

УДК 595.78

Зависимость развития насекомых-фитофагов от физиологического состояния кормовых растений

С.И. Денисова

Приведены данные по применению метода выдержки срезанных ветвей в течение трех суток в условиях темноты и 90-100% влажности (Радкевич и др., 1983), для выкормки гусениц листогрызущих вредителей с целью диагностики их физиологического состояния при экспериментальном ослаблении растений. Дан анализ динамики первичных метаболитов в листьях растений разных сроков выдержки. Установлено, что 24-48 часовая выдержка срезанных ветвей приводит к повышению содержания в листьях растворимых углеводов свободных аминокислот по сравнению с контролем (выкормка гусениц свежим листом). Изучен ход процессов накопления белков, углеводов и липидов, а также жизнеспособность и плодовитость чешуекрылых фитофагов в зависимости от степени экспериментального ослабления растений. Выявлено, что при суточном варианте выдержки корма темпы роста, жизнеспособность и плодовитость фитофагов максимальны.

Представленные данные позволяют рассматривать использование выдержанных срезанных ветвей кормовых растений насекомых-вредителей в качестве модели как для выявления биохимических изменений, тестирующих степень физиологической ослабленности растений, так и для изучения влияния данных изменений на ход процессов роста и развития насекомых-фитофагов.

Согласно трофической теории динамики численности хвое-листогрызущих вредителей, подъемы и падения плотности популяций насекомых-фитофагов обусловлены изменениями трофических свойств деревьев (Руднев, 1962; Ханисламов, 1965; Виктор, 1971; Гримальский, 1974; Радкевич, 1980, Максимов, 1998). Вспышки массового размножения вредителей становятся возможными только в случае физиологической ослабленности растений, у которых снижается сопротивляемость по отношению к насекомым, защитные реакции протекают на более низком уровне, чем у здоровых растений.

В связи с этим, несомненный интерес представляет разработка методов диагностики физиологического состояния кормовых растений для установления возможных потерь от вредителей и прогнозирования их массового размножения, а для полезных насекомых – поиск оптимальных условий для повышения их продуктивности. Для оценки состояния кормовых растений представляется важным установление зависимости процессов метаболизма насекомых-фитофагов от химизма их кормовых растений,

определение ключевых показателей состояния организма вредителя и его кормового растения.

Исходя из вышеизложенного, целью нашей работы является установление зависимости процессов роста и развития листогрызущих чешуекрылых от биохимического состава кормовых растений разной степени их экспериментального ослабления, что необходимо для понимания механизма возникновения вспышек массовых размножений насекомых-вредителей.

Исследования проводились на базе биологического стационара «Придвинье» Витебского государственного университета им. П.М. Машерова в период с 1976 по 1999 гг. В качестве экспериментального материала использовались китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi G.-M.*), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar L.*), лунка серебристая (*Phalera bucephala L.*), совка-лишайница (*Moma alpium Osbeck*). Кормовыми растениями служили дуб черешчатый (*Qercus robur L.*), береза повислая (*Betula pendula Roth.*), яблоня обыкновенная (*Malus palustris L.*).

Облиственные ветви этих растений приготавливались по способу, разработанному на кафедре зоологии Витебского пединститута (Радкевич, Роменко, Денисова, Соболев, 1983). 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-х кратной повторности, по 50 гусениц в каждой.

Гусениц I – III возрастов выкармливали в полиэтиленовых мешках в помещении, IV – VI возрастов в инсектариях. Температура и влажность воздуха в инсектарии и окружающей среде измерялись три раза в сутки: 9⁰⁰, 14⁰⁰ и 21⁰⁰.

Взвешивание гусениц проводилось в каждом возрасте 2 раза: в начале и в конце возраста (Андрианова, 1948; Сеницкий, 1971). 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 им. В.И. Ленина (Филлипович и др., 1985). Листья размалывались на мельнице ЛЗМ, а измельченное вещество просеивалось через сито с отверстиями 0,1 мм. В навесках определялись первоначальная и гигроскопическая влага, зола, общий и белковый азот по Къельдалю, растворимые сахара по Бертрану, содержание общих липидов по Сокслету (Филлипович и др., 1985). Для определения углеводно-белкового соотношения рассчитывалось содержание сухого протеина (Петров, 1965).

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;

Л, Г – количество гусениц соответственно до и после линьки.

Жизнеспособность поколения от гусениц первого возраста до вылета бабочек определялась путем подсчета количества живых, погибших и больных особей за период развития по формуле:

$$Ж = \frac{З \times 100}{З + П + Б} \%,$$

где Ж – жизнеспособность в процентах;

З, П, Б – соответственно количество здоровых, погибших и больных особей за период развития.

Удельная скорость роста вычислялась по формуле И.И. Шмальгаузена (1935):

$$\frac{\lg V_2 - \lg V_1}{L(t_2 - t_1)},$$

где V_1 – начальная масса гусениц;

V_2 – конечная масса гусениц;

t_1 – начальное время взвешивания;

t_2 – конечное время взвешивания;

L – модуль перевода натурального логарифма в десятичный (0,4343).

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 (Драховская, 1962):

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

где i – половой индекс;

f, m – соответственно количество самок и самцов.

Содержание белка, углеводов, гликогена в гемолимфе гусениц, куколок определяли по методу Лоури, ненасыщенных липидов по А.Ф. Крайвису (1974). Аминокислотный состав листа по Ю.Б. Филипповичу и др. (1985).

