

Н. М. Эдельман

**ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО
СОСТОЯНИЯ ЛИЧИНОК НЕКОТОРЫХ ДРЕВОЯДНЫХ
НАСЕКОМЫХ В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ИХ ПИТАНИЯ**

[N. M. EDELMAN. AGE CHANGES OF THE PHYSIOLOGICAL CONDITION OF
LARVAE IN SOME ARBIVOROUS INSECTS IN RESPECT WITH THE CONDITIONS
OF THEIR FEEDING]

В литературе, посвященной характеристике физиологического состояния насекомых, наиболее слабо освещен вопрос о динамике физиологических процессов в пределах отдельных фаз развития. Детально этот вопрос изучен лишь для немногих видов. К ним нужно отнести: тутового шелкопряда *Bombyx mori* L. (Голышев, 1926; Поярков, 1929; Збарский, Раменский, Мильман, Ермолаева, 1959), дубового шелкопряда (Демяновская, Сокольская, 1948; Филиппович, 1953, 1959, 1960; Сазонова, 1956), клопа-черепашку *Eurygaster integriceps* Put. (Шумаков, Виноградова, Яхимович, 1954; Строгая, 1954, 1955; Ушатинская, 1955; Белькевич, 1958), колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Fink, 1925; Busnel, 1938, 1939; Венгорек 1958; Ларченко, 1958; Ушатинская, 1958) и некоторые другие виды.

Для большинства же видов насекомых имеются лишь разрозненные, не сравнимые между собой данные, характеризующие состояние насекомых на отдельных отрезках их развития. Наиболее полно изучена динамика физиологических процессов куколок и покоящихся стадий в период зимовки и диапаузы. Вместе с тем оценка физиологического состояния насекомых на различных этапах их роста представляет не только теоретический, но и практический интерес, так как может быть использована при построении системы истребительных и профилактических мероприятий. Так, в настоящее время твердо установлено, что возрастная устойчивость личинок разных видов насекомых к инсектицидам определяется их физиологическим состоянием (Пайкин, 1946; Руднев, 1951; Берим и Эдельман, 1952; Сазонов, 1958), поэтому токсикологические исследования невозможны без учета динамики физиологических процессов подопытных объектов. Известно также, что специфика физиологического состояния отдельных возрастов является результатом длительного, из года в год повторяющегося, воздействия условий внешней среды. Это может быть использовано при разработке агротехнических мер борьбы путем направленного изменения условий существования насекомых, вызывающих нарушение нормального течения физиологических процессов и, как следствие этого, их гибель.

В настоящей работе излагаются результаты изучения возрастных изменений физиологического состояния личинок некоторых видов древоядных насекомых, питающихся листвой. Полевые наблюдения проводились в течение трех лет (1954—1956 гг.) в Каменно-Степных лесных полосах Воронежской области. Исследования, связанные с воспитанием насекомых на искусственных средах, выполнены в лаборатории энтомологии ВИЗР (руководитель Е. М. Шумаков).

В качестве подопытных объектов были взяты пять видов с различным характером питания, так как этот фактор безусловно накладывает отпечаток на физиологическую специфику отдельных видов. При выборе объектов мы руководствовались следующими соображениями. Среди многочисленных листогрызущих насекомых, обитателей древесных пород, резко выделяются две группы: группа весеннего комплекса, представители которой отрождаются ранней весной, и группа осеннего комплекса, развитие которой происходит во вторую половину лета.

Известно, что в течение вегетации биохимический состав листа древесных пород сильно меняется. По мере старения листа происходит резкое снижение количества воды, постепенное уменьшение содержания азотистых веществ, увеличение содержания сахаров, изменение количественного и качественного состава солей и сдвиг pH клеточного сока в сторону уменьшения кислотности (Горяченкова, Золотарев, 1939; Серенков, Смирнов, Черных, 1940; Арсеньев, 1945; Арсеньев, Бромлей, 1951; Демяновский, Нефедова, Кондратьева, 1951; Эдельман, 1953, 1954). Поэтому представители весеннего комплекса, имеющие короткий цикл развития, например дубовая листовертка, получают сочный корм, богатый белковым азотом и фосфорными солями, но относительно бедный углеводами. Представители же осеннего комплекса, также имеющие короткий цикл развития (15—20 дней), питаются загрубевшими, сухими листьями, бедными азотом и фосфором, но зато обогащенными углеводами и солями. В качестве примера таких видов можно назвать совку-лишайницу (*Diphthera alpium* Osb.).

Иной характер питания у видов с длинным циклом развития. Эти виды в течение своей жизни получают разнокачественный корм, так как за период прохождения личиночной фазы длящийся около полутора месяцев, биохимический состав листьев древесных пород претерпевает ряд существенных изменений. Из представителей весеннего комплекса такими видами являются кольчатый, непарный, тutowый, дубовый шелкопряды. Первые три возраста питаются молодыми листьями, а с четвертого возраста гусеницы получают созревающий, начавший огрубевать лист (табл. 1).

