

УДК 595.787:591.5(477.7)

Н. М. Деревянко

## ОСОБЕННОСТИ ВЕСЕННЕГО РАЗВИТИЯ ЯИЦ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА КАК ФАКТОР ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ ЕГО ПОПУЛЯЦИИ В УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПРИДНЕПРОВЬЯ

Большинство популяций насекомых состоит из ряда рас, приуроченных к питанию определенными кормовыми растениями (Кожанчиков, 1946; Эдельман, 1953, 1954; Колыбин и др., 1969). Это относится и к непарному шелкопряду, который питается более чем на 470 видах растений, причем одни и те же растения в разных местах могут быть как предпочитаемыми, так и непредпочитаемыми (Кожанчиков, 1950; Руднев, 1952; Бенкевич, 1953; Эдельман, 1953, 1954; Leonard, 1970). При этом с одной стороны местные условия определяют предпочтение отдаваемое непарным шелкопрядом тому или иному кормовому растению (Bess, 1947). С другой стороны, физиологическое состояние непарного шелкопряда неодинаковое в насаждениях с различными породным составом (Эдельман, 1954; Ханисламов и др., 1962; Колыбин и др., 1969). В этой связи специфичность корма и его предпочитаемость являются, по-видимому не видовыми, а популяционными признаками (как растения, так и насекомого), адаптивно выработанными в условиях конкретного биоценоза (Рафес, 1968).

В Нижнем Приднестровье непарный шелкопряд на различных участках придерживается, в основном, нескольких пород: ивы (плавневые леса), дуба (колки Черноморского заповедника) и белой акации (Голопристанский и Збурьевский лесхозы). Причем локальные вспышки его массового размножения, в том числе и на акациевых посадках, достигают угрожающих размеров, тогда как в других районах акация считается для него неблагоприятным кормом (Shedl, 1936; Чугунин, 1958; Амирханова, 1962). Различие обусловлено тем, что популяции непарного шелкопряда в каждом из очагов отличаются некоторыми экологическими и физиологическими особенностями и цикл их развития соответствует сезонному циклу (распускание листьев) предпочитаемых кормовых растений (Колыбин и др., 1969). При этом выход гусениц довольно точно совпадает с началом распускания почек на этих породах; сперва на иве, спустя 5—7 дней на дубе и лишь через 10—12 дней на акациевых посадках.

Отрождение гусениц непарного шелкопряда к моменту распускания листьев предпочитаемого кормового растения обеспечивает наиболее благоприятный кормовой режим для гусениц младших возрастов, повышает их выживаемость и общее физиологическое состояние (Эдельман, 1954; Колыбин и др., 1969; Колыбин, 1976). В связи с этим нами были проведены исследования, дающие возможность проследить за некоторыми особенностями белкового обмена в яйцах непарного шелкопряда постдиапаузного развития (весенний период), полученных от особей, питавшихся ивой, дубом и акацией.

**Материалы и методы.** Исследования проводились на популяциях непарного шелкопряда в Нижнем Приднестровье (1976—1978) из ивовых лесов (урочища Солониха и Калиново-Радьково), дубовых колков в Черноморском заповеднике, из насаждений белой акации в Голопристанском и Збурьевском лесхозах. Яйцекладки собирали ранней весной. С целью исключения дальнейшего влияния микроклиматических условий

мест обитания три группы кладок содержали в одинаковых условиях на протяжении всего опыта вплоть до полного отрождения гусениц.

Изучение динамики фракционного состава растворимых белков постдиапаузного развития яиц проводили методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле в модификации Филипповича и Щеголевой (1967) для насекомых.

Электрофорез растворимых белков в яйцах проводили через каждые три дня до начала отрождения гусениц. 40 яиц из каждой группы кладок гомогенизировали с 0,5 мл трис-глицинового буфера рН 8,3. Полученный гомогенат центрифугировали в течение 20 мин. при 6 тыс. об/мин. В надосадочной жидкости определяли количество белка по Лоури (Lowry, 1951). 0,02 мл надосадочной жидкости, содержащей до 200 мг белка (разбавляли 40%-ным раствором сахарозы), наносили на гелевые колонки. Биологических повторностей — 3, аналитических — 2.