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 (Радкевич, Роменко, Денисова, 1981; Денисова, 1984). Изучение влияния качества пищи на развитие листогрызущих чешуекрылых позволяет глубже вскрыть общие закономерности развития вредителей и реакции организма на измененный режим питания (Тыщенко, 1976; Радкевич, 1971; Радкевич, 1984; Викторов, 1971; Денисова, 1996; Денисова, Роменко, 2000).

Анализ литературных данных и собственные исследования, указывающие на улучшение физиологического состояния насекомых при снижении защитных реакций кормовых растений, подсказал способ искусственного физиологического ослабления кормового растения путем выдержки его срезанных ветвей в условиях темноты и 90-100% влажности в течение трех суток (Радкевич, Роменко, Денисова, Соболев, 1983). Применение данного способа приготовления корма при экспериментальных выкормках

для гусениц китайского дубового шелкопряда, лунки серебристой, непарного шелкопряда показал 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 таблице 1, 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 оптимальные для развития насекомых углеводно-белковое соотношение (табл. 2).

Сходные результаты по нарастанию количества растворимых углеводов при хранении срезанных ветвей бука получены А.М. Галушко (1965). К аналогичным выводам приходят и другие исследователи (Викторов, 1971; Амирханова, 1962). В частности, С.Н. Амирханова (1962) 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 (Якушкина, 1993).

При 72 часах выдержки происходит резкое уменьшение количества свободных аминокислот, растворимых углеводов и воды (табл. 1). Наблюдается также закономерное уменьшение количества жира по мере выдерживания листа и некоторое возрастание зольных элементов, независимо от вида растения (табл. 1). Эти данные согласуются с данными об изменении содержания жира и золы у ослабленных деревьев из постоянных очагов массового размножения насекомых (Ханисламов, 1965; Радкевич, 1980; Scriber, 1978; Baurenth, 1997).

Выявленные закономерности изменения количественных показателей биохимического состава листа кормовых растений филофагов при их выдержке в указанных условиях темноты и 90-100% влажности могут быть использованы для биохимического тестирования физиологического состояния растений из очагов вспышек массового размножения насекомых-фитофагов. Причем следует отметить, что сходная физиологическая реакция на ослабление растения в результате выдержки, заключающаяся в изменении количественных параметров основных метаболитов, наблюдается не только у наиболее благоприятных для насекомых-фитофагов кормовых растений, например, у дуба, но и у менее благоприятных – березы и яблони.

Изучение динамики накопления белков, углеводов и общих липидов в организме всех насекомых (табл. 3) показало, что содержание белков, жиров и углеводов у насекомых достоверно увеличивается в тех вариантах, где гусеницы питались листом выдержанным в течение 24-48 часов. По мнению многих ученых содержание резервных веществ в организме насекомых зависит от уровня растворимых углеводов и свободных аминокислот в кормовом растении (Руднев, 1969; Самерсов, Горовая, 1976; Thompson, 1979; Scriber, 1978; Денисова, Михневич, 1989; Sinohara, 1977; Jang Juelong, Stamp Nancy, 1995; Stadler Bernhard, 1998).

Таблица 1

Биохимическая характеристика листа кормовых растений различного срока выдержки

| Варианты | Содержание, % к сухой массе | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------|-----------------------------|------|----------------|------|----------------------|------|------------|------|---------------|------|-----------|------|-----------|------|------------|------|
| | Вода | | Сухое вещество | | Растворимые углеводы | | Общий азот | | Белковый Азот | | Зола | | Жиры | | | |
| | 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± | 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 |

**Углеводно-белковое соотношение в листьях
кормовых растений разных сроков выдержки**

| Растения | Углеводно-белковое соотношение по срокам выдержки листьев | | | |
|----------|---|----------|----------|----------|
| | Свежий лист | 24 часа | 48 часов | 72 часа |
| Дуб | 0,9 : 1 | 1,07 : 1 | 0,92 : 1 | 0,84 : 1 |
| Береза | 0,8 : 1 | 1,08 : 1 | 0,85 : 1 | 0,51 : 1 |
| Яблоня | 0,8 : 1 | 1,02 : 1 | 0,9 : 1 | 0,7 : 1 |

Так как лунка серебристая и китайский дубовый шелкопряд зимуют на стадии куколки, то уровень содержания белковых соединений в куколке выше, чем в гусеницах и яйцах насекомого. Еще более показательны в этом отношении данные по накоплению гликогена и жира в куколках вышеуказанных насекомых по варианту «свежий лист» (табл. 3, 4). Куколка лунки серебристой зимует в почве, она не защищена коконом, как куколка дубового шелкопряда, поэтому в куколке лунки серебристой уровень накопления резервных веществ – жиров и гликогена – выше, чем у дубового шелкопряда, примерно на 12% по жирам и на 40% по гликогену на дубе, на березе этот показатель еще выше примерно на 10%, так как по содержанию жиров лист березы достоверно превышает лист дуба.

Непарный шелкопряд – полифаг, но в годы, когда вредителя мало, его гусеницы чаще всего питаются листьями дуба, который обеспечивает популяцию кормовыми ресурсами в самые неблагоприятные годы (Бенкевич, 1984; Колтунов, 1997). Согласно данным таблиц 3, 4, при питании гусениц листом дуба в куколках и яйцах непарного шелкопряда содержится белка на 10-15% больше по сравнению с питанием листом яблони, липидов на 12% больше, гликогена на 15% (вариант «свежий лист»). Эти данные согласуются с анализом данных биохимического состава листьев вышеуказанных растений (табл. 1) и отражают зависимость хода обменных процессов в организме насекомых-фитофагов от уровня содержания первичных метаболитов в растениях, особенно углеводов и белков, которые создают биомассу насекомых (Scriber, 1978; Thompson, 1979; Jang Juelong, Stamp Nancy, 1995).