Таблица 1

Биохимический состав листьев дуба, являющихся кормом гусениц дубового шелкопряда первого—пятого возрастов в природе (данные Швецовой, 1953)

Возраст гусениц	Процентное содержание в сухих листьях		Угледо- но-азоти- стое соот- ношение	Процентное содержание воды в листьях
	общего азота	раство- римых углеводов		
Первый—второй	5.45—4.70	6.81	1.2—1.6	78—65
Третий	3.75—2.85	6.25	1.6—1.5	68—58
Четвертый	3.25—2.66	7.50	2.3—2.0	60—55
Пятый	3.00—2.44	8.33	2.7—2.5	58—51

Таким образом, гусеницы этих видов в первую половину развития получают корм группы весеннего комплекса, а во вторую половину развития питаются таким же кормом, как группы осеннего комплекса.

Среди насекомых, развивающихся во вторую половину лета, также имеются виды с длительным периодом личиночного развития, в течение которого происходит смена пищи. К ним относятся краснотел (*Dasychira pudibunda* L.) и лунка серебристая (*Phalera bucephala* L.), которые в первую половину развития питаются начавшими созревать листьями, а заканчивают развитие на осеннем листе, прекратившем вегетацию.

Особое место среди насекомых с длительным циклом развития занимают виды, поселяющиеся на поросли, как например ивовая волнянка (*Leucoma salicis* L.). Отрождение этого вида и развитие первых двух возрастов протекают во второй половине лета, окончание же развития происходит лишь на следующий год в первую половину лета. Однако, несмотря на такой разрыв в развитии, корм, всех возрастов гусениц более или менее одинаков, так как биохимический состав листьев поросли, которыми они питаются, в течение всего своего развития мало изменяется.

Исходя из вышеизложенного, при изучении возрастных изменений физиологического состояния древоядных насекомых в качестве подопытных объектов нами были взяты следующие виды: дубовая листовертка (*Tortix viridana* L.), зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) и кольчатый шелкопряд (*Malacosoma neustria* L.), отрождающиеся ранней весной, но с разной продолжительностью развития гусениц; совка-лишайница (*Diphtera alpium* Osb.), развивающаяся во второй половине лета; северный березовый пилильщик (*Croesus septentrionalis* L.), имеющий 2 поколения и, следовательно, встречающийся и в первую и во вторую половину лета; ивовая волнянка (*Leucoma salicis* L.), личиночная фаза которой проходит на поросли тополя.

В природе все указанные группы насекомых приспособлены к пище определенного биохимического состава. Малейшие изменения в режиме питания угнетающе действуют на их развитие и могут вызывать серьезные нарушения в обмене веществ. Так, по нашим наблюдениям, в 1954 г. в Каменной Степи из-за холодной весны выход гусениц дубовой листовертки задержался и был очень растянут. В результате этого, поздно отродившиеся гусеницы вынуждены были питаться не почками, как обычно, а молодыми листочками. Питание не свойственным им кормом вызвало большую смертность гусениц первого возраста, в результате чего в полосах, где на 1 погонный метр ветки было 80—86 яиц, на эту же единицу измерения приходилось в среднем лишь 15 гусениц. Гусеницы же второго и третьего возрастов при питании молодыми листочками, так отрицательно влияющими на гусениц первого возраста, развиваются вполне нормально. Таким образом, разные возрасты гусениц дубовой листовертки адаптированы к пище разного биохимического состава.

Демяновский, Прокофьев, Филиппова (1933) установили также, что наиболее благоприятные результаты при разведении шелковичного червя дают весенние выкормки, когда изменение возраста листа идет почти параллельно с возрастными изменениями червей. Очевидно, в этот период темпы образования и накопления питательных веществ в листе соответствуют требованиям растущих насекомых. Этому же мнению придерживается и Мидзуно Гаудгора (цит. по: Демяновский, Прокофьев, Филиппова, 1933), который считает, что при искусственных выкормках шелковичного червя хорошие результаты бывают лишь в тех случаях, когда в каждом возрасте насекомые получают листья такой степени зрелости, какую они имеют обычно в природе.

Содержание гусениц старших возрастов тутового шелкопряда на молодом, богатом питательными веществами листе, отрицательно влияет на их рост, вызывает у них нарушения обмена веществ, а в связи с этим и большую заболеваемость полиэдрией, хотя этот же молодой лист является прекрасным кормом для гусениц младших возрастов (Демяновский, Прокофьев, Филиппова, 1933). Такая же закономерность отмечена и для дубового шелкопряда. По данным Швецевой (1953, 1954), питание гусениц дубового шелкопряда в течение всего развития молодым листом приводит и этот вид к заболеванию желтухой в старших возрастах. По мнению Арсеньева и Бромлей (1951), отрицательное действие

постоянного питания молодым листом проявляется в появлении у гусениц дубового шелкопряда ацидоза, вызванного повышенной кислотностью клеточного сока молодого листа.

