

**СВЯЗЬ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РАЗВИТИЯ И ПИТАНИЯ ГУСЕНИЦ
НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (*Lymantria dispar* L.)
С РАЗНОЙ ДЛИТЕЛЬНОСТЬЮ РЕАКТИВАЦИИ ПОСЛЕ ДИАПАУЗЫ**

**THE RELATION OF SOME DEVELOPMENT AND NUTRITION INDICES
OF GYPSY MOTH (*LYMANTRIA DISPAR* L.)
LARVAE WITH DIFFERENT REACTIVATION DURATION AFTER DIAPAUSE**

Ключевые слова: непарный шелкопряд, диапауза, длительность реактивации, гусеницы, продолжительность развития, показатели питания.

Рассмотрено влияние продолжительности периода отрождения гусениц зауральской популяции непарного шелкопряда из кладок на показатели развития и питания. Кладки непарного шелкопряда были собраны в насаждениях, примыкающих непосредственно друг к другу, но с разной степенью дефолиации – 30 и 100%. Для эксперимента взяты гусеницы, отродившиеся из кладок в первый и последний дни. У индивидуально выращенных гусениц фиксировали продолжительность развития, количество возрастов в онтогенезе, рассчитывали показатели питания. Показано, что гусеницы, отродившиеся первыми, характеризуются более длительным развитием, доля особей с дополнительными личиночными возрастами выше, чем у отродившихся в последний день. Установлено, что различия по комплексу показателей между гусеницами, отродившимися из одних кладок с разницей в несколько дней (разной продолжительностью реактивации), более выражены на участке с меньшей дефолиацией насаждения. Различия по изученным показателям между гусеницами с разным периодом реактивации наименее значимы при наибольшей адаптации гусениц к корму. Сделаны выводы о связи суммы температур, которая необходима для прохождения реактивации, с показателями продолжительности развития, количеством возрастов в онтогенезе, эффективности питания. Выдвигается предположение о том, что степень различий определяется уровнем адаптации гусениц к корму.

Keywords: gypsy moth, diapause, duration of reactivation, caterpillars (larvae), duration of development, nutrition indices.

The influence of the duration of the hatching period of gypsy moth larvae of the Trans-Ural populations from egg batches on the indices of development and nutrition is discussed. The egg batches of gypsy moth were collected in the forest stands adjoining directly to each other but with different defoliation level – 30% and 100%. The larvae hatched from egg masses on the first and last days were taken for the experiment. The following was monitored in individually raised larvae: the duration of development, the number of instars in ontogenesis and nutrition indices. It is found that larvae hatched on the first day are characterized by longer development and the percentage of individuals with additional instars is greater than that of the larvae hatched on the last day. It is found that the distinctions by a set of indices between the larvae hatched from one egg mass with the difference in some days (different duration of the reactivation period) are more expressed on the site with smaller degree of defoliation of forest stands. The differences by the studied indices between the larvae with different period of reactivation are least significant at the greatest adaptation of larvae to feed. It is concluded there is the relation of the cumulative temperatures required for the reactivation with the duration of development, number of instars in ontogenesis and nutrition efficiency. It is assumed that the differences between the larvae with different period of reactivation are determined by different degree of larvae adaptation to feed.

Андреева Елена Михайловна, к.б.н., с.н.с., Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург. Тел.: (343) 322-56-41. E-mail: e_m_andreeva@mail.ru.

Andreyeva Yelena Mikhailovna, Cand. Bio. Sci., Botanical Garden, Urals Branch of Rus. Acad. of Sci., Yekaterinburg. Ph.: (343) 322-56-41. E-mail: e_m_andreeva@mail.ru.

Для непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. характерна позднеэмбриональная диапауза, которая протекает на стадии яйца с развитым эмбрионом. Известно, что для нормального прохождения диапаузы у этого вида необходимо получение эмбрионами определенной суммы температур до наступления холодов и после начала теплого периода. При этом сумма тепла для весенне-

го развития составляет одну четвертую – одну пятую часть от общего ее объема [1]. Было показано что, после того, как кладки поместили в тепло, сумма температур, необходимая для завершения развития эмбрионов, может варьировать как между кладками, так и в пределах одной кладки. С наступлением весны вариabельность суммы температур и числа дней, необходимых для

завершения развития эмбрионов, становится минимальной [2].

Продолжительность реактивации после диапаузы у непарного шелкопряда может определяться разными факторами, например, фазой градационного цикла [3] или популяционными характеристиками [4].

В зауральской популяции непарного шелкопряда отрождение гусениц после диапаузы из кладок, собранных осенью 2007 г., проходило в течение пяти дней, а между гусеницами, отродившимися в первые и последние два дня, отмечались различия, в частности по степени проявления эффекта группы [5].