Дальнейшее увеличение времени выдержки срезанного листа свыше 48 часов оказывает отрицательное влияние на уровень содержания белков, липидов и углеводов в организме непарного шелкопряда. Следовательно, выдержка срезанных ветвей может служить моделью как для выявления биохимических изменений, происходящих при физиологическом ослаблении, по выражению В.А. Радкевича (1980) медленном умирании растений, так и для изучения влияния данных изменений на ход процессов синтеза основных метаболитов в организме насекомых-фитофагов.

Анализ полученных данных позволяет сделать вывод о том, что выдержка срезанных ветвей в течение 24-48 часов как наиболее оптимальных, так и менее предпочтительных кормовых растений приводит к временному подъему уровня содержания растворимых углеводов и свободных аминокислот, что вызывает усиление биосинтеза резервных веществ в организме насекомых-фитофагов.

Таблица 3

Динамика накопления белка и общих липидов в организме некоторых чешуекрылых при разных сроках выдержки листа кормовых растений

| Вид | показ., % сухой массы | стадия развития | дуб черешчатый | | | | берёза бородавчатая | | | | яблоня | | | | |
|--------------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------------------|------------|----------------------------|------------|---------------------|------------|------------|------------|-------------|------------|------------|------------|-----------|
| | | | свежий лист | 24 ч. | 48 ч. | 72 ч. | свежий лист | 24 ч. | 48 ч. | 72 ч. | свежий лист | 24 ч. | 48 ч. | 72 ч. | |
| | | | китайский дубовый шелко- пряд | Белок | гусеница Л ₄ | 9,1±0,06 | 11,75±0,3 | 10,95±0,22 | 6,24±0,01 | 10,73±0,12 | 12,18±0,04 | 11,93±0,29 | 6,83±0,11 | - | - |
| Л ₅ | 12,48±0,26 | 15,17±0,01 | | | 14,5±0,17 | 7,39±0,27 | 15,02±0,22 | 17,25±0,22 | 17,25±0,01 | 13,62±0,27 | - | - | - | - | |
| куколка | 13,01±0,13 | 15,4±0,12 | | | 15,14±0,09 | 6,93±0,05 | 15,09±0,5 | 18,45±0,12 | 14,27±0,31 | 8,15±0,15 | - | - | - | - | |
| яйца | 6,58±0,85 | 8,24±0,04 | | | 6,97±0,2 | 3,45±0,07 | 8,84±0,1 | 12,15±0,04 | 9,21±0,1 | 4,84±0,25 | - | - | - | - | |
| липиды | гусеница Л ₄ | 11,34±0,25 | | 12,92±0,06 | 12,41±0,4 | 6,53±0,44 | 13,22±0,04 | 15,41±0,13 | 14,29±0,47 | 8,25±0,13 | - | - | - | - | |
| | Л ₅ | 12,41±0,43 | | 14,18±0,25 | 13,21±0,1 | 6,75±0,02 | 16,38±0,45 | 20,34±0,1 | 18,75±0,45 | 9,71±0,09 | - | - | - | - | |
| | куколка | 21,45±1,05 | | 25,88±0,9 | 22,47±0,7 | 13,43±0,05 | 29,39±0,25 | 32,10±0,21 | 30,13±0,31 | 16,38±0,41 | - | - | - | - | |
| | яйца | 30,71±0,24 | | 36,21±1,35 | 29,51±0,5 | 20,35±0,91 | 35,18±1,07 | 38,36±0,9 | 36,26±0,52 | 22,47±1,07 | - | - | - | - | |
| непарный шелкопряд | Белок | гусеница Л ₅ | | 8,05±0,3 | 12,24±0,03 | 11,62±0,4 | 6,36±0,15 | - | - | - | - | 7,42±0,29 | 9,64±0,08 | 9,87±0,48 | 3,86±0,06 |
| | | Л ₆ | | 8,56±0,02 | 11,73±0,4 | 12,42±0,47 | 5,92±0,18 | - | - | - | - | 8,17±0,02 | 11,54±0,25 | 10,36±0,4 | 4,80±0,01 |
| | | куколка | | 10,5±0,03 | 14,01±0,17 | 13,21±0,19 | 6,59±0,08 | - | - | - | - | 9,62±0,04 | 13,24±0,36 | 11,70±0,25 | 5,18±0,04 |
| | | яйца | | 7,92±0,05 | 13,31±0,15 | 12,39±0,12 | 4,15±0,04 | - | - | - | - | 10,37±0,12 | 12,55±0,17 | 10,95±0,08 | 4,73±0,23 |
| | липиды | гусеница Л ₅ | 9,09±0,17 | 10,78±0,12 | 9,43±0,11 | 5,07±0,06 | - | - | - | - | 7,42±0,16 | 9,40±0,13 | 8,47±0,04 | 5,92±0,1 | |
| | | Л ₆ | 10,25±0,4 | 12,62±0,12 | 11,67±0,3 | 5,54±0,07 | - | - | - | - | 8,54±0,12 | 10,36±0,05 | 10,01±0,11 | 5,21±0,05 | |
| | | куколка | 18,68±0,22 | 23,18±0,63 | 23,75±0,75 | 10,15±0,04 | - | - | - | - | 15,01±0,55 | 20,06±0,46 | 17,21±0,25 | 9,82±0,01 | |
| | | яйца | 34,38±0,54 | 37,13±1,15 | 26,45±0,44 | 15,14±0,12 | - | - | - | - | 29,66±0,36 | 34,17±0,37 | 28,23±0,35 | 14,05±0,03 | |
| | лунка серебристая | Белок | гусеница Л ₄ | 5,29±0,1 | 8,56±0,06 | 6,49±0,11 | 3,21±0,01 | 7,32±0,01 | 9,26±0,01 | 9,39±0,01 | 4,20±0,01 | - | - | - | - |
| | | | Л ₅ | 6,41±0,05 | 10,22±0,07 | 7,11±0,07 | 3,44±0,03 | 9,51±0,02 | 12,14±0,03 | 11,30±0,02 | 4,61±0,02 | - | - | - | - |
| | | | куколка | 9,25±0,09 | 14,42±0,25 | 10,25±0,05 | 4,14±0,01 | 13,22±0,12 | 16,6±0,13 | 12,42±0,12 | 4,79±0,5 | - | - | - | - |
| | | | яйца | 3,36±0,02 | 4,93±0,04 | 3,86±0,03 | 2,76±0,01 | 5,21±0,01 | 7,80±0,07 | 8,58±0,04 | 3,13±0,01 | - | - | - | - |
| липиды | | гусеница Л ₄ | 9,18±0,15 | 12,46±0,03 | 10,19±0,13 | 5,23±0,02 | 12,41±0,30 | 14,79±0,11 | 11,66±0,1 | 7,51±0,14 | - | - | - | - | |
| | | Л ₅ | 9,47±0,07 | 13,47±0,08 | 8,83±0,02 | 5,51±0,01 | 14,28±0,14 | 26,21±0,5 | 27,34±0,42 | 8,49±0,3 | - | - | - | - | |
| | | куколка | 24,03±0,31 | 28,35±0,49 | 25,13±0,81 | 13,69±0,25 | 28,71±0,6 | 30,27±1,01 | 28,97±0,68 | 15,18±0,02 | - | - | - | - | |
| | | яйца | 23,74±0,37 | 28,39±0,61 | 24,86±1,10 | 18,21±0,28 | 27,42±0,42 | 32,68±0,76 | 26,60±0,7 | 21,15±0,44 | - | - | - | - | |