Постоянный состав пищи действует угнетающе и на гусениц непарного шелкопряда. В наших опытах особенно резко это проявилось при выращивании этого вида на искусственных средах. Эти данные, на наш взгляд, наиболее убедительны, так как, используя синтетические среды, мы можем произвольно изменять состав кормового субстрата в нужном нам направлении, устанавливая таким образом влияние отдельных компонентов корма на развитие насекомых. Опыты ставились по разработанной нами ранее методике (Шумаков, Эдельман, Борисова, 1960) и сводились к следующему. В одной серии опытов гусеницы содержались на среде 10, по своему составу приближавшейся к молодому листу. Сахаров в ней было столько же, сколько азотистых веществ (1 : 1), содержание солей было повышено, а pH равнялось 5.4 (табл. 2). В другой серии опытов гусеницы содержались на среде 9, воспроизводящей зрелый лист. По сравнению со средой 10 она была более богата сахарами, но азотистых веществ в ней было меньше. Углеводно-белковое соотношение равнялось 2 : 1. Кроме того, она содержала меньше фосфорных солей, но больше кремнекислоты, pH равнялось 5.9. Количество и качество витаминов и аминокислот в обоих случаях было такое же, как в предыдущих опытах с хлопковой совкой (Шумаков, Эдельман, Борисова, 1960), и оставалось без изменений в обоих вариантах опыта (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Состав искусственных сред для воспитания непарного шелкопряда (в расчете на 100 г среды)

Вещество	Среды		Вещество	Среды	
	10	9		10	9
Казеин (г)	6	4	КНР ₄ (мг)	50	40
Сахароза (г)	6	9	NaHCO ₃ (мг)	50	40
Агар (г)	4.5	4.5	SiO ₂ (мг)	5	7.5
Целлюлоза (г)	5.5	5.5	Набор аминокислот (мг) .	420	420
Смесь минеральных солей (г)	2.5	2.0	Набор витаминов (мг) . .	120	120
Холестерин (мг)	100	50	pH	5.4	5.9
K ₂ Ca ₃ (мг)	50	50			

В третьем варианте опыта первые два возраста гусениц воспитывались на среде 10. Начиная с третьего и до пятого возраста, к среде 10 после каждой линьки гусениц к 100 г среды добавлялось по 1 г сахарозы, так что в четвертом возрасте гусеницы в 100 г среды получали не 6, а 8 г сахарозы, т. е. на 2 г больше, чем в первых двух возрастах. В начале пятого возраста гусеницы пересаживались на среду 9, содержащую еще большее количество сахара и пониженное количество казеина. Таким образом, в грубом приближении был воспроизведен режим питания гусениц непарного шелкопряда, наблюдаемый в природе.

Результаты указанных трех вариантов опыта получились очень контрастные. В первом варианте гусеницы, начиная с четвертого возраста, развивались очень медленно и в конце развития вес их не превышал 80 мг. Во втором варианте, т. е. на среде, по своему составу соответствующей зрелому листу, гусеницы практически не росли. Смертность в первом возрасте была очень высока (до 90%), а единичные гусеницы, достигшие пятого возраста, весили около 50 мг. В третьем же варианте опыта, при сменном питании, гусеницы развивались более нормально и в последнем возрасте весили 400 мг (см. рисунок). Таким образом, и эти опыты показывают, что требования к пище первых и последних возрастов гу-

сениц непарного шелкопряда не одинаковы и соответствуют сезонным изменениям биохимического состава их кормовых растений.

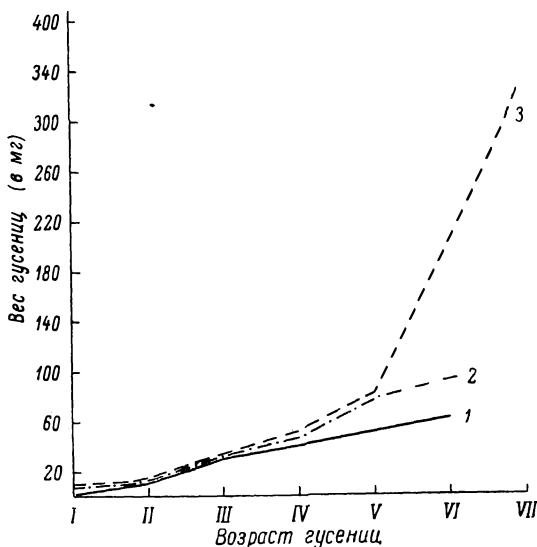
Для выяснения того, насколько характер питания отражается на динамике физиологических процессов насекомых, у шести представителей весеннего и осеннего комплексов (взятых перед анализом из природы) в третьем и последнем возрастах было произведено определение содержания жира, общего азота, интенсивности дыхания, дыхательного коэффициента и кислотности экскрементов.