В качестве носителя использовали колонки с 7,5%-ным полиакриламидным гелем высотой 70, диаметром 6 мм. В один блок помещали 12 колонок. Электрофорез вели в трис-глициновом буфере рН 8,3 при температуре  $+4^{\circ}\text{C}$ , силе тока 2 мА на колонку в течение первых 20 мин, и 4 мА в последующее время на колонку.

Белковые фракции после проведения электрофореза окрашивали непосредственно на колонках 0,1%-ным раствором амидочерного 10 Б в 0,7%-ной уксусной кислоте в течение 20 мин. Избыток красителя отмывали смесью этанола, воды и уксусной кислоты в соотношении 10 : 30 : 1.

Денситометрию белковых фракций проводили на денситометре с регистрирующим устройством, изготовленным нами на базе ФЭК-56М. Денситограммы характеризовали по количеству белковых фракций, их относительной электрофоретической подвижности (ОЭП) и интенсивности окраски отдельных белковых фракций.

**Результаты и обсуждение.** Несмотря на идентичные условия постдиапаузного развития, отрождение гусениц из яйцекладок от особей, питавшихся на иве, дубе и акации проходило через 10, 15 и 22 дня соответственно при различных суммах эффективных температур, которые сходны с таковыми начала распускания почек кормового растения.

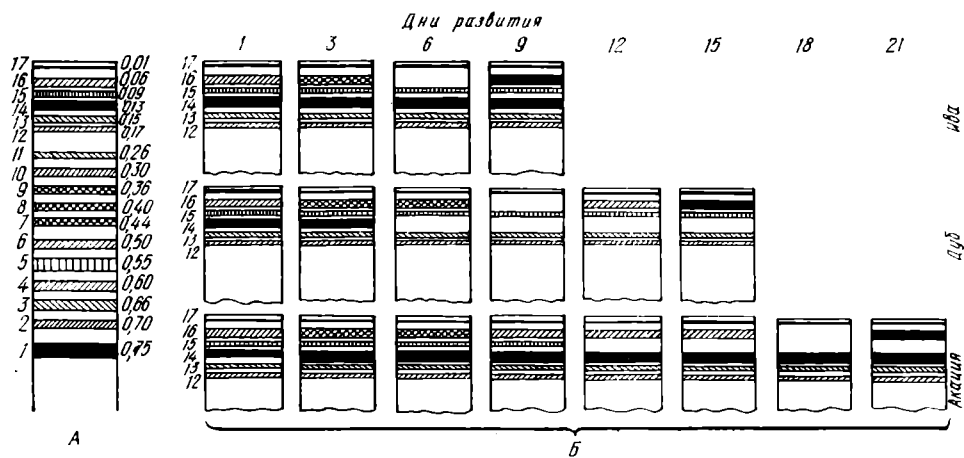
На электрофореграммах растворимых белков яиц из яйцекладок трех исследованных микропопуляций отмечена общность белковых спектров. Всего выявлено 17 белковых фракций, которые по их расположению на гелевых колонках можно разделить условно на три группы: белки с высокой ОЭП от 0,75 до 0,60, со средней ОЭП 0,44—0,26 и белки с низкой ОЭП от 0,15 до 0,01.

В ходе постдиапаузного развития яиц в условиях опыта при проведении электрофореза на 3-й, 6-й, 9-й и последующие дни вплоть до начала отрождения гусениц обнаружили изменчивость белкового спектра как по количеству белковых фракций, так и по концентрации. О последней судили по изменению интенсивности окраски отдельных белковых фракций (рисунок).

Электрофорез белков, проведенный в первый день пребывания яйцекладок в идентичных условиях, показал, что в спектрах белков яиц всех исследованных микропопуляций из 17 выявленных фракций наибольшему варьированию подвергается концентрация белка во фракции 15 (ОЭП 0,11).

На третий день развития выявили увеличение концентрации белка во фракции 16 (ОЭП 0,09) в гомогенате яиц из кладок, собранных на иве; в спектрах яиц из кладок на дубе наблюдали снижение количества белка во фракции 15 с одновременным повышением его во фракции 16;

на электрофореграммах, полученных из яиц, собранных на акации, обнаружили увеличение концентрации белка в двух фракциях — 14 и 16, причем в последней концентрация белка совпала с таковой, полученной из гомогената яиц, собранных на дубе.



Динамика растворимых белков яиц непарного шелкопряда трех микропопуляций в постдилаузный период развития:

А — общая схема расположения белковых фракций яиц непарного шелкопряда; Б — схема динамики белкового спектра яиц в постдилаузный период развития.

