

УДК 638.2

© 1998 г. Ю. В. БОНДАРЕНКО, А. З. ЗЛОТИН.

**ВЛИЯНИЕ ПЕРЕМЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР НА ПРОЯВЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ
БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА.**

Многочисленные литературные данные с совершенной очевидностью показывают, что абиотические факторы существенно влияют на жизнедеятельность и смертность насекомых, являясь одной из главных причин изменения их численности во времени (Злотин, 1989; Чернышев, 1996; Злотин, Головки, 1998 и др.).

Среди всего комплекса абиотических факторов, влияющих на насекомых одновременно, важное место играет температура. Ее действие в зоне отклонений от оптимума ведет к замедлению развития вида, а при экстремальных значениях – к гибели. Температура может также влиять на состояние кормового растения, изменяя его пищевую ценность для насекомых, а также на популяции энтомофагов и конкурентов, меняя условия жизни насекомых (Злотин, 1981, 1989; Чернышев, 1996; Злотин, Головки, 1998 и др.). Степень воздействия неблагоприятной температуры на насекомых зависит от численности популяции (Чернышев, 1996). Действительно, если бы среда обитания была полностью однородной в отношении температуры, то ее действие свелось бы к гибели части особей независимо от их численности. Но на практике температура даже в пределах одного растения может существенно различаться, а в пределах даже небольшого участка местности различия могут достигать 20°C и больше (Чернышев, 1996). Чем выше численность популяции, тем труднее найти свободные укрытия, и тем больше популяция подвержена действию неблагоприятных температур. Действие температуры в природе неотделимо от влияния влажности. Их совместное действие на насекомых может носить как прямой характер, определяя численность популяции, ее жизнеспособность и плодовитость, вызывая гибель или ослабление отдельных особей при разном отклонении от оптимума (экстремальные температура и влажность), так и косвенное – прежде всего через корм (Викторов, 1967; Исаев, Гирс, 1975; Медников, 1977; Злотин, 1981, 1989; Чернышев, 1996; Злотин, Головки, 1998). При разведении насекомых действие температуры (и влажности) также носит двойной характер. Действие температуры на кормовой субстрат сводится, в основном, к регулированию времени, его пригодности для насекомых. С одной стороны, для подавляющего большинства видов насекомых могут быть созданы оптимальные температуры, положительно сказывающиеся на жизнедеятельности организмов и культуры в целом (Злотин, 1966, 1981, 1989; Злотин, Головки, 1998). С другой стороны, в этих условиях температурный фактор утрачивает важную функцию – механизма отбора в период эстивации и зимовки (действие экстремальных температур), которую температура выполняет в природе, вызывая "вымораживание" и "высушивание" (совместно с влажностью) ослабленной части популяции, и, таким образом, усиливая ее жизнеспособность вследствие исключения ослабленных особей из процесса размножения (Злотин, 1981).

В лабораторных условиях из-за ограниченности технических возможностей и неполноты знаний особенностей биологии и экологии отдельных видов насекомых часто невозможно создать динамику суточных и сезонных температур, аналогичную природной, к тому же связанную с ритмами суточной активности насекомых (Злотин, 1981; Чернышев, 1996; Злотин, Головки, 1998). Между тем, экспериментально показано, что насекомые, подвергшиеся в период диапаузы действию переменных температур (характерных в условиях природы), обладали большей жизнеспособностью, чем находившиеся в условиях действия постоянных температур (Злотин и др., 1964; Leonard, 1966; Ушатинская, 1973). Переменные температуры оказывают благоприятное воздействие на плодовитость имаго, жизнеспособность потомства насекомых при разведении (Щепетильникова и др., 1971; Цибульская, 1974; Чернышев, 1996). В наших исследованиях (Бондаренко, Злотин, 1997; Бондаренко, 1998) экспериментально показано положительное влияние условий инкубации яиц тутового шелкопряда при переменных температурах на жизнеспособность и продуктивность отродившихся гусениц. Впервые экспериментально показано, что действие переменных температур в период развития гусениц тутового шелкопряда приводило к повышению эффекта стимулирования жизнеспособности и

продуктивности при использовании биостимуляторов по сравнению с эффективностью их воздействия при постоянных температурах (Бондаренко, 1998).