Определение запаса резервных веществ и интенсивности дыхания произведено по стандартной методике. Способ определения кислотности экскрементов подробно описан ранее (Эдельман, 1957).

Проведенные анализы показали, что у всех исследованных видов в течение развития происходит изменение физиологического состояния, подчиненное одной и той же закономерности. С возрастом происходит падение интенсивности дыхания, снижение дыхательного коэффициента и кислотности экскрементов, уменьшение азотистых веществ и накопление жира. Эти изменения физиологического состояния связаны с процессами роста. Так, более высокая интенсивность дыхания младших возрастов, наблюдающаяся у многих видов насекомых, объясняется тем, что у молодых, растущих организмов процессы обмена веществ протекают бо-

лее интенсивно, чем у взрослых. Эта особенность проявляется независимо от условий внешней среды и даже в некоторых случаях перекрывает влияние последних. Так, известно, что интенсивность дыхания у насекомых (в пределах оптимальных температур) увеличивается с повышением температуры. Поэтому можно было бы ожидать, что у старших возрастов гусениц непарного и кольчатого шелкопрядов, развитие которых в природе протекает при более высоких температурах по сравнению с младшими возрастами, соответственно выше и интенсивность дыхания. Однако, как видно из табл. 3, на самом деле соотношения как раз обратные. Интенсивность дыхания гусениц старших возрастов значительно ниже, чем младших. Таким образом, в данном случае влияние внутренних процессов, связанных с возрастными изменениями физиологического состояния организма, оказалось сильнее влияния условий внешней среды.

Повышенная интенсивность обмена веществ у молодых гусениц вызывает большой расход энергии, а следовательно и повышенную трату таких веществ, как жиры и углеводы. Вот почему, несмотря на относительно большую прожорливость гусениц младших возрастов (Nagy, 1953), в их теле содержится значительно меньше углеводов и жиров, чем у старших возрастов. С другой стороны, у молодого, растущего организма происходит бурный рост клеток, что находит отражение в большем содержании азотистых веществ у молодых гусениц по сравнению со взрослыми гусеницами.



Влияние смены корма на развитие непарного шелкопряда.

1 — среда 8; 2 — среда 10; 3 — с I до IV возраста — среда 8, с IV возраста — среда 9.

Таблица 3

Возрастные изменения физиологического состояния
листогрызущих насекомых

Физиологический показатель	Возраст личинки	Вид						
		зимняя ля- дница	шелкопряды			березовый пилильщик		сова-ли- пайница
			ивовый	коль- чатый	непар- ный	I поко- ление	II по- коле- ние	
Жир (в % на сухой вес)	Третий	16	9.5	9.5	10.8	10.4	15.0	12.3
	Последний	24	18.2	18.9	20.9	11.2	19.0	16.1
Общий азот (в % на сухой вес)	Третий	11.2	11.3	11.0	11.0	9.1	8.2	11.3
	Последний	9.5	11.0	9.2	8.2	8.4	8.0	10.8
Кислотность экскремен- тов	Третий	16	8.0	14.0	18	7.0	3.2	3.0
	Последний	10	6.0	4.0	5	6.0	2.0	3.0
Дыхательный коэффициент	Третий	0.9	0.92	0.9	0.95	0.95	0.9	0.85
	Последний	0.80	0.80	0.8	0.80	0.80	0.8	0.75
Энергия дыха- ния	Третий	1350	—	1097	1230	2450	2500	1770
	Последний	870	—	557	760	1636	1825	1190

Наличие возрастных изменений в обмене веществ подопытных видов подтверждается также различиями в дыхательном коэффициенте гусениц третьего и последнего возрастов.

Наблюдаемая нами динамика физиологических процессов в период прохождения личиночной фазы развития у пяти видов чешуекрылых отмечена и для других видов этого отряда. Так, увеличение содержания жира в последнем возрасте (в 2—2.5 раза по сравнению с содержанием жира во втором—третьем возрастах) отмечено у капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) и яблоневой плодовой жоржки (*Carpocapsa pomonella* L.) (Ушатинская, 1957). Снижение процентного содержания азота по мере роста гусениц отмечено у дубового и тутового шелкопряда (Демяновская, Сокольская, 1948) и т. п. Таким образом, у большинства чешуекрылых от возраста к возрасту происходит постепенное нарастание запаса жира с максимальным накоплением его перед окукливанием. Отклонения от указанной закономерности в накоплении жировых запасов наблюдается лишь у видов, впадающих в диапаузу на ранних этапах личиночного развития. У таких видов максимальное накопление жира бывает в том возрасте, в котором они впадают в диапаузу (Ушатинская, 1957). Что касается общего азота, то сведения о количественных изменениях его на личиночной фазе еще очень скудны. Однако совпадение наших данных с данными Демяновской и Сокольской (1948), полученными на разных видах, позволяет предположить, что наблюдаемое нами у шести видов снижение содержания азота в процессе роста является также закономерным для древоядных *Lepidoptera*.

