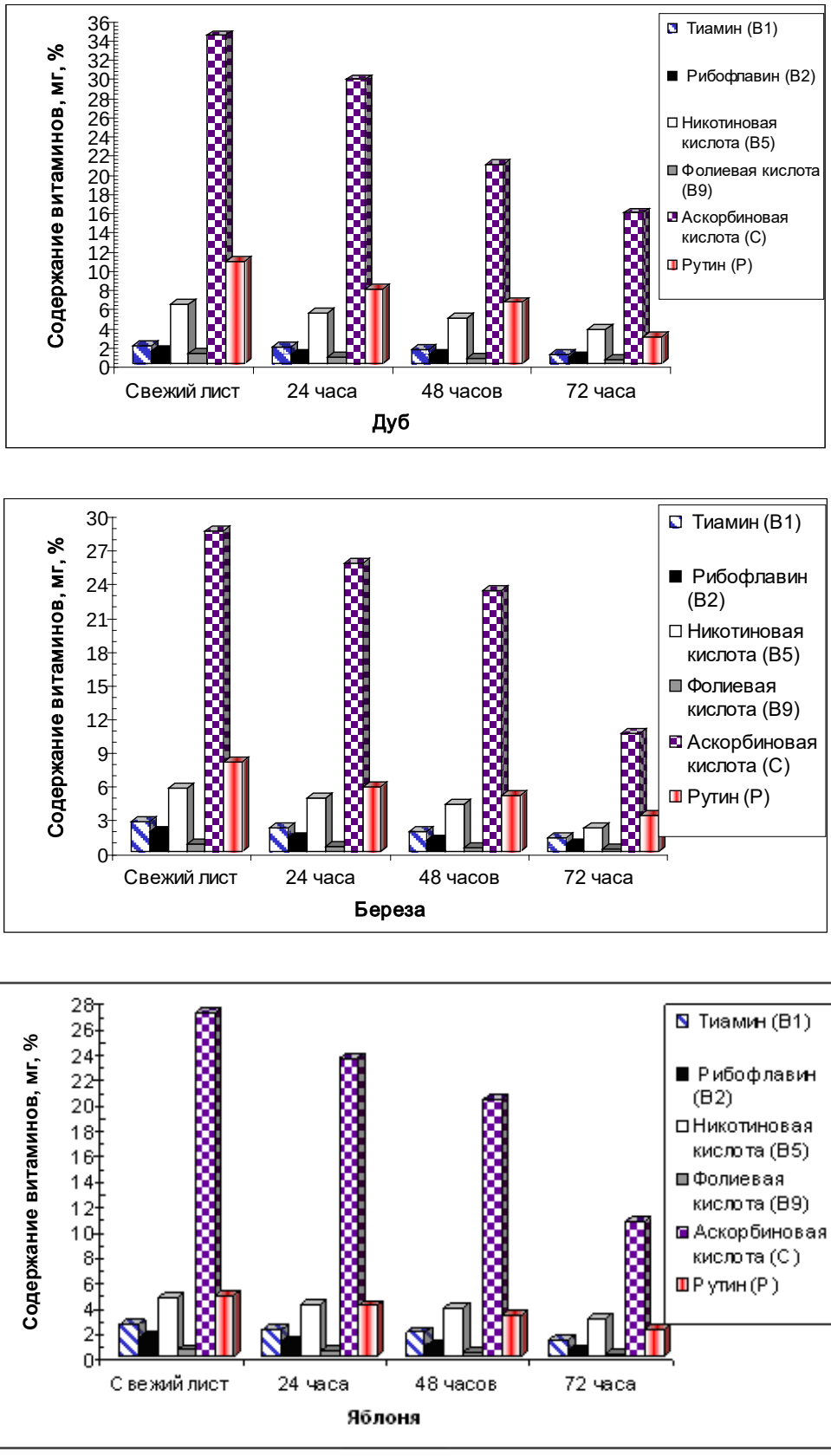

Рис. 2. **Изменение содержания витаминов в листьях срезанных ветвей различных сроков выдержки.**

Аналогичная картина наблюдается в изменении содержания танинов (рис. 2) как в листьях дуба, так и в листьях березы и яблони. Как отмечалось выше, повреждение листьев насекомыми вызывает изменение их химизма в сторону увеличения содержания вторичных метаболитов, что является индуцированной защитой растения от дальнейших повреждений.

