

УДК 595.78

С.И. Денисова

## Уровень энергетического обмена насекомых-фитофагов при экспериментальном ослаблении кормовых растений

Согласно трофической теории динамики численности хвое-листогрызущих вредителей [1-3], вспышки массового размножения вредителей становятся возможными при изменении трофических свойств деревьев в благоприятную для насекомых сторону. В связи с этим несомненный интерес представляет разработка методов диагностики физиологического состояния кормовых растений и насекомых-фитофагов для установления возможных потерь от вредителей и прогнозирования их массового размножения.

Несомненную диагностическую ценность о состоянии организма вредителя и его кормового растения представляют данные по энергетическому обмену питания листогрызущих насекомых.

Цель этого исследования – установить, как используется энергия пищи на дыхание гусениц в зависимости от степени экспериментального физиологического ослабления кормовых растений, что необходимо для определения ключевых показателей состояния организма вредителя и растения, и может быть использовано для разработки методов естественной регуляции численности вредителя.

Исследования по теме проводились в 1990-2000 гг. на базе биологического стационара «Придвинье» Витебского государственного университета имени П.М. Машерова. В качестве экспериментального материала использова-

лись китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), лунка серебристая (*Phalera bucephala* L.). Кормовыми растениями служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.), яблоня обыкновенная (*Malus palustris* L.), ива корзиночная (*Salix viminalis* L.).

Облиственные ветви этих растений приготавливались по способу, разработанному на кафедре зоологии Витебского пединститута [4]. 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.

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 БМ 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 [5-6]. Гусениц младших возрастов взвешивали на торсионных весах WT по 5-10 особей одновременно, гусениц старших возрастов взвешивали на полуаналитических весах ВЛК-500. Образцы листьев для химического анализа заготавливали по методике, разработанной в лаборатории органической и биологической химии МГПИ имени В.И. Ленина [7]. Листья размалывались на мельнице ЛЗМ, а измельченное вещество просеивалось через сито с отверстиями 0,1 мм. В навесках определялись обычными методами первоначальная и гигроскопическая влага, зола, общий и белковый азот по Кьельдалю, растворимые сахара по Бертрану, содержание общих липидов по Сокслету [8]. Интенсивность дыхания гусениц по возрастам определяли при помощи аппарата Варбурга [9]. Объем сосуда составлял 22-24 см<sup>3</sup> при диаметре 3,2-3,4 см. Опыты продолжались 2-4 часа. Показания манометров регистрировались не реже 1-2 раза в час. Все опыты проводены при температуре 22<sup>0</sup>С. Измерение количества потребленного кислорода производили массово для гусениц I-III возрастов и индивидуально для гусениц старших возрастов. Каждый опыт ставили в 6-кратной повторности. Для опыта брали гусениц сразу после линьки, в середине и в конце возраста.

На важность энергетического подхода к оценке эффективности питания насекомых-фитофагов указывают работы ряда авторов [10-19]. Применение энергетического принципа исследования позволяет количественно характеризовать трансформацию вещества и энергии и взаимозависимость биотических и абиотических компонентов экосистем, что имеет важное значение в разработке теоретических представлений о колебании численности и о причинах массовых размножений насекомых-вредителей. Но для теоретических представлений необходимы экспериментальные данные о затратах энергии на такие проявления жизнедеятельности и обмена веществ у особей, как рост, дыхание, размножение, передвижение, питание в зависимости от условий внешней среды. Поэтому полученные нами данные об изменении скорости потребления кислорода в зависимости от изменения трофических свойств растений под воздействием искусственного физиологического ослабления в результате выдержки срезанных ветвей представляют определенный научный интерес (табл. 1-3).