Наряду с причинами внутреннего порядка, связанными с особенностями обмена веществ растущего и взрослого организма, видовая специфика динамики физиологического состояния насекомых определяется также условиями внешней среды, в частности условиями питания. При внимательном рассмотрении данных, представленных в табл. 3, мы видим, что, несмотря на общую направленность, изменения физиологического состояния в течение развития гусеничной фазы у разных видов далеко не одинаковы.

Так, у таких видов, как непарный и кольчатый шелкопряды, разница в физиологическом состоянии младших и старших возрастов очень велика.

Разница в содержании азота между третьим и последним возрастом составляет 2—3%, что для такого мало лабильного показателя является довольно большим отклонением. Количество жира в последнем возрасте гусениц по сравнению с содержанием его в третьем возрасте увеличилось в два раза. Разница в кислотности экскрементов (выраженной в количестве кубических мм КОН) составляла 10—13 см³.

Наряду с этим у совки-лишайницы возрастные изменения физиологического состояния выражены очень слабо. По всем физиологическим показателям расхождения между третьим и последним возрастом очень незначительны. Ничтожные возрастные изменения физиологического состояния наблюдались и у березового пилильщика.

Что касается ивового шелкопряда, то большие возрастные изменения имеются лишь в количестве жира. Так же как у непарного и кольчатого шелкопрядов, в конце развития жира в два раза больше, чем в третьем возрасте. Все же остальные показатели проявляют лишь тенденцию к изменениям, так резко выраженным у непарного и кольчатого шелкопрядов.

Указанные возрастные изменения физиологического состояния отмечались нами в течение трех лет подряд при различных погодных условиях. Следовательно, они не случайны, а являются видовой особенностью изученных нами видов.

Анализ результатов биохимического состава листьев (табл. 4) показывает, что между возрастными изменениями физиологического состояния насекомых и сезонными изменениями биохимического состава их кормовых растений имеется закономерная связь. Так, существенные возрастные различия в физиологическом состоянии непарного и кольчатого шелкопрядов совпадают с соответствующими резкими изменениями биохимического состава корма (табл. 4). Вместе с тем незначительные возрастные изменения физиологического состояния совки-лишайницы, питающейся зрелым листом, соответствуют таким же незначительным изменениям биохимического состава листьев, у которых количество сахаров и азота, а также кислотность клеточного сока более или менее стабильны. Несущественные возрастные изменения в физиологическом состоянии березового пилильщика, развитие которого протекает настолько быстро, что за этот срок не происходит изменений в биохимическом составе листьев березы, также является следствием стабильности кормового режима. Наряду с этим у зимней пяденицы, у которой срок развития гусениц также относительно короткий (на 15—20 дней меньше, чем у гусениц непарного и кольчатого шелкопрядов), возрастные изменения физиологического

Таблица 4

Биохимический состав корма весеннего и осеннего комплекса
листогрызущих вредителей

Показатель	Возраст личинок	Содержание в растениях при питании					
		ивового шелкопряда	непарного шелкопряда	кольчатого шелкопряда	березового пилильщика		совки-ли- шайницы
					первое по- коле- ние	второе по- коле- ние	
Процент сахара в клеточном со- ке	Третий	11	7	7	10	15	17.0
	Последний	17	14	14	12	18	17.0
Процент азота	Третий	10.1	5.6	5.6	4.8	2.6	2.1
	Последний	10.1	2.5	2.5	4.0	2.6	2.1
Кислотность кле- точного сока	Третий	6.0	21	21	18	12	8
	Последний	6.0	12	12	17	10	8

