



С.И. Денисова

## Изменение энергетики питания дендрофильных чешуекрылых при смене корма

**Введение.** Изменение в предпочтительном потреблении корма после предшествующего питания на нем получило название индукции трофического поведения [1]. В литературе имеется незначительное число данных о проявлении индукции предпочтения корма у гусениц. В.И. Кузнецов [2] отметил, что гусеницы олиго- и политрофных видов из семейств волнянок, хохлаток, коконопрядов, совок, сатурний и листоверток, собранных в природе с двух и более видов растений, отдавали в опыте четкое предпочтение листе своего предшествовавшего хозяина.

А.В. Гецова и Л.К. Лозина-Лозинский [3] обнаружили, что гусеницы непарного шелкопряда и китайского дубового шелкопряда при возможности свободного выбора предпочитают растения, на которых питались перед опытом, даже если они менее пригодны для роста и развития.

Способность к индукции трофического поведения была отмечена у гусениц махаона [4], медведицы *Huphantria cunea* [5].

А.С. Конилов [6] констатировал выработку индукции гусеницами сибирского шелкопряда в опытах с хвоей пихты и кедра.

А.Ф. Софонкиным [7] изучалось влияние перемены корма на развитие полифага всеядной листовертки. Отмечено изменение биологических показателей развития полифага при воспитании гусениц на разных кормовых культурах и смене их в процессе развития особей.

Таким образом, к настоящему времени накоплен ряд фактов, свидетельствующих о реальности феномена индукции. Однако адаптивная сущность этого явления требует внимательного изучения, так как позволяет подойти к пониманию процессов расселения насекомых-фитофагов на новые растения в ареале.

Преадаптации к разным растениям повышают экологическую пластичность особей видов растительноядных насекомых и изменяют их роль в функционировании естественных и трансформированных антропогенным воздействием экосистем.

Поэтому целью нашей работы являлось изучение интенсивности потребления и усвоения компонентов пищи и энергической оценки процесса смены корма гусеницами шелкопрядов.

**Материал и методика исследований.** Исследования проводились на базе биологических стационаров «Придвинье», «Щитовка» и в лабораториях биологического факультета Витебского государственного университета им. П.М. Машерова. В качестве объекта исследований использовались:

– *китайский дубовый шелкопряд* – *Antheraea pernyi* G.-M (*Attacidae*) – восточно-палеарктический вид; распространен в Приморье, Северном Китае. В XVIII веке был завезен в Европу, где акклиматизировался и натурализовался на Пиренейском полуострове и Балеарских островах, но находится на гра-

ни исчезновения и занесен в Красную книгу МСОП [8]. В Китае внедрен в культуру на протяжении последних 300 лет. В ВГУ им. П.М. Машерова также разводят культуру этого шелкопряда на протяжении последних 40 лет [9].

Специализированный вид. Гусеницы питаются преимущественно листом дуба, бука, граба, могут питаться и листом некоторых видов берез. Имеются данные о питании гусениц китайского дубового шелкопряда листом некоторых видов ив [10,11], малины, лещины [9].

Следовательно, данный вид подходит по классификации Р. Кригера [12] к первому уровню трофической специализации: питается растениями 2–10 семейств – олигофаг;

– *непарный шелкопряд* – *Lymantria dispar* L. (Lymantriidae) – транспалеарктический вид, интродуцированный в конце XIX века в Северную Америку, где в настоящее время натурализовался и стремительно расширяет свой ареал. Полигофаг, потребляющий более 600 видов растений из разных порядков [12].

В наших экспериментах были задействованы гусеницы из ряда популяций вида, обитающих на юго-западе Беларуси. В год, предшествующий сбору гусениц, все популяции находились в латентном состоянии;

– *березовый шелкопряд* – *Endromis versicolora* L. (Endromididae) – транспалеарктический вид, населяющий бореальную зону Евразии. Специализированный вид, олигофаг [12]. В качестве кормовых растений указаны береза, ива, липа, лещина, граб [13].

Кормовыми растениями вышеуказанных видов служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.), ива корзиночная (*Salix viminalis* L.), черемуха обыкновенная (*Radus avium* Mill). Для сравнения особенностей питания и роста гусениц отдельных видов воспитывали с момента от рождения на тестируемой породе.

Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом [14]. Гусениц одного возраста содержали в садках по 25 экземпляров в каждом, в трех повторностях, при температуре 21–23 °С. Повышенную влажность поддерживали ежедневным смачиванием ветвей корма.

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

Взвешивание производили 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:

– эффективность использования потребленного корма:

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

ОСП = (масса прироста тела гусеницы за период питания) · (средняя масса тела гусеницы за период питания)<sup>-1</sup> · (длительность периода питания)<sup>-1</sup>, мг · мг<sup>-1</sup> · сутки<sup>-1</sup>;

ОСР = (масса прироста тела гусеницы за период питания) · (средняя масса тела гусеницы за период питания)<sup>-1</sup> · (длительность периода питания)<sup>-1</sup>, мг · мг<sup>-1</sup> · сутки<sup>-1</sup>.

Выживаемость гусениц по возрастам определялась путем подсчета гусениц в опыте до и после линьки по формуле:

$$Ж = \frac{Л \cdot 100}{Г} \%,$$

где Ж – жизнеспособность гусениц в процентах, а Л, Г – количество гусениц соответственно до и после линьки.

Для более точного определения баланса энергии в зависимости от трофической специализации три раза за возраст (начало, середина и конец) ставились следующие опыты. Гусеницы в количестве 30 экземпляров отсаживались в полиэтиленовые мешки размером 30 x 60 см и выдерживались без пищи 24 часа. Затем им давали точно взвешенное количество пищи. Через сутки остатки пищи, экскременты и гусеницы взвешивались и высушивались до постоянного веса при температуре 65 °С. Потерю влаги листом в полиэтиленовых мешках определяли путем закладки контрольного образца идентичного корма без гусениц. При расчетах потребленного гусеницами корма делали соответствующую поправку.

Для вычисления утилизации азота пищи использовались следующие параметры [15]:

$$\text{ЭУА} = \frac{\text{полученная биомасса } N(z)}{\text{потребленный } N(z)} \cdot 100,$$

где – ЭУА – эффективность утилизации азота;

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

ОСНА – относительная скорость накопления азота рассчитывалась по формуле [16]:

$$\text{ОСНА} = \frac{\text{полученная биомасса } N(z)}{\text{масса тела гусеницы}(z) \cdot \text{время опыта}(сут)}$$

*Результаты исследований*

Динамику интенсивности потребления гусеницами нового корма изучали на гусеницах V возраста. Контролем служило воспитание гусениц на предшествующем корме (дуб, береза), в опыте гусениц переводили с дуба и березы на иву и черемуху. Сравнение индекса потребления корма (ОСП) в ходе первого, второго и третьего дня питания новым кормом показало, что в первый день контакта с новым кормом на единицу веса тела фитофагов потреблено меньше всего корма у гусениц всех видов на всех кормовых растениях. В последующие дни индекс потребления заметно рос, но не по всем вариантам опыта (табл. 1).

Таблица 1

**Изменение индексов потребления корма у гусениц дубового, непарного и березового шелкопрядов при смене кормового растения (мг сухого веса корма/мг сухого веса тела)**

| Вид насекомого      | Предшествующий корм | Корм гусениц в опыте | Значения ОСП |          |          |
|---------------------|---------------------|----------------------|--------------|----------|----------|
|                     |                     |                      | 1-й день     | 2-й день | 3-й день |
| Непарный шелкопряд  | дуб                 | черемуха             | 0,3          | 0,6      | 0,7      |
|                     |                     | ива                  | 0,2          | 0,4      | 0,6      |
|                     |                     | дуб (контр.)         | 0,8          | 0,8      | 0,8      |
|                     | береза              | черемуха             | 0,3          | 0,5      | 0,7      |
|                     |                     | береза (контр.)      | 0,9          | 0,8      | 0,9      |
| Березовый шелкопряд | дуб                 | черемуха             | 0,15         | 0,25     | 0,3      |
|                     |                     | ива                  | 0,2          | 0,3      | 0,4      |
|                     |                     | дуб (контр.)         | 0,6          | 0,6      | 0,6      |