Природа действия переменных температур на организм насекомых довольно сложна и не до конца ясна. Исследования показывают, что во время анабиоза, действие переменных температур способствует более активному прохождению различных физических и физико-химических процессов, чем при константных температурах, более активному изменению структур клеточных компонентов, и очевидно, свойства клеток организма в целом (Гильмур, 1968; Ушатинская, 1973; Медников, 1977 и др.).

Можно предположить, что сходные процессы происходят при действии переменных температур в период активной жизнедеятельности насекомых. Кроме того, функционирующим биосистемам присущи репаративные, адаптивные и другие свойства (Медников, 1977 и др.).

К сожалению, остается совершенно неизученным вопрос о характере действия переменных температур на репродуктивные функции насекомых, прежде всего, на чувствительность самцов к половому феромону самок, характеру накопления полового феромона самками и их плодовитость при переменных и постоянных температурах.

Целью наших исследований было изучить влияние переменных температур на следующие биологические показатели тутового шелкопряда:

- 1) чувствительность самцов имаго к половому феромону самки;
- 2) накопление самками имаго полового феромона;
- 3) влияние переменных температур на индивидуальную плодовитость самок.

Методика и материалы

В опытах использовали самцов и самок пород Б-2 ул и Б-1 ул. Все самки и все самцы были взяты одного дня выхода и одной семьи, чтобы исключить наследственные различия между особями. Опыты проводили в 1996–1998 гг. в летний сезон. Соответственно проведено три эксперимента. В контрольных вариантах инкубация коконов (куколок) самцов и самок проводилась при 25°C, в варианте действия переменных температур – 16 ч температура поддерживалась 25°C, 8 ч (ночью) – 20°C. Особенности методики проведения отдельных экспериментов описаны в соответствующих опытах.

Влияние переменных температур на чувствительность самцов имаго тутового шелкопряда к половому феромону самки

Ранее было установлено (Злотин и др., 1974) существование прямой зависимости между степенью чувствительности самцов к запаху полового феромона самки тутового шелкопряда и жизнеспособностью потомства по отцовской линии. Суть установленного явления обусловлена тем, что процесс восприятия самцом полового феромона самки связан с работой эндокринной системы насекомого. Исследования показали (Butenandt, 1959; Karlson et al., 1973; Kasang, 1973; Елизаров, 1978 и др.), что при использовании меченого бомбикола (H^3 -бомбикол), самцы воспринимают его сляжковыми обонятельными сенсилами. Радиоактивное пахучее вещество обнаруживается в гемолимфе самцов уже через несколько минут, пройдя через кутикулу сенсил, оно достигает мембраны с ее "акцепторами", проникает через дендритную плазму к рецепторной клетке и в гемолимфу. Таким образом, очевидно, чувствительность к феромону самки будут проявлять те самцы, в организме которых процессы "сенсорной трансдукции" (по Карлсону, 1973) проходят наиболее активно. В свою очередь установлено (Медников, 1977), что переменные температуры активируютхождение физиологических процессов в организме насекомых. Отсюда можно предположить, что переменные температуры будут стимулировать процессы "сенсорной трансдукции" в организме самцов и повысят их чувствительность к запаху полового феромона самки. Для проверки этой гипотезы в 1996–1998 гг. были проведены специальные исследования.

Схема и методика проведения опытов

Кокон-самцы породы Б-2 ул, одной семьи, после деления по полу инкубировали до выхода имаго. Схема опыта включает 2 варианта:

- 1) инкубация коконов-самцов при постоянной температуре 25°C (контроль);
- 2) инкубация коконов-самцов при переменных температурах (16 ч при 25°C; 8 ч – при 20°C).

Опыты проводили в трех повторностях, по 50 коконов-самцов в каждой.

Каждый день после выхода части самцов из коконов к антеннам самца на расстоянии 2 см подносили кончик стеклянной палочки, предварительно погруженной в экстракт полового феромона самки с активностью 1×10^{-12} . О наличии ответной реакции самца судили по ряду

тестовых признаков – движение антенн, передних лапок, подгибание брюшка, “танец ухаживания” и др.

Определяли количество самцов, проявивших реакцию на половой феромон в каждом варианте. В опыте тестировали всех самцов первых пяти дней выхода из коконов. Определяли общий (средний) процент самцов, реагирующих на минимальную концентрацию полового феромона.

Результаты исследований

Результаты опытов представлены в табл. 1 (среднее за 3 года).

Таблица 1.