На интенсификацию процессов метаболизма, увеличение скорости роста и развития указывают данные о потреблении кислорода гусеницами насекомых-фитофагов в варианте выдержки «24 часа». Этот показатель в мл кислорода на 1 г массы за 1 час у дубового шелкопряда, например, превышает контроль на дубе – в 1,5 раза; на березе – в 1,7 раза; на иве – в 1,5 раза. У непарного шелкопряда на дубе он превышает контроль в 1,5 раза; на яблоне – в 1,5 раза; на иве – в 1,6 раза. У лунки серебристой на дубе – в 1,8 раза:

на березе – в 1,5 раза (табл. 1-3). Следовательно, питание гусениц листом разных кормовых растений, имеющих сходные изменения биохимического состава (табл. 4) при выдержке срезанных ветвей на протяжении суток, стимулирует скорость обменных процессов в организме насекомых. По мере увеличения срока выдержки корма до 72 часов происходит падение уровня энергетического обмена в организме всех изучаемых видов по сравнению с контролем, независимо от кормового растения (табл. 1-3). Если сравнить уровень метаболизма насекомых в целом по всем вариантам кормления на всех кормовых растениях, то следует отметить, что уровень метаболизма у непарного шелкопряда самый высокий, у дубового шелкопряда самый низкий, а лунка серебристая занимает промежуточное положение по этому показателю. Непарный шелкопряд – политрофное насекомое, повреждающее более 200 видов растений, приспособившееся обезвреживать широкий спектр защитных веществ растений [20]. Более высокий уровень энергетического обмена дает этому виду выигрыш в конкурентной борьбе за пищу, по сравнению с другими фитофагами, т.к. вырабатываемая организмом энергия обеспечивает прирост биомассы и полную детоксикацию вторичных метаболитов. «Очаговое состояние» кормовых растений, характеризующееся оптимизацией биохимического состава в результате или искусственного физиологического ослабления, или под воздействием водного стресса атмосферных засух или других антропогенных воздействий, непарный шелкопряд использует с максимальным энергетическим выигрышем за счет высвобождения энергии, которая раньше тратилась на обезвреживание растительных токсинов. Очевидно, поэтому непарный шелкопряд обладает максимальной конкурентной мощностью и образует очаги массового размножения на больших площадях.

Таблица 1

**Потребление кислорода гусеницами дубового шелкопряда на разных кормовых растениях различного срока выдержки**

Вариант выдержки, сут.	Средняя масса тела, г	Длительность развития, сут.	Потребление кислорода		Затраты энергии на дыхание особи, кДж	
			мл.г <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup>	мл/г на особь	сутки	за период развития
<b>Дуб</b>						
Св. лист	11,90	57,0	0,24	2,80	1,34	76,4
24 часа	14,63	51,2	0,37	5,50	2,65	135,6
48 часов	13,21	54,2	0,27	3,46	1,66	87,1
72 часа	9,06	62,3	0,16	1,46	0,70	43,3
<b>Береза</b>						
Св. лист	14,84	60,2	0,26	3,81	1,83	110,3
24 часа	17,65	54,1	0,46	8,10	3,89	210,6
48 часов	15,61	57,1	0,39	6,10	2,94	168,2
72 часа	10,15	68,1	0,25	2,58	1,24	84,5
<b>Ива</b>						
Св. лист	10,7	61,4	0,40	4,25	2,04	125,5
24 часа	12,8	58,1	0,62	7,93	3,81	221,4
48 часов	12,0	62,3	0,41	4,88	2,35	146,2
72 часа	8,1	69,2	0,36	2,96	1,42	98,5

Таблица 2

**Потребление кислорода гусеницами непарного шелкопряда  
на разных кормовых растениях различного срока выдержки**

Вариант выдержки, сут.	Средняя масса тела, г	Длительность развития, сут.	Потребление кислорода		Затраты энергии на дыхание особи, кДж	
			мл.г <sup>-1</sup> .ч <sup>-1</sup>	мл/г на особь	сутки	за период развития
<b>Дуб</b>						
Св. лист	1,7	52,1	0,40	0,68	0,33	17,0
24 часа	2,2	47,2	0,62	1,4	0,66	31,2
48 часов	1,9	49,7	0,46	0,87	0,42	21,0
72 часа	0,7	59,6	0,50	0,35	0,17	10,2
<b>Яблоня</b>						
Св. лист	1,3	57,3	0,39	0,50	0,24	13,9
24 часа	1,6	53,7	0,62	0,99	0,47	25,6
48 часов	1,3	57,3	0,53	0,69	0,33	19,1
72 часа	0,6	63,0	0,61	0,37	0,18	11,1
<b>Ива</b>						
Св. лист	1,4	55,2	0,93	1,30	0,63	34,6
24 часа	1,8	50,4	1,56	2,81	1,35	68,1
48 часов	1,5	53,6	1,13	1,69	0,81	43,5
72 часа	0,8	60,1	1,04	0,83	0,40	24,0