Таблица 4

Уровень накопления углеводов в организме некоторых чешуекрылых при разных сроках выдержки листа кормовых растений

| Вид | показатели | дуб черешчатый | | | | Берёза бородавчатая | | | | Яблоня | | | |
|-----------------------------|--|----------------|------------|------------|------------|---------------------|------------|------------|------------|-------------|------------|------------|-----------|
| | | свежий лист | 24 ч. | 48 ч. | 72 ч. | свежий лист | 24 ч. | 48 ч. | 72 ч. | свежий лист | 24 ч. | 48 ч. | 72 ч. |
| китайский дубовый шелкопряд | углеводы гемолимфы гусениц V возраста мг/мл | 15,13±0,18 | 19,15±0,35 | 17,22±0,42 | 10,19±0,17 | 19,8±0,36 | 25,3±0,42 | 21,0±0,34 | 12,72±0,07 | - | - | - | - |
| | Гликоген в куколках, % сухой массы | 5,98±0,3 | 7,4±0,15 | 7,30±0,2 | 4,22±0,05 | 9,89±0,19 | 13,06±0,3 | 11,37±0,2 | 5,25±0,08 | - | - | - | - |
| японский шелкопряд | углеводы гемолимфы гусениц VI возраста мг/мл | 17,41±0,38 | 20,79±0,9 | 18,64±0,42 | 11,47±0,3 | - | - | - | - | 14,74±0,58 | 18,68±0,38 | 16,73±0,09 | 9,28±0,12 |
| | Гликоген в куколках, % сухой массы | 7,27±0,15 | 10,01±0,1 | 8,13±0,15 | 5,44±0,09 | - | - | - | - | 4,73±0,01 | 7,21±0,05 | 6,18±0,23 | 3,12±0,03 |
| пунка серебристая | углеводы гемолимфы гусениц V возраста мг/мл | 19,64±0,4 | 24,2±0,08 | 20,81±0,71 | 13,15±0,12 | 21,11±0,25 | 27,3±0,9 | 23,1±1,5 | 10,64±0,3 | - | - | - | - |
| | Гликоген в куколках, % сухой массы | 12,69±0,61 | 14,5±0,21 | 14,73±0,23 | 10,62±0,16 | 15,68±0,25 | 19,95±0,55 | 16,23±0,07 | 7,71±0,25 | - | - | - | - |

Важным показателем состояния популяции многих чешуекрылых, свидетельствующем о благоприятных или неблагоприятных условиях существования, служит продолжительность развития гусениц (Гримальский, 1974; Радкевич, 1980). Проведенные исследования с китайским дубовым и непарным шелкопрядами, а также с лункой серебристой показали, что при питании гусениц на срезанном корме 24-48 часов выдержки продолжительность гусеничной фазы сокращается на 5-6 суток (дубовый и непарный шелкопряд на дубе и березе) на 3-4 суток (лунка серебристая и непарный шелкопряд на березе и яблоне) по сравнению с контролем – вариант «свежий лист» (табл. 5). В варианте кормления гусениц листом, выдержанным 72 часа, их развитие достоверно замедляется.