Влияние переменных температур на чувствительность самцов имаго тутового шелкопряда к половому феромону самки (среднее за 1996–1998 гг., летняя выкормка)

| Варианты | Количество самцов в варианте, шт. | Количество самцов, реагирующих на феромоны самок | |
|--|-----------------------------------|--|------------|
| | | шт. | % |
| Инкубация коконов при постоянной температуре (25°C) | 138 | 37 | 26,8 ± 3,1 |
| Инкубация коконов при переменной температуре (16 ч при 25°C, 8 ч при 20°C) | 146 | 64 | 43,8 ± 2,3 |

Из приведенных данных видно, что при инкубации коконов при переменных температурах чувствительность самцов имаго к половому феромону самки оказалась достоверно выше, чем в контроле (инкубация при постоянной температуре) – (43,8 ± 2,3% при 26,8 ± 3,1% в контроле). Различия достоверны при $p > 0,01$.

Таким образом, впервые экспериментально показано, что инкубация коконов-самцов тутового шелкопряда при переменных температурах стимулирует активность физиологических процессов в период метаморфоза, что приводит к повышению чувствительности самцов к минимальным концентрациям полового феромона самок. Переменные температуры (дня и ночи) очевидно в большей степени соответствуют онтогенетическим потребностям вида и характеру биологических ритмов в организме имаго.

Влияние переменных температур на накопление полового феромона самками тутового шелкопряда

В связи с тем, что самки имаго тутового шелкопряда не питаются, формирование половых продуктов и феромонных веществ в основном происходит в период стадии куколки. Если переменные температуры позитивно влияют на характер эндокринных процессов в организме насекомых, то следует предположить их стимулирующее влияние на процессы формирования яиц в организме самок и накопление полового феромона самками.

Целью опытов (1996–1998 гг.) было изучить, как влияют переменные температуры на накопление полового феромона в организме бабочек-самок.

Схема и методика проведения опытов

Куколок самок породы Б-2 ул одной семьи, после деления по полу, инкубировали до выхода имаго. Схема опыта включала 2 варианта:

- 1) инкубация куколок самок при постоянной температуре 25°C (контроль);
- 2) инкубация куколок самок при переменной температуре (16 ч – при 25°C, 8 ч – при 20°C).

Опыты проводили в трехкратной повторности по 50 куколок самок в каждой.

Каждый день после выхода самок и расправления ими крыльев, у них отрезали два последних сегмента брюшка с половыми железами для приготовления полового феромона. Железы помещали в экстрагирующее вещество (96%-ный этиловый спирт) из расчета 5 шт. брюшка вергильных самок на 1 мл растворителя, и подвергали гомогенизации (условная единица активности). После фильтрации получали маточный экстракт (1 ед. активности в 1 мл) и методом разведения доводили до 1×10^{-12} активности бомбикола.

Для получения генетически однородного биоматериала при оценке активности экстракта бомбикола использовали самцов одной семьи в день их выхода из коконов. Тестирование проводили по методике, описанной выше. Учитывая то, что тестируемые самцы от одного отца

и матери (генетически однородны), одного дня выхода и содержались на стадии куколки в одинаковых условиях (постоянно 25°C), то о степени активности экстракта полового феромона самки судили по количеству самцов, проявивших реакцию на феромон. В опыте коконы самцов были разбиты на 2 партии, по 150 шт. в каждой (3 повторности по 50 шт. каждая).

Результаты исследований

Результаты исследований (среднее за 3 года) представлены в табл. 2.

Таблица 2.

Влияние переменных температур на синтез полового феромона самками тутового шелкопряда (среднее за 1996–1998 гг.)

| Варианты | Количество самцов в варианте, шт. | Количество самцов, реагировавших на феромоны самок | |
|--|-----------------------------------|--|------------|
| | | шт. | % |
| Инкубация куколок самок при постоянной температуре (25°C), приготовление экстракта полового феромона сразу после расправления крыльев самками | 140 | 32 | 22,8 ± 1,9 |
| Инкубация куколок самок при переменной температуре (16 ч при 25°C, 8 ч при 20°C), приготовление экстракта полового феромона сразу после расправления крыльев самками | 141 | 58 | 41,1 ± 2,4 |

Из приведенных данных видно, что при одинаковой методике приготовления экстракта полового феромона вергильных самок тутового шелкопряда (5 особей на 1 ед. активности) и приготовлении методом последовательного разведения концентрации полового феромона 1×10^{-12} и использовании для тестирования генетически и физиологически одинаковых имаго самцов, экстракт, полученный из половых желез самок, развивавшихся при переменных температурах, обладал более высокой активностью (41,1 ± 2,4% реагировавших самцов при 22,8 ± 1,9% в контроле). Различия достоверны при $p > 0,001$.