| Вид насекомого      | Предшествующий корм | Корм гусениц в опыте | Значения ОСП |          |          |
|---------------------|---------------------|----------------------|--------------|----------|----------|
|                     |                     |                      | 1-й день     | 2-й день | 3-й день |
| Березовый шелкопряд | береза              | черемуха             | 0,1          | 0,15     | 0,2      |
|                     |                     | ива                  | 0,1          | 0,1      | 0,2      |
|                     |                     | береза (контр.)      | 0,6          | 0,6      | 0,6      |
| Дубовый шелкопряд   | дуб                 | черемуха             | —            | —        | —        |
|                     |                     | ива                  | 0,2          | 0,3      | 0,4      |
|                     |                     | дуб (контр.)         | 0,7          | 0,7      | 0,7      |
|                     | береза              | черемуха             | —            | —        | —        |
|                     |                     | ива                  | 0,1          | 0,2      | 0,3      |
|                     |                     | береза (контр.)      | 0,8          | 0,7      | 0,8      |

Из приведенных выше данных следует, что полифаг – непарный шелкопряд при пересадке на новые кормовые растения быстро адаптируется, индекс потребления возрастает как на иве, так и на черемухе, но контрольных значений не достигает. Абсолютная величина поглощенного корма зависит от вида как предшествующего, так и нового кормового растения. При пересадке с дуба на черемуху наблюдался больший рост индекса потребления корма гусеницами, чем при переходе к питанию листом ивы. При переходе с березы на иву индекс потребления листа ивы почти в 2 раза ниже, по сравнению с вариантом перехода гусениц с дуба на иву.

Олигофаг – березовый шелкопряд резко снижает количество потребленного корма во всех вариантах опыта по сравнению с контролем, т.е. его адаптационные возможности значительно ниже, чем у непарного шелкопряда. Олигофаг – дубовый шелкопряд обнаруживает ту же динамику потребления гусеницами нового корма, что и березовый шелкопряд, а от питания листом черемухи гусеницы дубового шелкопряда вообще отказались.

Продолжение питания гусениц шелкопрядов в опыте со сменой корма до конца V возраста оказало заметное влияние на выживаемость гусениц (табл. 2).

Таблица 2

**Выживаемость гусениц V возраста непарного, березового и дубового шелкопрядов при смене кормового растения**

| Вид насекомого      | Предшествующий корм | Корм гусениц в опыте | Выживаемость, % |
|---------------------|---------------------|----------------------|-----------------|
| Непарный шелкопряд  | дуб                 | черемуха             | 72,3            |
|                     |                     | ива                  | 76,5            |
|                     |                     | дуб (контр.)         | 78,2            |
|                     | береза              | черемуха             | 70,6            |
|                     |                     | ива                  | 72,7            |
|                     |                     | береза (контр.)      | 74,8            |
| Березовый шелкопряд | дуб                 | черемуха             | 44,3            |
|                     |                     | ива                  | 59,5            |
|                     |                     | дуб (контр.)         | 69,7            |
|                     | береза              | черемуха             | 41,8            |
|                     |                     | ива                  | 54,3            |
|                     |                     | береза (контр.)      | 64,2            |
| Дубовый шелкопряд   | дуб                 | черемуха             | —               |
|                     |                     | ива                  | 51,7            |
|                     |                     | дуб (контр.)         | 70,5            |
|                     | береза              | черемуха             | —               |
|                     |                     | ива                  | 46,3            |
|                     |                     | береза (контр.)      | 63,8            |

Выживаемость гусениц непарного шелкопряда практически не отличалась от контроля, выживаемость гусениц березового и дубового шелкопрядов снизилась в среднем на 15–20% при переходе к питанию новым видом корма.

Следует отметить, что переход всех трех видов насекомых с дуба на другие породы приводит к меньшим потерям гусениц, чем переход гусениц с березы на другие породы, т.е. первый вариант перехода в меньшей степени ослабляет организм гусениц, чем второй, и это отражается на их выживаемости (табл. 2).

Переход гусениц на другое кормовое растение влияет также на эффективность азотного баланса и баланса энергии (табл. 3).