Параллельно уменьшению продолжительности развития возрастает жизнеспособность гусениц изучаемых видов на 10-15% в вариантах выдержки корма 24-48 часов на всех кормовых растениях без исключения.

В вышеуказанных вариантах кормления повышаются темпы роста насекомых, что является важным показателем состояния организма, а также показателем условий питания гусениц (Руднев, 1962; Амирханова, 1962; Радкевич и др., 1983; Шилов, 1985). Абсолютная масса гусениц достоверно превышает контрольные показатели в вариантах кормления листом со сроком выдержки 24 и 48 часов. Изучение удельной скорости роста гусениц на примере дубового шелкопряда как наиболее объективного показателя прироста зоомассы подтверждает выявленную закономерность (рис. 1, 2).

Рис. 1 Удельная скорость роста гусениц дубового шелкопряда в зависимости от физиологического состояния дуба черешчатого

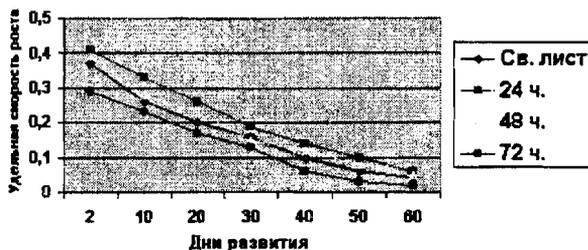
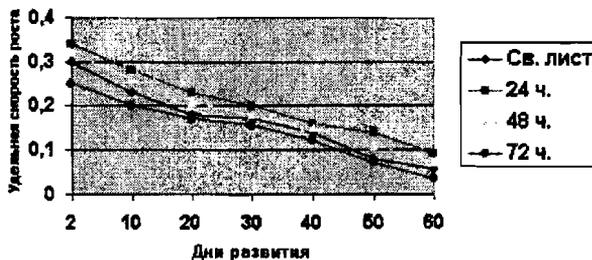


Рис. 2 Удельная скорость роста гусениц дубового шелкопряда в зависимости от физиологического состояния березы бородавчатой



Использование листьев, выдержанных после срезания в течение 24-48 часов, не только сокращает сроки развития, повышает жизнеспособность гусениц и приводит к возрастанию их зоомассы, но и способствует также достоверному повышению плодовитости имаго, жизнеспособности яиц и изменению полового индекса в сторону уменьшения самок (табл. 5).

Таблица 5

Влияние сроков выдержки листа кормовых растений на биологические показатели развития некоторых чешуекрылых

| Название растения | сроки выдержки, сут. | продолжит. развития гусениц, сут. | жизне-способн. яиц, % | жизнеспособность гусениц, % | масса гусениц перед окуклив., г | масса куколки, г | масса яиц, мг | потенциальная плодовитость, шт. | фактическая плодовит. Шт. | половой индекс | |
|---------------------------|--------------------------|-----------------------------------|-----------------------|-----------------------------|---------------------------------|------------------|---------------|---------------------------------|---------------------------|----------------|--|
| Дубовый шелкопряд | | | | | | | | | | | |
| Берёза | св. лист | 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 ч. | 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 ч. | 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 | |
| | 72 ч. | 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 | 129,1±3,3 | 0,6 | |
| Дуб | св. лист | 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 ч. | 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 | |
| | 48 ч. | 54,24±1,4 | 90,63±1,15 | 77,81±1,33 | 13,21±0,61 | 6,05±0,18 | 7,4±0,001 | 191,35±4,47 | 173,53±2,79 | 0,5 | |
| | 72 ч. | 62,26±1,04 | 62,48±0,55 | 52,25±1,07 | 9,06±0,09 | 4,21±0,5 | 7,5±0,01 | 143,1±2,02 | 115,1±1,3 | 0,55 | |
| Непарный шелкопряд | | | | | | | | | | | |
| Дуб | св. лист | 52,11±0,41 | 91,49±1,23 | 54,9±0,45 | 1,71±0,001 | 1,16±0,002 | 2,5±0,03 | 418,3±2,11 | 344,9±7,32 | 0,5 | |
| | 24 ч. | 47,21±0,39 | 98,53±0,8 | 64,34±0,65 | 2,23±0,001 | 1,57±0,001 | 2,7±0,001 | 442,9±1,24 | 369,3±4,24 | 0,47 | |
| | 48 ч. | 49,75±1,04 | 93,79±0,6 | 58,23±1,2 | 1,93±0,02 | 1,25±0,04 | 2,5±0,004 | 389,8±2,72 | 322,7±3,67 | 0,48 | |
| | 72 ч. | 59,56±0,82 | 73,12±0,72 | 42,24±0,21 | 0,75±0,06 | 0,53±0,003 | 1,5±0,01 | 350,6±3,24 | 248,2±2,61 | 0,58 | |
| Яблоня | св. лист | 57,35±0,45 | 92,13±0,51 | 42,1±0,41 | 1,28±0,01 | 0,83±0,001 | 2,1±0,04 | 353,42±7,13 | 283,3±6,3 | 0,58 | |
| | 24 ч. | 53,68±0,72 | 96,74±0,33 | 54,62±0,15 | 1,61±0,005 | 1,15±0,003 | 2,4±0,01 | 385,6±4,52 | 319,23±9,28 | 0,52 | |
| | 48 ч. | 57,32±0,33 | 91,69±1,14 | 51,14±0,7 | 1,32±0,03 | 0,95±0,001 | 2,2±0,004 | 321,53±8,3 | 279,63±3,7 | 0,56 | |
| | 72 ч. | 63,01±0,52 | 69,34±0,92 | 35,12±0,95 | 0,64±0,01 | 0,53±0,006 | 1,3±0,02 | 241,61±10,64 | 210,9±4,52 | 0,66 | |
| Дуб | св. лист | 32,49±0,39 | 83,48±1,6 | 72,24±0,66 | 1,5±0,03 | 0,89±0,04 | 2,3±0,7 | 287,13±10,63 | 235,22±4,21 | 0,45 | |
| | Лунка серебристая | | | | | | | | | | |
| | 24 ч. | 29,81±0,42 | 89,73±0,45 | 83,0±0,5 | 1,89±0,005 | 1,09±0,01 | 2,5±0,03 | 325,84±2,28 | 271,4±1,3 | 0,43 | |
| | 48 ч. | 31,36±0,37 | 86,18±0,21 | 79,31±0,71 | 1,42±0,04 | 0,91±0,04 | 2,3±0,02 | 309,16±3,7 | 238,8±4,45 | 0,48 | |
| Берёза | св. лист | 39,65±0,26 | 71,71±0,24 | 60,03±0,25 | 1,21±0,01 | 0,71±0,01 | 2,1±0,02 | 221,4±6,3 | 181,13±3,6 | 0,5 | |
| | 24 ч. | 36,74±0,77 | 79,24±0,44 | 76,98±0,36 | 1,44±0,09 | 0,92±0,01 | 2,3±0,01 | 238,0±8,8 | 210,21±1,32 | 0,48 | |
| | 48 ч. | 38,21±0,81 | 73,62±0,55 | 70,19±0,3 | 1,29±0,05 | 0,81±0,03 | 1,8±0,001 | 219,44±2,2 | 190,32±1,03 | 0,5 | |
| | 72 ч. | 43,12±0,23 | 60,27±0,85 | 47,81±0,31 | 0,75±0,001 | 0,58±0,02 | 1,4±0,004 | 185,6±2,73 | 160,41±3,41 | 0,65 | |