Таблица 3

**Потребление кислорода гусеницами лунки серебристой  
на разных кормовых растениях различного срока выдержки**

Вариант выдержки, сут.	Средняя масса тела, г	Длительность развития, сут.	Потребление кислорода		Затраты энергии на дыхание особи, кДж	
			мл.г <sup>-1</sup> .ч <sup>-1</sup>	мл/г на особь	сутки	за период развития
<b>Дуб</b>						
Св. лист	1,5	32,5	0,32	0,48	0,24	7,6
24 часа	1,9	29,8	0,60	1,16	0,56	16,6
48 часов	1,4	31,6	0,58	0,80	0,38	12,2
72 часа	1,0	37,1	0,38	0,38	0,20	6,8
<b>Береза</b>						
Св. лист	1,2	39,6	1,18	1,42	0,68	27,2
24 часа	1,4	36,7	1,76	2,46	1,18	43,4
48 часов	1,3	38,2	1,36	1,76	0,86	32,6
72 часа	0,8	43,1	0,92	0,74	0,36	15,2

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		M±m		M±m		M±m		M±m		M±m		M±m		M±m	
<b>Береза</b>																
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		39,97±0,81		16,18±0,45		2,72±0,06		2,39±0,04		3,92±0,1		8,47±0,35		14,52±0,25	
48 часов	58,15±0,35		41,85±1,08		13,45±0,36		2,84±0,08		2,53±0,11		3,75±0,07		6,31±0,01		13,45±0,36	
72 часа	54,35±1,03		45,65±1,32		18,36±0,51		3,02±0,25		2,61±0,15		3,97±0,09		5,12±0,05		9,58±0,2	
<b>Дуб черешчатый</b>																
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		39,55±0,12		15,75±0,58		2,79±0,01		2,5±0,04		4,75±0,11		4,61±0,02		16,39±0,35	
48 часов	55,44±0,32		44,56±1,2		13,34±0,25		2,83±0,02		2,45±0,01		5,87±0,12		3,85±0,02		17,68±0,41	
72 часа	50,14±1,3		49,86±1,35		12,57±1,2		3,01±0,01		2,43±0,02		6,23±0,1		3,18±0,01		10,06±0,27	
<b>Яблоня</b>																
Контроль – св. лист	75,12±1,4		24,88±0,9		7,09±0,13		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		25,52±0,31		10,11±0,25		2,79±0,03		2,7±0,01		6,39±0,01		2,91±0,03		15,69±0,13	
48 часов	70,67±1,6		29,33±0,6		10,01±0,14		2,61±0,02		2,69±0,01		6,55±0,01		2,63±0,05		13,88±0,45	
72 часа	63,48±0,9		36,51±0,8		15,88±0,12		3,01±0,06		2,77±0,05		6,67±0,03		2,24±0,02		8,75±0,13	
<b>Ива</b>																
Контроль – св. лист	57,3±0,8		42,70±0,7		11,7±0,12		3,1±0,01		2,9±0,07		7,60±0,19		5,2±0,02		7,21±0,08	
24 часа	55,88±1,1		44,12±0,65		13,1±0,10		3,6±0,01		3,1±0,02		6,43±0,04		5,6±0,01		11,30±0,03	
48 часов	54,45±0,57		45,55±0,4		11,6±0,09		3,9±0,008		3,4±0,01		6,21±0,03		5,0±0,11		9,25±0,03	
72 часа	51,64±0,38		48,36±0,3		9,5±0,07		3,8±0,02		3,5±0,03		5,20±0,06		4,8±0,05		7,6±0,01	

Таким образом, в результате исследования установлено, что на начальном этапе экспериментального ослабления кормовых растений при суточной выдержке ветвей наблюдается подъем уровня энергетического обмена гусениц у всех изучаемых видов чешуекрылых на всех кормовых растениях. При увеличении степени физиологического ослабления растений в результате увеличения срока выдержки ветвей до 72 часов наблюдается постепенный спад скорости метаболических процессов. Моделирование зависимости скорости обменных процессов в организме насекомых-фитофагов от изменения химизма листа кормовых пород под воздействием искусственного или физиологического ослабления позволяет изучать наступление «очагового состояния» деревьев на основании показателей уровня энергетического обмена гусениц насекомых-вредителей.