Таблица 3

**Влияние смены корма на рост, баланс азота и энергии у гусениц V возраста олиго- и политрофных чешуекрылых**

| Вид насекомого      | Предшествующий корм | Корм гусениц в опыте | ЭИП, % | ОСР, мг·мг <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup> | ОСНА, % | ЭУА, % |
|---------------------|---------------------|----------------------|--------|---|---------|--------|
| Непарный шелкопряд  | дуб                 | черемуха             | 17,4   | 0,14  | 28,0    | 35,5   |
|                     |                     | ива                  | 17,6   | 0,14  | 32,4    | 37,0   |
|                     |                     | дуб (контр.)         | 21,5   | 0,18  | 35,4    | 42,1   |
|                     | береза              | черемуха             | 14,7   | 0,13  | 27,5    | 31,3   |
|                     |                     | ива                  | 15,9   | 0,11  | 30,9    | 32,5   |
|                     |                     | береза (контр.)      | 24,7   | 0,16  | 38,1    | 42,4   |
| Березовый шелкопряд | дуб                 | черемуха             | 24,5   | 0,08  | 31,9    | 34,3   |
|                     |                     | ива                  | 33,0   | 0,08  | 36,5    | 45,5   |
|                     |                     | дуб (контр.)         | 37,1   | 0,12  | 40,0    | 52,8   |
|                     | береза              | черемуха             | 21,2   | 0,07  | 29,1    | 30,0   |
|                     |                     | ива                  | 26,8   | 0,07  | 32,0    | 39,4   |
|                     |                     | береза (контр.)      | 31,7   | 0,11  | 42,5    | 48,6   |
| Дубовый шелкопряд   | дуб                 | черемуха             | —      | —   | —       | —      |
|                     |                     | ива                  | 43,1   | 0,11  | 31,5    | 55,4   |
|                     |                     | дуб (контр.)         | 51,8   | 0,13  | 46,9    | 65,5   |
|                     | береза              | черемуха             | —      | —   | —       | —      |
|                     |                     | ива                  | 34,5   | 0,10  | 33,2    | 48,2   |
|                     |                     | береза (контр.)      | 46,7   | 0,12  | 41,1    | 58,0   |

По нашим данным, суммированным в табл. 3, эффективность использования потребленного корма (ЭИП), относительная скорость роста (ОСР), эффективность утилизации азота (ЭУА) и относительная скорость накопления азота (ОСНА) снижается по сравнению с контролем у гусениц березового и дубового шелкопрядов при переходе с дуба на черемуху и иву в меньшей степени, чем при переходе с березы на черемуху и иву. У гусениц непарного шелкопряда эти показатели также имеют тенденцию к снижению на новом корме, но лишь в пределах 3–5% по отношению к контролю. Переход с дуба на другие кормовые растения и у непарного шелкопряда также как бы стимулирует становление пищевых адаптаций у гусениц при встрече с новым видом корма.

Таким образом, энергетика питания и интенсивность роста насекомых при смене кормового растения зависят не только от вида нового корма, но и от особенностей предшествовавшего режима питания. Влияние предшествующего корма на последующее усвоение и использование ряда других кормов может зависеть от способности разных вторичных веществ индуцировать

ферментную систему микросомального окисления (СМО), с помощью которой гусеницы трансформируют большинство попавших в организм фитофага аллелохемиков [17]. В нашем эксперименте дуб черешчатый, как предшествующий корм, характеризуется самым большим количеством вторичных соединений, т.е. служит биологически довольно активным кормом. Листья березы в отношении содержания в них вторичных соединений служат более нейтральным кормом. В свете этих данных становится понятным, почему переход гусениц шелкопрядов с дуба на другие кормовые породы происходит с меньшими затратами, чем с березы, на те же кормовые породы, и вызывает меньшую смертность гусениц при первом варианте перехода. Использование энергии на прирост массы, усвоение азота и скорость роста гусениц шелкопрядов при переходе с дуба на черемуху и иву достоверно превышают аналогичные показатели гусениц тех же видов насекомых на тех же видах новых кормовых растений, переведенных на них с березы, потому, что вторичные соединения дуба стимулируют работу системы микросомального окисления вторичных метаболитов у гусениц, питавшихся листом дуба. Но, в целом, даже с учетом снижения затрат при питании новым видом корма за счет стимуляции детоксикационной системы вторичными соединениями предшествующего корма, освоение нового вида пищи приводит к дополнительной трате усвоенной массы пищи, идущей, в частности, на перестройку детоксикационной и пищеварительной систем на адаптацию к биохимическим особенностям нового корма. Гусеницы чешуекрылых, как и многие другие организмы, в процессе развития стремятся максимально снизить затраты на поддержание жизнедеятельности. Одним из механизмов уменьшения затрат энергии при освоении нового корма может служить феномен индукции трофического поведения. Он выражается в том, что гусеницы предпочитают оставаться на корме, который так или иначе, но гарантирует их дальнейший рост и развитие.