При сравнении электрофореграмм, полученных на 6-й день опыта, нашли в яйцах из кладок, собранных на иве, выпадение фракции 16 (ОЭП 0,15) и значительное увеличение концентрации белка в 15-й фракции; в яйцах из кладок на дубе выпадение фракции 14; тогда как в яйцах, собранных в акациевых посадках, все три вышеназванные фракции присутствовали в значительной концентрации.

На 9-й день опыта из кладок, собранных на иве, начали отрождаться первые гусеницы, массовый выход которых наблюдался на следующий день. Наибольшему изменению в этот день развития во всех группах кладок подвергается концентрация белка во фракции 16: она вновь появляется в спектре белков ивовой микропопуляции, ее концентрация снижается в спектре белков яиц из кладок, собранных на акации, и полностью выпадает в спектрах белков яиц дубовой микропопуляции.

В спектре белков яиц, собранных на дубе, на 12-й день опыта вновь появляется фракция 16, но в слабой концентрации, а в спектре белков яиц акациевой микропопуляции полностью выпадает фракция 15.

На 15-й день опыта отродились гусеницы из кладок, собранных на дубе. В спектре белков яиц из этих кладок выявили резкое повышение концентрации белка во фракции 16 (подобную картину наблюдали в момент отрождения гусениц из кладок ивовой микропопуляции), в спектрах белков яиц, собранных в акациевых посадках, концентрация белка в названной фракции продолжала снижаться.

В последующие дни опыта в спектре белков яиц, собранных на акации, происходили изменения, аналогичные таковым в спектрах белков яиц ивовой и дубовой микропопуляций в соответствующие сроки до начала отрождения гусениц и связанные, главным образом, с изменением концентрации белка во фракции 16.

Анализ вышеизложенного показывает, что изменения спектра растворимых белков яиц трех исследованных групп кладок имеют общие черты, однако в каждой группе кладок эти изменения происходят в разное время и коррелируют со сроками отрождения гусениц. Это дает основание полагать, что в процессе тканевой дифференциации и органогенеза на завершающей стадии постдиапаузного развития принимают участие отдельные белки (фракции 14, 15 и 16 локализованные в зоне с низкой ОЭП), биохимические функции которых в значительной степени определяются действием суммы эффективных температур. При этом необходимо отметить, что несмотря на то, что кладки непарного шелкопряда, собранные на иве, дубе и акации, содержались в идентичных условиях в период постдиапаузного развития, биосинтез отдельных белков в яйцах этих групп кладок протекает по разному, т. е. на их синтез каждой группе кладок требовалась различная сумма эффективных температур. Следовательно, адаптивный процесс идет не только по пути изменения пороговой суммы эффективных температур, необходимых для отрождающихся гусениц, но и на более глубоком метаболическом уровне, затрагивающем белковый обмен. При этом сумма эффективных температур регулирует как интенсивность биохимических процессов синтеза белков, обеспечивающих завершение развития всех систем органов будущей гусеницы, так и начало распускания почек предпочитаемого кормового растения. Вместе с тем процессы биосинтеза белков контролируются генетически. Следовательно, в каждой микропопуляции выработался определенный генотип особей, сроки отрождения которых обеспечивают оптимальный кормовой режим гусеницам младших возрастов на предпочитаемых кормовых породах с различными сроками распускания почек.

Итак, можно сделать вывод, что время отрождения гусениц не просто функция температуры, как указывает Ильинский (1959), а глубоко адаптивный, генетически контролируемый процесс, выработанный видом в конкретных условиях. Это, на наш взгляд, является одним из важнейших факторов формирования пространственной структуры нижнеднепровской популяции непарного шелкопряда, определяющий ее пластичность.

Эта пространственная структура популяции, основанная на приуроченности отдельных микропопуляций к питанию определенными кормовыми породами, обеспечивает ее высокую жизнеспособность при различных условиях весенне-летнего периода развития.

Так как время отрождения гусениц определяет и сроки развития последующих стадий — личинок, куколок и имаго, то отдельные микропопуляции, по данным В. А. Колыбина и Л. М. Зелинской (1976) и наших наблюдений, в зависимости от фазы градации численности являются почти полностью изолированными друг от друга во времени развития. Такая изоляция отдельных микропопуляций определила внутрипопуляционные механизмы, регулирующие наступление фаз градации численности непарного шелкопряда в этих очагах.