состояния довольно велики. Это находится в связи с тем, что развитие данного вида протекает в период роста и созревания листьев, что связано с быстрой потерей воды и значительным изменением количества и качества пластических веществ. Таким образом, возрастные изменения физиологического состояния насекомых в значительной мере обусловлены изменениями биохимического состава их кормовых растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами материалы показывают, что у древоядных *Lepidoptera*, поселяющихся на листе, питание кормом определенного биохимического состава наложило отпечаток на динамику накопления и траты резервных веществ на гусеничной фазе и в значительной мере определило их видовую специфику. Эта связь выразилась в прямой зависимости между содержанием пластических веществ в листе и накоплением жира и азотистых веществ в теле насекомых. Так, изменения содержания жира у всех изученных нами видов совпадают с колебаниями в содержании углеводов в листьях кормовых растений. Эта зависимость не является случайной. Хотя жиры в животных организмах и могут накапливаться за счет любых питательных веществ, у насекомых переработка белков пищи в жиры со всей определенностью отмечена лишь для личинок *Calliphora*, питающихся белковой пищей животного происхождения. Для насекомых же фитофагов прямые доказательства факта переработки ими белков пищи в жиры отсутствуют (Кузнецов, 1948). Растительные жиры как источник жировых отложений у насекомых в данном случае не играют роли, так как в листьях древесных пород они практически отсутствуют (Горяченкова, Золотарев, 1939; Серенков, Смирнов, Черных, 1940; Арсеньев, 1945). Поэтому для листогрызущих древоядных насекомых источником жиров могут являться только углеводы пищи. Кроме того, полученные нами материалы показывают, что накопление общего азота у древоядных листогрызущих насекомых находится также в прямой зависимости от количества его в пище. Эта закономерность наблюдалась нами и ранее при воспитании непарного шелкопряда на породах, различающихся по биохимическому составу (Эдельман, 1953, 1954, 1957). Связь между содержанием азотистых веществ в теле насекомых и в их кормовых растениях отмечена и для других видов насекомых (Кузнецов, 1948; Филиппович, 1960) и в общем, по-видимому, также закономерна у *Lepidoptera*. Однако отклонения от этой закономерности возможны, поскольку на усвояемость азотистых веществ, помимо количества их в пище, может влиять соотношение белкового и небелкового азота (Тарануха, 1952), аминокислотный состав (Филиппович, 1960) и белково-углеводное соотношение (Доман, 1945; Рождественская, 1945).

Вышеизложенное заключение о связи запасов жиров и азотистых веществ в теле насекомых с биохимическим составом пищи полностью подтверждаются наблюдаемыми нами возрастными изменениями физиологического состояния древоядных листогрызущих насекомых. Так, наиболее существенные изменения в количестве жиров и азотистых веществ в период личиночного развития отмечены у видов, питающихся растениями, у которых в процессе вегетации происходит резкое увеличение количества сахаров в листьях и такое же резкое снижение количества азотистых веществ. К таким видам относится непарный и кольчатый шелкопряды, зимняя пяденица. У видов, питающихся листьями с более или менее постоянным содержанием сахаров и азотистых веществ, количество жиров и азотистых веществ с возрастом изменяется незначительно (совка-лишайница). У ивового шелкопряда, питающегося растениями с постоянным содержанием азота, но накапливающих большое количество сахаров, с возрастом соответственно мало изменяется количество азота, но сильно возрастает запас жиров. Показательно в этом отношении и

сравнение физиологического состояния личинок березового пилильщика первого и второго поколения. Наряду с незначительными возрастными изменениями в пределах одного поколения, у данного вида наблюдается различие в физиологическом состоянии особей различных поколений. В частности, у личинок второго поколения общего азота меньше, а жиров больше, чем у личинок первого поколения. Это вполне коррелирует с биохимическим составом корма. Развитие этого вида протекает так быстро, что в период роста личинок каждого поколения качество корма изменяется незначительно. Вместе с тем между кормом личинок первого и второго поколения имеются существенные различия: личинки первого поколения получают корм более богатый азотом и более бедный сахаром, чем личинки второго поколения, что и наложило соответствующий отпечаток на физиологическую характеристику представителей обоих поколений.

Показателем влияния корма на возрастные изменения физиологического состояния насекомых может служить также кислотность экскрементов. Известно, что активность ферментов зависит от pH среды. У большинства гусениц-фитофагов кишечник имеет щелочную реакцию (Скрябина, 1936; Арсеньев, Бромлей, 1951). Поглощаемая пища в зависимости от степени кислотности вызывает большие или меньшие сдвиги pH, изменяя деятельность ферментов и влияя тем самым на процессы усвоения пищи и отложения резервных веществ. Сдвиги pH кишечника сказываются в свою очередь на кислотности конечных продуктов обмена. Поэтому кислотность экскрементов в известной мере может служить показателем обмена веществ насекомых (Арсеньев, Бромлей, 1951). В наших опытах у всех видов возрастные изменения кислотности экскрементов совпадали с сезонными изменениями кислотности клеточного сока растений (табл. 3, 4). Это свидетельствует о различии в характере обмена веществ у молодых и взрослых гусениц, возникающем под влиянием различия кормового режима. Наличие изменений в характере обмена веществ в процессе роста гусениц подтверждается также возрастными изменениями дыхательного коэффициента.