Особенно четко проявляется изменение соотношения числа самок и самцов у непарного шелкопряда, в природных популяциях которого в первые годы вспышки массового размножения половой индекс не превышает 0,5 и только в годы ее затухания он становится равен 0,6-0,7. При этом самцу приходится спариваться с 6-7 самками, что приводит к снижению жизнеспособности яиц и ослаблению физиологического состояния гусениц, а, следовательно, увеличению их смертности (Бенкевич, 1984). Таким образом, приближение полового индекса к значению 0,5 свидетельствует об оптимальных условиях среды обитания, важнейшим из которых является пищевой фактор.

Полученные значения показателей развития листогрызущих чешуекрылых на срезанных ветвях 24-48 часовой выдержки согласуются с данными об усилении белкового, углеводного и липидного обмена у гусениц и куколок данных вариантов кормления (табл. 5).

Обобщая вышесказанное, следует отметить, что сдвиг обменных процессов в организме дубового, непарного шелкопрядов и лунки серебристой в сторону усиления под влиянием специфики химического состава листа кормовых растений, выдержанных в течение 24-48 часов, приводит к увеличению массы тела всех фаз развития, возрастанию плодовитости имаго, изменению полового индекса в благоприятствующую сторону для наращивания численности популяции.

Увеличение срока выдержки листа до 72 часов приводит к резкому падению уровня углеводов и свободных аминокислот, сильно ухудшает водный баланс листа, баланс белка и углеводов, что оказывает отрицательное влияние на уровень содержания белка, углеводов и липидов в организме гусениц и куколок насекомых-фитофагов и угнетающе действует на процессы роста и развития листогрызущих насекомых.

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что ключевыми биологическими показателями, указывающими на степень физиологического ослабления кормового растения, следует считать половой индекс, удельную скорость роста гусениц, фактическую плодовитость и жизнеспособность яиц в кладках.

Эти показатели достигают наиболее оптимальных значений в момент повышения уровня растворимых углеводов и свободных аминокислот в листьях кормовых растений, находящихся в стрессовом состоянии под воздействием каких-либо (климатических, антропогенных и др.) неблагоприятных факторов.

В весенне-летний период 1998-2000 годов в дубовых насаждениях Придвинского заказника наблюдалась вспышка массового размножения совки-лишайницы. О численности вредителя на деревьях вне очага и в очаге можно судить по данным, суммированным в таблице 6.

Таблица 6

Распределение гусениц совки-лишайницы в кроне дуба черешчатого

| Интенсивность очагового состояния | Количество гусениц 1-2 возраста на 100 побегов | |
|--|--|---------------------|
| | нижняя часть кроны | верхняя часть кроны |
| в очаге (окрестности д. Придвинье) | 17,3±0,5 | 23,9±0,7 |
| вне очага (дубовый лес поймы р. Шевинка) | 1,6±0,05 | 0,5±0,04 |