## Выводы

1. В адаптивных процессах приуроченности отрождения гусениц к началу вегетации предпочитаемого кормового растения принимает участие механизм белкового обмена развивающихся яиц, интенсивность обмена которого тесно связана с действием суммы эффективных температур.

2. Адаптация к питанию определенными кормовыми растениями — проявление пластичности популяции, обуславливающий ее пространственную структуру в виде микропопуляций, тождественных кормовым расам — ивовой, дубовой, акациевой. Структура популяции, в свою очередь, играет ведущую роль в процессах динамики численности.

3. Для снижения вредоносности непарного шелкопряда в Нижнем Приднепровье целесообразно проведение мероприятий, направленных на нарушение установившейся структуры популяции путем высадки смешанных, а не характерных для данного района монокультурных лесных посадок и лесополос.

#### SUMMARY

Each food race (micropopulation) of the gypsy moth in the Lower Dnieper area is characterized by its own genotype of individuals. The intensity of protein metabolism in eggs of the postdiapause development in these individuals is affected by a sum of effective temperatures providing both the completeness of the development and birth of caterpillars by the moment of leafing of the preferable food species and the beginning of the latter vegetation.

- Амирханова С. И. Химизм растений и выживаемость непарного шелкопряда.— Тр. науч. конф. по вопр. массовых размножений вредителей леса.— Уфа, 1962.
- Бенкевич В. И. Роль лучистой энергии прямой солнечной радиации в тепловом балансе развивающихся яиц непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.).— Уч. зап./Орехово-Зуевский пед. ин-т, 1955, вып. 1, с. 167—175.
- Ильинский А. И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним.— М.; Л.: Гослесбумиздат, 1959.
- Кожанчиков И. В. Биологические формы ивового листоеда (*Lochmaea carpeae* L.). I. Стациональная дифференциация форм.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1946, 8, вып. 1, с. 7—42.
- Кожанчиков И. В. Особенности зимовки и диапаузы непарного шелкопряда (*Oschia dispar* L.).— ДАН СССР, 1950, 73, вып. 3, с. 605—607.
- Колыбин В. А., Зелинская Л. М. Эколого-физиологические особенности популяций непарного шелкопряда в Нижнем Приднепровье. I. Структура популяции.— Вестн. зоол., 1969, № 3, с. 37—42.
- Колыбин В. А. Роль популяционной структуры и внутривидового гетерозиса в динамике численности непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.).— Зоол. журн., 1976, 55, вып. 6, с. 844—855.
- Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу.— М.: Наука, 1968.— 233 с.
- Руднев Д. Ф. Вплив якості корму на плідність непарного шовкопряда.— Наук. праці Ін-ту ентомол. та фітопатол., 1952, № 3.
- Филиппович Ю. Б., Щеголева Л. И. Исследование растворимых белков тканей тутового шелкопряда методом электрофореза в полиакриламидном геле.— ДАН СССР, 1967, 174, № 1, с. 240—242.
- Ханисламов М. Г., Векшина Р. С. Зависимость затухания очагов непарного шелкопряда от физиологического состояния деревьев.— Тр. науч. конф. по вопр. массовых размножений вредителей леса.— Уфа, 1962.
- Чугунная Я. В. Непарный шелкопряд.— М.: Сельхозгиз, 1958.
- Эдельман Н. М. Влияние кормового режима питания на развитие непарного шелкопряда и тополевого листоедов.— Энтомол. обзор., 1953, 33, вып. 1, с. 36—46.
- Эдельман Н. М. Влияние режима питания на обмен веществ непарного шелкопряда и пяденицы.— Тр. ВИЗР, 1954, вып. 6, с. 75—90.
- Bess H. A., Spurr S. H., Littlefield E. W. Forest site conditions and the gypsy moth. Harv. For. Bull., 1947, 22.
- Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin reagent.— J.B.C., 1951, 193, 1, p. 265—268.
- Shedl K. E. Der schwammspinner (*Porthetria dispar* L.) in Euroasian, Africa und Neugland.— Monograph. angew. Entomol., 1936, 12.
- Leonard D. E. Feeding rythm in larvae of the gypsy moth.— J. Econ. entomol., 1970, 5, p. 1454—1457.