Суммируя полученные нами данные, мы приходим к выводу, что изменения физиологического состояния насекомых на личиночной фазе возникли как под влиянием факторов роста и развития насекомых, так и под влиянием воздействия условий внешней среды. В результате этих воздействий у насекомых выработались определенные требования к качеству корма. В частности, среди дендрофильных насекомых, питающихся листвой, виды с длительным циклом развития адаптированы к смене кормового режима со строгой приуроченностью отдельных фаз развития к определенному биохимическому составу листьев. Виды же с коротким циклом развития, в большинстве случаев адаптированы к постоянному, но тоже строго определенному составу корма.

Совпадение сезонных изменений биохимического состава корма с требованиями насекомых к пище на всех этапах их развития является одной из причин вспышек массовых размножений вредителей. С другой стороны, резкие отклонения от нормы погодных условий, вызывающие разрыв в фенологии насекомых и их кормовых растений, а также изменения биохимического состава корма, могут быть причиной гибели вредителей и депрессии вспышек массовых размножений. В связи с этим изучение физиологического состояния насекомых является одним из необходимых элементов при разработке прогнозов.

ЛИТЕРАТУРА

- Арсеньев А. Ф. 1945. Питательное достоинство и химический состав корма гусениц тутового и дубового шелкопряда. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст. им. В. И. Ленина, XXXIV, 5: 1—63.
- Арсеньев А. Ф. и Н. В. Бромлей. 1951. Значение минеральных компонент корма в повышении жизнеспособности гусениц дубового и тутового шелкопряда. В кн.: Дубовый шелкопряд. Сельхозгиз: 263—278.

- Белькевич В. И. 1958. К изучению вопросов физиологии вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. Тр. ВИЗР, 9 : 87—101.
- Берим Н. Г. и Н. М. Эдельман. 1952. О физиологической устойчивости насекомых к ДДТ и ГХЦГ и путях ее преодоления. Энт. обозр., XXXII : 15—26.
- Венгорек В. 1958. Биология и экология колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) на основе его физиологии. В кн.: Колорадский жук и меры борьбы с ним, 2 : 77—81.
- Голышев Н. Л. 1926. Газообмен тутового шелкопряда от грены до бабочки. Тр. Центр. шелководч. станц., III : 129—160.
- Горяченкова Е. В. и Е. Х. Золотарев. 1939. Изменения биохимических свойств дубового листа в процессе вегетации. Докл. ВАСХНИЛ, 1 : 20—25.
- Демянковский С. Я., Р. А. Гальцова, В. А. Рождественская. 1940. Влияние углеводов на протеолиз. Уч. зап. Моск. пед. инст., XXI, 4 : 73—100.
- Демянковский С. Я., В. А. Нефедова, В. К. Кондратьева. 1951. Кормовые свойства листьев березы, используемых для дубового шелкопряда в зависимости от ее вида, возраста и условий обитания. Докл. ВАСХНИЛ, 6 : 41—44.
- Демянковский С. Я., Е. Р. Прокофьев, Л. К. Филиппова. 1933. Влияние степени зрелости листьев шелковицы на жизнеспособность червей и качество коконов и нити. Зоол. журн., XII, 1 : 334—356.
- Демянковская Н. С. и А. В. Сокольская. 1948. Изменение количества воды, сухого вещества и общего азота в теле дубового шелкопряда при его развитии. Биохим., VIII, 1 : 77—84.
- Эдман Н. Г. 1945. Углеводы листьев шелковицы и усвоение их тутовым шелкопрядом. Уч. зап. Моск. пед. инст., XXXII, 5 : 99—120.
- Збарский И. В., Г. П. Раменский, Л. С. Мильман, Л. П. Ермолаева. 1959. Содержание и нуклеиновый состав нуклеиновых кислот в онтогенезе тутового шелкопряда. Журн. общ. биол., XX, 6 : 428—440.
- Кузнецов Н. Я. 1948. Основы физиологии насекомых, I. Изд. АН СССР : 1—402.
- Ларченко К. И. 1958. Условия питания и диапауза колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). В кн.: Колорадский жук и меры борьбы с ним, 2. Изд. АН СССР : 36—53.
- Пайкин Д. М. 1946. О механизме действия ДДТ на насекомое. Бюлл. XIV пленума секции защиты растений ВАСХНИЛ, 6 : 9—10.
- Поярков Э. Ф. 1929. Тутовый шелкопряд. Ташкент : 1—512.
- Рождественская В. А. 1945. Кормление гусениц тутового шелкопряда листьями шелковицы с добавлением различного количества сахарозы. Уч. зап. Моск. пед. инст., XXXIV, 5 : 196—214.
- Руднев Д. Ф. 1951. ДДТ и ГХЦГ в борьбе с вредителями леса и полезащитных насаждений. Изд. АН УССР, Киев : 1—82.
- Сазонов П. В. 1958. ДДТ как средство защиты посевов от вредной черепашки. Тр. ВИЗР, 9 : 145—196.
- Сазонова Е. А. 1956. Материалы к онтофизиологии дубового шелкопряда. II. Изменения химического состава и окислительных процессов. Тр. Н.-и. инст. биол. и Биол. фак. Харьк. гос. ун-в., 26 : 137—151.
- Серенков Г. П., Н. А. Смирнов и Н. В. Черных. 1940. Биохимические исследования кормового материала дубового шелкопряда. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., XIX, 4 : 17—28.
- Скрябина Е. А. 1936. pH кишечника и крови насекомых и изменения его при отравлении соединениями мышьяка и фтора. Тр. ВИЗР, 7 : 9—23.
- Строгая Г. М. 1954. Динамика некоторых биохимических компонентов у вредной черепашки в годичном цикле. Зоол. журн., XXXIII, 3 : 565—585.
- Строгая Г. М. 1955. Значение некоторых биохимических компонентов в индивидуальном развитии вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. В кн.: Вредная черепашка, III. Изд. АН СССР : 68—133.
- Тарануха М. Д. 1952. Плодовитость свекловичного долгоносика в связи с содержанием азотистых соединений. Наукові праці Інституту ентомології та фітопатології, Київ, 3 : 88—102.
- Ушатинская Р. С. 1955. Физиологические особенности вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) в период покоя при зимовке в горах и на равнине. В кн.: Вредная черепашка, III : 134—170.
- Ушатинская Р. С. 1957. Основы холодостойкости насекомых. Изд. АН СССР : 1—314.
- Ушатинская Р. С. 1958. Некоторые физиологические и биохимические особенности диапаузы колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Колорадский жук и меры борьбы с ним, 2. Изд. АН СССР : 150—186.
- Филиппович Ю. Б. 1953. Связь белков и аминокислот гемолимфы с синтезом белков в организме дубового шелкопряда. Уч. зап. Моск. пед. инст., XXVII, 7 : 125—185.