*Работа выполнена при поддержке Фонда фундаментальных исследований Республики Беларусь.*

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Jermu T., Hanson F.E., Dethier V.G.* Induction of specific food preference in lepidopterous larvae // Ent. exp. appl., 1968, v. 11. – P. 211–230.
2. *Кузнецов В.И.* Вопросы приспособления чешуекрылых к новым пищевым условиям // Тр. ин-та / Зоол. ин-т АН СССР, 1952. – Т. 11. – С. 166–181.
3. *Гвцова А.Б., Лозина-Лозинский Л.К.* Роль поведения насекомых в процессе приспособления их к растительной пище // Зоол. журн., 1955. – Т. 34, вып. 5. – С. 1066–1079.
4. *Wiklund C.* Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of *Papilio machaon* // Ent. exp. appl., 1973, v. 16. – P. 232–242.
5. *Greenblatt J.A., Calvert W.H., Barbosa P.* Larval feeding preferences and inducibility in the webworm, *Hyphantria cunea* // Am. Ent. Soc. Am., 1978, v. 71. – P. 605–606.
6. *Конилов А.С.* Регуляторы численности лесных насекомых. – Новосибирск, 1978. – 96 с.
7. *Софонкин А.Ф.* Влияние перемены корма на развитие полифага *Archips podana* Sc. (Lepidoptera: Tortricidae) // Экология, 2000, № 3. – С. 224–227.
8. *Bustillo M., Rubio F.F.* Mariposas de la Peninsula Ibarica. – Madrid, 1976, tomo 3, 429 p.
9. *Денисова С.И.* Теоретические основы разведения китайского дубового шелкопряда в Беларуси. – Мн., 2002. – 234 с.
10. *Синицкий Н.Н., Гершензон С.М., Ситько П.О., Карлаш Е.В.* Разведение дубового шелкопряда. – Киев, 1952. – 170 с.
11. *Литвенков А.А.* Особенности развития гусениц дубового шелкопряда моновольтинной породы «Полесский тассар» на иве серой в условиях БССР // Научные труды УСХА. – Киев, 1981. – С. 66–68.

12. **Krieger R.J., Feeny P.P., Wilkinson C.F.** Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? // *Science*, 1971, v. 197. – P. 579–581.
13. **Кожанчиков И.В.** Отряд Чешуекрылые или бабочки // *Вредители леса. Справочник.* – М.-Л., 1955. – Т. 1. – С. 35–285.
14. **Waldbauer G.P.** The consumption and utilization of food by insects // *Adv. Insect Physiol.*, 1968, v. 5. – P. 254–288.
15. **Slansky F., Scriber J.M.** Food consumption and utilization // *Compr. insect physiol. biochem. pharmacol.* – Oxford, 1985, v. 4. – P. 86–184.
16. **Scriber J.M.** Limiting effect of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lep., Saturniidae) // *Oecologia*, 1977, v. 28. – P. 269–287.
17. **Арчаков А.И.** Микросомальное окисление. – М., 1975. – 327 с.

#### S U M M A R Y

*The energetic of nutrition, survival and the growth intensity of insectsphytophages during the change of a fodder plant depends not only on a new fodder, but also on the peculiarities of the proceeding schedule of feeding.*

*The change of the caterpillars of *Antheraea pinyin* G.-M, *Lymantria dispar* L and *Endromis varicolor* L. from the oak to other fodder plants proceeds with lesser energy loss than the switch over from the birch to the same fodder plains as the oak leaves, being a biologically active fodder, are characterized by a high content of secondary' compounds.*

*Поступила в редакцию 5.04.2004*