Почвенные и климатические условия для произрастания дубов в очаге и вне его однотипные, учет гусениц проводился на 20 деревьях одного возраста. Характер распределения гусениц по частям кроны указывает на высокую интенсивность «очагового состояния» дубовых насаждений, которое по классификации А.С. Рожкова (1965) относится к первичному очагу. Для первичного очага характерно более или менее равномерное распределение гусениц в кроне. Когда величина очагового состояния уменьшается или очаг не развивается, гусеницы чешуекрылых-филлофагов сосредотачиваются на нижних частях кроны, где они лучше выживают (Максимов, 1998). Данные о биологических показателях роста и развития совки-лишайницы на деревьях очагового состояния и вне очага приведены в таблице 7. Исходя из данных таблицы 7, можно констатировать, что популяция совки-лишайницы находится в особом гетерозиготном состоянии, наблюдающемся в очагах грызущих филлофагов (Рожков, 1965; Руднев, 1969; Викторов, 1971; Радкевич, 1980; Бенкевич, 1984). Такое очаговое состояние совки-лишайницы, согласно трофической теории динамики численности хвое-листогрызущих вредителей, индуцируется, в первую очередь, особым физиологическим состоянием кормового растения, которое обеспечивает повышенную выживаемость личинок насекомых. Проведенный нами анализ биохимического состава листа дуба черешчатого, произрастающего в очаге и вне его (табл. 8), показал, что трофические свойства растения из первичного очага совки-лишайницы во многом сходны с показателями физиологического состояния дуба черешчатого при его экспериментальном ослаблении путем выдержки в течение 24 часов (см. данные табл. 2).

Таблица 7

Биологические показатели организма совки-лишайницы в очаге ее массового размножения

| Показатели | в очаге | вне очага |
|--|---------|-----------|
| масса гусениц V возраста, мг | 285,1 | 213,6 |
| продолжительность развития гусениц, сут. | 48,5 | 57,3 |
| выживаемость гусениц, % | 69,1 | 34,2 |
| масса куколки, самец самка | 1,47 | 1,12 |
| | 2,28 | 1,46 |
| Половой индекс | 0,5 | 0,43 |

Таблица 8

Биохимические особенности кормового растения совки-лишайницы в очаге ее массового размножения

| Показатели, % к сухой массе | «здоровое дерево» | «ослабленное дерево» |
|-----------------------------|-------------------|----------------------|
| | вне очага | из очага |
| Вода | 62,3±2,12 | 60,5±1,60 |
| сухое вещество | 37,7±0,95 | 39,5±1,11 |
| растворимые углеводы | 13,1±0,15 | 16,9±0,09 |
| общий азот | 3,2±0,03 | 3,0±0,01 |
| белковый азот | 2,5±0,02 | 2,7±0,001 |
| свободные аминокислоты | 8,6±0,33 | 15,3±0,05 |
| Жиры | 3,9±0,001 | 5,4±0,001 |
| Зола | 4,1±0,02 | 5,7±0,06 |

Таким образом, очаговое состояние дуба черешчатого характеризуется лучшими питательными качествами, которые обеспечивают повышенную выживаемость, большую скорость развития и ускорение темпов накопления зоомассы гусеницами совки-лишайницы. Сходство показателей биохимического состава дуба черешчатого из очага массового размножения совки-лишайницы с показателями физиологического состояния его срезанных ветвей при 24-часовой выдержке указывает на то, что выкормка гусениц листогрызущих насекомых на срезанных ветвях различных сроков хранения может служить моделью для изучения процессов возникающих в растениях при воздействии неблагоприятных факторов.

В заключение сделаем некоторые выводы.

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 баланса по сравнению с контролем.

Питание гусениц китайского дубового шелкопряда, непарного шелкопряда, а также лунки серебристой листом 24-48-часовой выдержки приводит к усилению процессов накопления белков, углеводов и липидов, что влечет за собой увеличение массы гусениц, куколок, яиц, ведет к повышению жизнеспособности и плодовитости, то есть к возрастанию численности насекомых-фитофагов при питании листом вышеуказанного химического состава.

Сходство показателей физиологического состояния дуба черешчатого из первичного очага массового размножения совки-лишайницы с показателями физиологического состояния его срезанных ветвей при 24-часовой выдержке указывает на то, что выкормка гусениц листогрызущих насекомых на срезанных ветвях различных сроков хранения может служить моделью для изучения процессов возникновения «очагового состояния» кормовых растений.

Использование выдержанных срезанных ветвей кормовых растений насекомых-вредителей для их выращивания в экспериментальных условиях может служить моделью как для выявления биохимических изменений, происходящих при физиологическом ослаблении растений, так и для изучения влияния данных изменений на ход процессов роста и развития насекомых-фитофагов. Ключевыми биологическими показателями состояния насекомых, тестирующими степень физиологического ослабления кормовых растений, можно считать половой индекс, удельную скорость роста, фактическую плодовитость, концентрацию белков и углеводов в гемолимфе гусениц, жизнеспособность яиц.

Л и т е р а т у р а

1. *Амирханова С.Н.* Исследование очагов вредителей леса в Башкирии. Уфа, 1962. – 81 с.
2. *Андрианова Н.С.* Влияние качества корма на рост гусениц дубового шелкопряда // Культура дубового шелкопряда в СССР. М., 1948. С. 64-90.