- Ф и л и п п о в и ч Ю. Б. 1959. Аминокислотный состав тела шелкопряда на различных стадиях его развития. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 2 : 83—86.
- Ф и л и п п о в и ч Ю. Б. 1960. Оценка питательного достоинства кормовых растений дубового шелкопряда при помощи аминogramм. ДАН СССР, 131, 4 : 972—976.
- Ш в е ц о в а О. И. 1953. Методические указания по режиму питания дубового шелкопряда в целях ликвидации желтухи. Изд. ВАСХНИЛ, Л. : 1—12.
- Ш в е ц о в а О. И. 1954. Желтуха дубового шелкопряда и способы ликвидации ее в промышленных выкормках. Микробиолог., XXIII, 4 : 477—484.
- Ш у м а к о в Е. М., Н. М. В и н о г р а д о в а, Л. А. Я х и м о в и ч. 1954. Динамика накопления и траты жировых резервов у вредной черепашки. Зоолог. журн., XXXIII, 1 : 87—101.
- Ш у м а к о в Е. М., Н. М. Э д е л ь м а н, А. Е. Б о р и с о в а. 1960. Опыт воспитания насекомых фитофагов на искусственных средах. ДАН СССР, 130, 1 : 237—240.
- Э д е л ь м а н Н. М. 1953. Влияние кормового режима на развитие непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) и тополевых листоедов (*Melosoma populi* L. и *M. tremulae* L.). Энтom. обозр., XXXIII : 38—46.
- Э д е л ь м а н Н. М. 1954. Влияние режима питания на обмен веществ непарного шелкопряда и зимней пяденицы. Тр. ВИЗР, 6 : 75—90.
- Э д е л ь м а н Н. М. 1957. Пути использования кормовой специализации непарного шелкопряда в целях обоснования профилактических мероприятий. Зоолог. журн., XXXVI, 3 : 408—420.
- B u s n e l R. G. 1938. Influence de régime alimentaire sur la biochimie et la biologie du *Leptinotarsa decemlineata* Say à l'état d'insecte parfait. C. R. Acad. Sci., 206, 9 : 694—696.
- B u s n e l R. G. 1939. Etudes physiologiques sur *Leptinotarsa decemlineata* Say. Le François : 1—207.
- F i n k D. E. 1925. Physiological studies on hibernation in the potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say. Biol. Bull., XLIX, 5 : 381—406.
- N a g y B. 1953. Der Nahrungsverbrauch der Raupe des amerikanischen weissen Bärenspinners (*Hyphantria cunea* Drury) unter konstanten Verhältnissen. Acta agronomica, III, Budapest : 3—215—223.

Всесоюзный институт
защиты растений,
Ленинград.