Для кладок 2009 г. также был отмечен растянутый период отрождения гусениц, который составлял около 5 дней. Ранее нами уже была предпринята попытка исследования различных показателей у гусениц непарного шелкопряда с длинным и коротким периодом реактивации гусениц после диапаузы [6]. Тогда были изучены гусеницы, выращенные из кладок, собранных в насаждении со 100%-ного древостоя. Рассмотрим гусениц из насаждения с 30%-ной дефолиацией древостоя и проведем сравнение между этими вариантами. Таким образом, цель работы – изучение влияния суммы эффективных температур, необходимых для реактивации после диапаузы на показатели роста и питания гусениц непарного шелкопряда.

Объекты и методы

Объектом исследования была зауральская популяция непарного шелкопряда (кормовая порода – береза повислая, *Betula pendula* Roth). Кладки непарного шелкопряда были собраны в Покровском мастерском участке Каменск-Уральского участкового лесничества Свердловской области (45-й квартал) осенью 2009 г. В.И. Пономаревым (Ботанический сад

УрО РАН) на двух участках одного насаждения, разделенных противопожарной полосой, которые в 2009 г. были дефолиированы с разной степенью (первый – 30%, второй – 100%).

Процесс окукливания на обоих участках в 2009 г. начался одновременно. На участке с высокой дефолиацией, возможно из-за перегрева, выжили только мелкие куколки-самки (крупные погибли), вышедшие из них самки отложили очень мелкие кладки, на соседнем участке выжили все куколки. Кроме этого оба участка были пройдены пожаром в 2006 г., а участок с низкой дефолиацией – еще и в 2009 г. В лабораторных условиях было проведено выращивание гусениц из этих кладок. Перед выращиванием кладки перемешивали, отбор яиц проводился случайным способом. Для экспериментов были взяты гусеницы, которые после помещения кладок в термостат (27°C, влажность 60%) отродились в первый день (короткий период реактивации после диапаузы) и в последний (длинный период реактивации), т.е. необходимая сумма температур для отрождения была 80°C и 130°C соответственно. Гусеницы содержались индивидуально, питались искусственной питательной средой (ИПС) [7]. У изучаемых гусениц учитывали продолжительность фазы, количество личиночных возрастов, пол (по куколке). Рассчитывали следующие показатели питания: коэффициент утилизации корма (КУ), эффективность использования потребленного (ЭИП) и утилизированного корма на рост тела гусениц (ЭИУ), скорость потребления корма (СПК) [8].

Результаты и их обсуждение

Известно, что количество личиночных возрастов в онтогенезе непарного шелкопряда может варьировать. На участке со 100%-ной дефолиацией доля гусениц с дополнительными возрастными в онтогенезе среди отродившихся в первый день была выше, чем в у отродившихся в последний день. В этом варианте у самок были отмечены даже особи с 8 ЛВ (табл. 1). При 30%-ной дефолиации отмечены такие же закономерности, только различия между отродившимися первыми и последними гусеницами были более выражены.

Таблица 1

Соотношение гусениц с разным числом возрастов в онтогенезе, %, в рассматриваемых вариантах эксперимента

Показатели		Доля гусениц с разным числом возрастов, %					
Участок с дефолиацией	По времени отрождения	самцы			самки		
		5 ЛВ	6 ЛВ	7 ЛВ	6 ЛВ	7 ЛВ	8 ЛВ
100%	Первые	6,9	82,8	10,3	25,0	70,0	5,0
	Последние	27,3	63,6	9,1	70,6	29,4	-
30%	Первые	7,1	71,4	21,4	28,9	71,1	-
	Последние	63,2	31,6	5,3	83,3	16,7	-

Трофические показатели и продолжительность фазы гусениц, сут., при разной длительности реактивации после диапаузы

Показатели		Самцы		Самки	
Период	Реактивации	короткий n = 29	длинный n = 17	короткий n = 28	длинный n = 18
Продолжительность фазы гусеницы	Дефолиация 100%	42,0±1,2a	36,0±1,0b	48,6±0,8a	41,4±1,5b
	30%	45,4±1,2a	35,4±1,4b	49,7±0,8a	39,9±1,5b
Дефолиация 100%	КУ	60,7±2,3a	51,3±2,4b	49,4±1,7	49,0±2,3
	ЭИП	8,0±0,4a	11,2±0,8b	9,0±0,3a	10,5±0,5b
	ЭИУ	13,3±1,4a	21,9±3,2b	18,1±0,9	21,4±1,9
	СПК	21,0±1,4	16,6±2,1	21,3±0,8	18,5±1,5
Дефолиация 30%	КУ	51,5±1,6a	45,8±1,6b	51,7±1,6a	45,3±2,4b
	ЭИП	9,2±0,7a	11,1±0,5b	8,5±0,3a	11,2±0,5b
	ЭИУ	17,8±1,3a	24,3±1,5b	16,5±1,3a	24,7±2,0b
	СПК	20,5±0,9	19,0±0,6	19,5±0,8	20,4±1,0

Примечание. Статистическую достоверность различий проверяли с помощью t-критерия Стьюдента. Достоверные различия (P<0.05) внутри одного пола между гусеницами с разным периодом реактивации обозначены разными буквами.