## ЛИТЕРАТУРА

1. **Руднев Д.Ф.** Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса // Зоол. ж., 1962, т. 4, вып. 3. С. 313-329.
2. **Викторов Г.А.** Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых. // Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 3. С. 179-214.
3. **Радкевич В.А.** Экология листогрызущих насекомых. Мн., 1980. – 239 с.
4. **Радкевич В.А., Роменко Т.М., Денисова С.И., Соболев З.Н.** Способ приготовления корма для дубового шелкопряда: Авт. свид. СССР, кл. А.01 К 67/04, № 1015874, заявл. 27.10.81, № 3349456. опублик. 7 мая 1983 г.
5. **Андреанова Н.С.** Влияние качества корма на рост гусениц дубового шелкопряда // Культура дубового шелкопряда в СССР. М., 1948. С. 64-90.
6. **Синицкий Н.Н., Гершензон С.М., Ситько П.О., Карлаш Е.В.** Разведение дубового шелкопряда. Киев, 1952. С.170.
7. **Демяновский С.Я., Рождественская В.А.** Некоторые итоги работы по изучению биохимии и физиологии тутового шелкопряда // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та, 1958, т. 140, вып. 3. С. 3-54.
8. **Филиппович Ю.Б., Егорова Т.А., Севастьянцев Г.А.** Практикум по общей биохимии. М., 1985. – 318 с.
9. **Гаериленко Б.Д., Залыгина Л.Е., Ханлобина Л.М.** Большой практикум по физиологии растений. М., 1975. – 372 с.
10. **Винберг Г.Г.** Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии // Журнал общей биологии, 2000, т. 61, № 5. С. 549-560.
11. **Винберг Г.Г.** Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журнал общей биологии, 1976, т. 37, вып. 1. С.56-69.
12. **Дольник В.Р.** Аллометрия морфологии, функции и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль // Журнал общей биологии, 1982, т. 43, № 4. С. 435-454.
13. **Бызова Ю.Б.** Траты на обмен и продолжительность жизни при разной температуре имаго *Tenebrio molitor* L. (*Tenebrionidae*, *Coleoptera*) // Докл. АН СССР, 1978, т. 239, № 4. С.1002-1004.
14. **Голубева Е.Г.** Энергетика развития комнатной мухи *Musca domestica* L. // Докл. АН СССР, 1982, т. 267, № 4. С.1006-1011.
15. **Денисова С.И.** Энергетические балансы китайского дубового шелкопряда на дубе и березе // Журнал общей биологии, 1990, № 2. С. 208-216.
16. **Алексеева Т.А., Зотин А.И.** Энергетический обмен у насекомых: прямокрылые, стрекозы, жуки // Известия РАН, серия биологическая, 1995, № 3. С. 316-326.
17. **Schroeder L.A.** Distribution of Caloric densities among larvae feeding on Black Cherry tree leaves // Oecologia, 1977, v. 29. P. 219-222.

18. **Scriber J.M.** The effects of larvae feeding specialization and plant growth form on the consumption and utilization of plant biomass and nitrogen: an ecological consideration // *ntomol. exp. et. appl.*, 1978, v. 24, № 3. P. 694-710.
19. **Нагано К., Паньотов М., Шен В.** Relationship between respirations and nutrition of the silkworm, *Bombux mori* // *Proc. Jap. Acad. B.*, 1995. - 71, № 10. С. 310-313.
20. **Баранчиков Ю.Н.** Трофическая специализация чешуекрылых. Красноярск, 1987. – 171 с.

#### S U M M A R Y

*It was found that at the initial stage of the experimental weakening of the fodder plant (exposure to darkness and 90-100% humidity during 24-48 hours) the increase of the energy level interchange of the *Antheraea pernyi*, *Lymantria dispar*, *Phalera bucephala* caterpillars is observed. When the time of the exposure is increased up to 72 hours the gradual decrease of the metabolism level starts. The data obtained can be used for the investigation of «nidus state» of the fodder plants and for the transformation of the increased flow of energy by the insect-pests.*

*Поступила в редакцию 5.12.2002*