



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 (*Rubus 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 аллелохимиков [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. *Конигов 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 plants as the oak leaves, being a biologically active fodder, are characterized by a high content of secondary' compounds.*

*Поступила в редакцию 5.04.2004*