При питании такой листвой плодовитость и жизнеспособность филлофагов резко снижаются [8]. И.А. Богачева [12] на основании анализа данных многих исследователей делает вывод, что увеличение содержания танинов, фенолов и снижение количества азота в листьях кормовых растений после дефолиации являются основными причинами снижения численности филофагов. Установлено, что при повреждении растений усиливается синтез танинов и фенольных соединений, играющих роль защитных веществ. Возникает вопрос: являются ли установленные нами изменения содержания вторичных метаболитов активной или пассивной реакцией растения на стресс, вызванный прекращением поступления воды из корней и темнотой? Согласно образному выражению В.А. Радкевича [8] срезанные ветви – это умирающие растения, и защитные реакции в них протекают ускоренно и интенсивно. Это как бы спрессованные воедино и активная, и пассивная защита от повреждения, отражающая ход биохимических процессов у физиологически ослабленного растения.

Заключение:

1. Специфика биохимического состава листа кормовых растений насекомых-фитофагов 24–48-часовой выдержки срезанных ветвей характеризуется более высоким уровнем содержания растворимых углеводов и свободных аминокислот, более высокими показателями углеводно-белкового соотношения, а также достаточно высоким содержанием витаминов (B_1, B_2, B_5, B_9, аскорбиновой кислоты, рутина) по сравнению с другими вариантами выдержки, что приводит к увеличению численности дендрофильных чешуекрылых.

2. Специфика биохимического состава листа кормовых растений насекомых-фитофагов 72-часовой выдержки срезанных ветвей характеризуется снижением уровня содержания воды, растворимых углеводов, свободных аминокислот, витаминов и повышением содержания фенолов и танинов, что приводит к снижению численности дендрофильных чешуекрылых.

ЛИТЕРАТУРА

1. Филиппович, Ю.Б. Практикум по общей биохимии / Ю.Б. Филиппович, Т.А. Егорова, Г.А. Севастьянова. – М.: Просвещение, 1983. – 318 с.
2. Feeny, P. Effect of tannins in the feeding control of larvae Operophtera brumata // Ecology. – 1970. – Vol. 51. – P. 565–581.
3. Гринкевич, Н.И. Химический анализ лекарственных растений / Н.И. Гринкевич, Л.Н. Сафронич. – М.: Высшая школа, 1983. – 175 с.
4. Коденцова, В.М. Выделение рибофлавинсвязывающего апобелка из белка куриных яиц и его использование для определения рибофлавина в биологических образцах / В.М. Коденцова [и др.]; под общ. ред. В.М. Коденцовой // Прикладная биохимия. – 1994. – Т. 30, вып. 4–5. – С. 603–609.
5. Миндел, Э. Справочник по витаминам и минеральным веществам / Э. Миндел. – М.: Мир, 1997. – 320 с.
6. Радкевич, В.А. Способ приготовления корма для дубового шелкопряда / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова, З.Н. Соболь // Авт. свид. СССР, кл. А.01 К 67/04, № 1015874, заявл. 27.10.81, № 3349456, опубл. 7 мая 1983 г.
7. Галушко, А.М. Химический состав листьев бука, используемого в качестве корма дубового шелкопряда в условиях Карпат: автореф. … дис. канд. биол. наук / А.М. Галушко. – Киев, 1965. – 14 с.
8. Денисова, С.И. Теоретические основы разведения китайского дубового шелкопряда в Беларуси: монография / С.И. Денисова. – Минск: УП «Технопринт», 2002. – 233 с.
9. Амирханова, С.Н. Химизм растений и выживаемость непарного шелкопряда / С.Н. Амирханова // Научная конференция по вопросам массовых размножений вредителей леса. – Уфа, 1962. – С. 3–7.
10. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина. – М.: Просвещение, 1993. – 472 с.
11. Бахвалов, С.А. Роль трофического фактора в динамике численности насекомых: анализ проблемы / С.А. Бахвалов, В.Н. Бахвалова, В.В. Мартемьянов // Успехи совр. биол. – 2006. – Т. 126, № 1. – С. 49–60.
12. Богачева, И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики / И.А. Богачева. – Свердловск, 1990. – 136 с.