Продолжительность развития была достоверно более длительной у гусениц с коротким периодом реактивации (табл. 2). Но различия между отродившимися первыми и последними были более значимо выражены на участке с меньшей дефолиацией. Здесь разница между вариантами в средней продолжительности достигала 10 дней, при 100%-ной дефолиации – около шести, т.е. в обоих вариантах различия превышали то количество дней, в течение которых проходило отрождение гусениц.

Были рассмотрены трофические показатели гусениц: коэффициент утилизации корма, эффективность использования потребленного и утилизированного корма на рост тела гусениц, скорость потребления корма. Учитывая, что гусеницы наиболее чувствительны к корму в младших возрастах и в этот период происходит адаптация к корму, рассмотрели показатели питания в 4-м возрасте. На участке со 100%-ной дефолиацией у гусениц самцов, отродившихся последними, при значительно более низкой скорости потребления корма эффективность питания оказывается достоверно выше. КУ у первых гусениц достоверно выше. Кроме этого они в среднем имеют более высокий прирост за возраст и больше потребляют корма. Показатели питания у самок практически не различаются.

На участке с низкой дефолиацией показатели питания сходны у обоих полов. В первую очередь отмечаем более высокое значение утилизации корма у гусениц с коротким периодом реактивации. Эффектив-

ность использования корма на рост, наоборот, выше у гусениц, отродившихся последними. Вновь наблюдаем более значимые различия по показателям питания у гусениц, выращенных из участка с низкой дефолиацией. Эти же закономерности были отмечены и для приростов и массы потребленного корма [6].

Показана различная реакция гусениц из участка с высокой дефолиацией (где вследствие перегрева из-за высокой инсоляции наблюдалась массовая гибель куколок) и небольшой дефолиацией на тепловой стресс на физиологическом уровне. В частности, у гусениц 3-го возраста, выращенных на стандартной ИПС из кладок, собранных в районе 30%-ной дефолиации, активизировалась ДОФА-оксидаза, и усилился синтез ацетилхолинэстеразы, тогда как у гусениц из кладок, собранных в районе 100%-ной дефолиации, активность этих ферментов от начального уровня почти не различалась [9].

Таким образом, результаты экспериментов свидетельствуют о том, что наблюдаются различия по комплексу показателей роста, развития и питания у гусениц с разной продолжительностью реактивации после диапаузы. Эти различия более выражены на участке с меньшей дефолиацией насаждения в природных условиях.

Вероятно, одной из причин различий исследуемых показателей как между гусеницами с разной продолжительностью реактивации, так и между гусеницами с участков с разной дефолиацией 30 и 100% может быть разная степень адаптированности гусениц к

корму. Ранее было показано, что при выращивании в группе гусеницы из участка со 100%-ной дефолиацией проявили большую степень адаптированности к питательной среде [9]. Соответственно, чем менее адаптирована гусеница к корму, тем больше энергии она вынуждена расходовать на адаптацию, необходимую для успешного развития, как следствие этого – различная потребность гусениц в экзогенных активаторах свободно-радикальных процессов. Это предположение подтверждают и лабораторные эксперименты, в которых гусеницы питались средой с добавлением ионов железа (последние являются одним из активаторов свободно-радикальных процессов) [9]. В целом добавление в среду ионов железа значительно улучшило показатели развития гусениц. При 30%-ной дефолиации по исследуемым показателям не наблюдалось различий между первыми и последними отродившимися гусеницами. При 100%-ной дефолиации отмечается не достоверное, но все-таки улучшение развития гусениц с коротким периодом реактивации после диапаузы [6].

На основании проведенных экспериментов, мы можем предположить следующее. Во-первых, существует зависимость между суммой температур, необходимых для реактивации гусениц, и их физиологической, в том числе ферментативной, активностью. Во-вторых, различия по комплексу показателей между гусеницами с разным периодом реактивации наименее значимы при наибольшей адаптации к корму.

Выводы

Существуют различия по комплексу показателей между гусеницами, отродившимися из одних кладок с разницей в несколько дней (разной продолжительностью реактивации), эти различия более выражены на участке с меньшей дефолиацией насаждения.

Полученные результаты дают нам возможность говорить о том, что при растянутом периоде реактивации после диапаузы преимущество в дальнейшем развитии получают те гусеницы, пищевые потребности которых на момент отрождения наиболее совпадают с состоянием кормового субстрата, т.е. те особи, которые характеризуются большей адаптацией к корму.