3. **Бенкевич В.И.** Массовые появления непарного шелкопряда на Европейской части СССР. М., 1984. – 142 с.
4. **Викторов Г.А.** Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых // Зоол.ж. Т. 50. Вып. 3. 1971. С. 361-372.
5. **Галушко А.М.** Химический состав листьев бука, используемого в качестве корма дубового шелкопряда в условиях Карпат // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1965. 14 с.
6. **Гримальский В.И.** Устойчивость древесных насаждений к хвое-листогрызущим вредителям в связи с трофической теорией динамики численности насекомых // Зоол.ж. Т. 53. Вып. 2. 1974. С. 189-198.
7. **Демяновский С.Я., Рождественская В.А.** Некоторые итоги работы по изучению биохимии и физиологии тутового шелкопряда / Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та. Т. 140. Вып. 3. 1958. С. 3-54.
7. **Денисова С.И.** Некоторые аспекты адаптации китайского дубового шелкопряда к питанию березой бородавчатой // Журнал общей биологии. Т. 45. Вып. 1. 1984. С. 115-123.
8. **Денисова С.И.** Особенности биологии малого ночного павлиньего глаза на севере Беларуси // Веснік ВГУ. Віцебск, 1996. С. 45.
9. **Денисова С.И., Михневич Г.С.** Изменение процессов белкового и углеводного обменов китайского дубового шелкопряда при смене кормового растения // Известия АН БССР. Серия биол. наук. 1989, №1.
10. **Денисова С.И., Роменко Т.М.** Особенности роста китайского дубового шелкопряда в зависимости от физиологического состояния кормовых растений. – В сб.: Чтения памяти профессора В.В.Станчинского. Смоленск, 2000. С. 161-164.
11. **Драховская М.** Прогноз в защите растений. М., 1962. 158 с.
12. **Колтунов Е.В.** Проблемы популяционной экологии насекомых-фитофагов, образующих периодические крупномасштабные вспышки на Урале // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997. С. 134-137.
13. **Крайвис А.Ф.** Электроаналитические методы // Инструментальные методы анализа функциональных групп органических соединений. М., 1974. С. 224-226.
14. **Максимов С.А.** Механизм массовых размножений шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) и непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на Урале // Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Екатеринбург, 1998. – 23 с.
15. **Петров К.П.** Практикум по биохимии пищевого растительного сырья. М., 1965. 330 с.
16. **Радкевич В.А.** Экологические особенности развития насекомых-фитофагов в зависимости от физиологического состояния кормовых растений // Труды XIII Международного энтомологического конгресса. Т. 1. М., 1971. С. 546-547.
17. **Радкевич В.А.** Экология листогрызущих насекомых. Мн., 1980. – 239 с.
18. **Радкевич В.А.** Связи листогрызущих чешуекрылых с кормовыми растениями как межвидовые взаимоотношения в системе паразит-хозяин // Тезисы докладов III Всесоюзной конференции зоологов педвузов. 1984. С. 309-310.

19. **Радкевич В.А., Роменко Т.М., Денисова С.И.** Скорость развития и продуктивность моновольтинной породы дубового шелкопряда на растениях различного физиологического состояния // Вестн АН БССР. Мн., 1981. С. 127-130.
20. **Радкевич В.А., Роменко Т.М., Денисова С.И., Соболев З.Н.** Способ приготовления корма для дубового шелкопряда. Авт.свид. СССР, 1983, кл. А.01.К 67/04, № 1015874, заявл. 27.10.81, № 3349456, опубл. 7 мая 1983 г.
21. **Рожков А.С.** Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. М., 1965. – 20 с.
22. **Руднев Д.Ф.** Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса // Зоологический журнал. 1962, №3. С. 313-329.
23. **Руднев Д.Ф.** Причины массовых размножений вредителей // Защита растений, 1969, №7. С. 42-44.
24. **Самерсов В.Ф., Горювая С.Л.** Влияние минеральных удобрений на насекомых. Мн., 1976. 134 с.
25. **Синицкий Н.Н., Гершензон С.М., Ситько П.О., Карлаш Е.В.** Разведение дубового шелкопряда. Киев: изд-во АН УССР, 1971. С. 170.
26. **Филиппович Ю.Б., Егорова Т.А., Севастьянова Г.А.** Практикум по общей биохимии. М., 1985. – 318 с.
27. **Ханисламов М.Г.** Изреживание популяций массовых листогрызущих вредителей посредством трофической недостаточности / Защита горных лесов от вредителей и болезней. Ереван, 1965. С. 113-116.
26. **Шилов И.А.** Физиологическая экология животных. М., 1985. – 328 с.
27. **Шмальгаузен И.И.** Определение основных понятий и методика исследования роста. Рост животных. М.-Л., 1935. С. 8-60.
28. **Якушкина Н.И.** Физиология растений. М., 1993. С. 90-93.
29. **Bayreuth.** Der Wirtsbaum als Nahrung für phytophage Insekten: Vortr Entomologentag. // Schopf Entomol. 1997. V.11. N6. P. 633-638.
30. **Jang Juelong, Stamp Nancy E.** Simultaneous effects of nighttime temperature and an allelochemical on performance of an insect herbivore // Oecologia. 1995. V.104, N.2. P. 225-233.
31. **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. // Entomol. exp. et. appl. 1978. V.24, N3. P. 694-710.
32. **Sinohara H.** Carbohydrate content of various silk fibroins // Insect Biochem., 1977, N3. P. 3-4.
33. **Stadler Bernhard.** The effect of plan guality and temperature on the fitness of *Cinara pruinosa* (Sternorrhyncha: Lachnidae) on Norway spruce // Eur. J. Entomol. 1998. V.95. N.3. P. 351-358.
34. **Thompson S.N.** The effects of dietary carbohydrate on larval development and lipogenesis in the parasite, *Exeristes roborator* (Fabricius) (Hymenoptera: Ichneumonidae) // J. Parasitol. 1979. V.65, N.6. P. 849-854.