REFERENCES

1. Filippovich Yu.B., Yegorova T.A., Sevastyanova G.A. *Praktikum po obshchei biokhimii* [General Biochemistry Practice Book], M.: Prosveshcheniye, 1983, 318 p.
2. Feeny P. Effect of tannins in the feeding control of larvae Operophtera brumata // Ecology, 1970, Vol. 51, p. 565–581.
3. Grinkevich N.I., Safronich L.N. *Khimicheskii analiz lekarstvennikh rastenii* [Chemical Analysis of Herbs], M., Vishsaya shkola, 1983, 175 p.
4. Kodentsova V.M. *Prikladnaya biokhimiya, T. 30, Vip. 4–5* [Applied Biochemistry, Vol. 30, Issues 4–5], 1994, pp. 603–609.
5. Mindel E. *Spravochnik po vitaminam i mineralnim veshchestvam* [Directory of Vitamins and Mineral Substances], M., Mir, 1997, 320 p.
6. Radkevich V.A., Romenko T.M., Denisova S.I., Sobol Z.N. *Sposob prigotovleniya korma dlia dubovogo shelkopriada Avt. svid. SSSR, kl. A. K 67/04, No 1015874, zayavl. 27.10.81, No 33 49456, opubl. 7 maya 1983 g.* [Way of Preparing Fodder for Oak Silkworm Copyright, USSR, class A.01 K 67/04, № 1015874, Applied 27.10.81, № 3349456, Published May 7, 1983].
7. Galushko A.M. *Khimicheski sostav listyev buka, ispolzuemogo v kachestve korma dubovogoshelkopriada v usloviyakh Karpat; avtoref. … dis. kand. biol. nauk* [Chemical Composition of Leaves Used as Oak Silkworm Fodder in the Carpathians: PhD (Biology) Thesis Summary], Kyiv, 1965, 14 p.
8. Denisova S.I. *Teoreticheskiye osnovy razvedeniya kitaiskogo dubovogo shelkopriada v Belarusi. Monografiya* [Theoretical Bases of Chinese Oak Silkworm Breeding in Belarus. Monograph], Mn., UP «Tekhnoprint», 2002, 233 p.
9. Amirkhanova S.N. *Nauchnaya konferentsiya po voprosam massovikh razmnozhenii vreditelei lesa* [Scientific Conference on Issues of Mass Breeding of Forest Pests], Ufa, 1962, pp. 3–7.
10. Yakushkina N.I. *Fiziologiya rastenii* [Physiology of Plants], M., Prosveshcheniye, 1993, 472 p.
11. Bakhvalov S.A., Bakhvalova V.N., Martemyanov V.V. *Uspekhi sovr. biol.* [Success of Contemporary Biology], 2006, 126(1), pp. 49–60.
12. Bogacheva I.A. *Vzaimootnosheniya nasekomikh-fitofagov i rastenii v ekosistemakh Subarktiki* [Interrelations of Phytophagan Insects and Plants in Subarctic Ecosystems], Sverdlovsk, 1990, 136 p.

Поступила в редакцию 16.01.2015

Адрес для корреспонденции: e-mail: sedlovskaya@gmail.com – Седловская С.М.