Представленные результаты были получены в ходе экспериментов, проведенных во время вспышки массового размножения зауральской популяции непарного шелкопряда и в определенных сложившихся гидротермических и эдафических условиях. Будут ли сохраняться различия в зависимости от суммы эффективных температур, полу-

ченных гусеницами после диапаузы в другие фазы градационного цикла, при более благоприятных гидротермических условиях развития гусениц и т.д. – вопрос открытый и требующий дальнейших исследований. Однако полученные результаты свидетельствуют о том, что длительность реактивации – это фактор, который необходимо учитывать при планировании экспериментов в популяционных исследованиях непарного шелкопряда.

Библиографический список

1. Кожанчиков И.В. Фауна СССР. – М.: АН СССР, 1950. – Т. 12. – 582 с.
2. Бенкевич В.И. Массовые появления непарного шелкопряда в европейской части СССР. – М.: Наука, 1984. – 142 с.
3. Hunter A. Gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) population sizes and the window of opportunity in spring // Diapause and gypsy moth management: status, applications, and research // Report NE-193. – 1991. – P. 41-54.
4. Пантюхов Г.А. Влияние положительных температур на различные географические популяции златогузки *Euproctis chrysorrhoea* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) // Этомол. обозрение. – 1962. – Вып. 2. – С. 274-284.
5. Пономарев В.И., Шаталин Н.В., Стрельская Т.М. Влияние ионов железа (Fe^{+3}) при добавлении в корм на проявление эффекта группы у гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТА, 2009. – Вып. 187. – С. 249-258.
6. Андреева Е.М. Показатели роста, развития и питания у гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в зависимости от суммы эффективных температур, необходимой для реактивации после диапаузы // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТА, 2011. – Вып. 196. – С. 4-11.
7. Ильиных А.В. Оптимизированная искусственная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) // Биотехнология. – 1996. – № 7. – С. 42-43.
8. Waldbauer G.P. The consumption and utilization of food by insects // Adv. Insect Physiol. – 1968. – V. 5. – P. 229-288.
9. Клобуков Г.И., Пономарев В.И., Беньковская Г.В. Влияние теплового стресса на биохимические и онтогенетические показатели непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) // Энтомологические исследования в Северной Азии: матер. VIII Межрегион. совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных учёных (4-7 октября 2010 г.). – Новосибирск, 2010. – С. 271-273.

References

1. Kozhanchikov I.V. Fauna SSSR. – М.: AN SSSR, 1950. – Т. 12. – 582 s.
2. Benkevich V.I. Massovye poyavleniya neparnogo shelkopryada v evropeiskoi chasti SSSR. – М.: Nauka, 1984. – 142 s.
3. Hunter A. Gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) population sizes and the window of opportunity in spring // Diapause and gypsy moth management: status, applications, and research // Report NE-193. – 1991. – P. 41-54.
4. Pantyukhov G.A. Vliyanie polozhitel'nykh temperatur na razlichnye geograficheskie populyatsii zlatoguzki *Euproctis chryorrhoea* L. i neparnogo shelkopryada *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) // Entomol. obozrenie. – 1962. – Vyp. 2. – S. 274-284.
5. Ponomarev V.I., Shatalin N.V., Strel'skaya T.M. Vliyanie ionov zheleza (Fe+3) pri dobavlenii v korm na proyavlenie efekta gruppy u gusenits neparnogo shelkopryada (*Lymantria dispar* L.) // Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii. – SPb.: SPbGLTA, 2009. – Vyp. 187. – S. 249-258.
6. Andreeva E.M. Pokazateli rosta, razvitiya i pitaniya u gusenits neparnogo shelkopryada *Lymantria dispar* (L.) v zavisimosti ot summy effektivnykh temperatur, neobkhodimoi dlya reaktivatsii posle diapauzy // Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii. – SPb.: SPbGLTA, 2011. – Vyp. 196. – S. 4-11.
7. Il'nykh A.V. Optimizirovannaya iskusstvennaya sreda dlya kul'tivirovaniya neparnogo shelkopryada (*Ocneria dispar* L.) // Biotekhnologiya. – 1996. – № 7. – S. 42-43.
8. Waldbauer G.P. The consumption and utilization of food by insects // Adv. Insect Physiol. – 1968. – V. 5. – P. 229-288.
9. Klobukov G.I., Ponomarev V.I., Ben'kovskaya G.V. Vliyanie teplovogo stressa na biokhimicheskie i ontogeneticheskie pokazateli neparnogo shelkopryada (*Lymantria dispar* L.) // Entomologicheskie issledovaniya v Severnoi Azii. Mater. VIII Mezhtsebnogo soveshchaniya entomologov Sibiri i Dal'nego Vostoka s uchastiem zarubezhnykh uchenykh. 4-7 oktyabrya 2010 g. – Novosibirsk, 2010. – S. 271-273.