Таким образом, впервые экспериментально доказано, что в процессе метаморфоза куколок самок тутового шелкопряда в условиях переменных температур идет более интенсивное накопление в организме полового феромона, по сравнению с контрольным вариантом (инкубация куколок самок при постоянной температуре).

Влияние переменных температур в период куколочной стадии на индивидуальную плодовитость самок тутового шелкопряда

Самки тутового шелкопряда в имагинальной стадии не питаются и появляются на свет с практически сформированными половыми продуктами. На характер формирования половых продуктов существенное влияние оказывают условия развития гусениц в период старших возрастов, но, особенно, в период метаморфоза куколок (Бессонова, 1966). Поэтому следует предположить, что влияние на куколок тутового шелкопряда переменных температур приводит к интенсификации физиологических процессов в организме куколок и стимуляции формирования яйцепродуктов.

Схема и методика проведения исследований

Для подтверждения этой гипотезы были взяты куколки самок одной семьи породы Б-1 ул, после разбивки коконов по полу. Куколок инкубировали при 25°C (контроль) и при переменных температурах (16 ч при 25°C, 8 ч – при 16°C). Исследования проводили в летний сезон в 1996–1998 гг.

Схема опыта включает следующие варианты:

- 1) инкубация куколок самок при постоянной температуре (25°C) – контроль;
- 2) инкубация куколок самок при переменных температурах (16 ч – 25°C; 8 ч – 20°C).

В каждом варианте брали по 50 шт. коконов самок в трехкратной повторности.

За два дня до начала лёта бабочек коконы по одному изолировали в папильонажные мешочки (40 шт. в каждой повторности) и по 10 куколок брали для проведения биохимического анализа с целью определения интенсивности физиологических процессов (определение

протеолитической активности тканей) в организме куколок разных вариантов. Вышедших бабочек спаривали с самцами породы Б-2 ул. Продолжительность спаривания везде 120 мин. Продолжительность спаривания влияет на количество откладываемых самкой яиц, поэтому все самки спаривались одинаковое время. Учитывали следующие показатели:

- 1) индивидуальная плодовитость самок, шт.;
- 2) протеолитическая активность тканей, по приросту азота за 6 ч, мг.

Результаты исследований

Результаты влияния переменных температур на индивидуальную плодовитость имаго самок тутового шелкопряда представлены в табл. 3.

Таблица 3.

Влияние переменных температур в период стадии куколки на индивидуальную плодовитость самок тутового шелкопряда (по опытам 1996-1998 гг., среднее за 3 года)

| Варианты | Количество самок в варианте, шт. | Количество яиц в кладке, шт. |
|--|----------------------------------|------------------------------|
| Инкубация куколок самок при постоянной температуре 25°C (контроль) | 112 | 538 ± 12 |
| Инкубация куколок самок при переменной температуре (16 ч при 25°C, 8 ч при 20°C) | 116 | 611 ± 8 |

Из приведенных данных видно, что действие переменных температур в период метаморфоза куколок тутового шелкопряда положительно сказалось на индивидуальной плодовитости имаго. Средняя индивидуальная плодовитость самок в этом варианте достоверно выше, чем в контроле (611 ± 8 при 538 ± 12 шт. в контроле). Различия достоверны при $p > 0,001$. Полученные результаты косвенно подтверждаются результатами биохимических исследований. Установлено, что протеолитическая активность тканей куколок тутового шелкопряда за 2 дня до выхода имаго в варианте действия переменных температур составила 2,01 (прирост азота за 6 часов) при 1,73 в контроле (среднее за 3 года).

Таким образом, впервые экспериментально показано, что инкубация куколок самок при переменных температурах приводит к росту интенсивности физиологических процессов в организме куколок и достоверному повышению индивидуальной плодовитости самок по сравнению с контролем (инкубация куколок при постоянной температуре).

Выводы:

Впервые экспериментально доказано, что:

- 1) инкубация куколок самцов тутового шелкопряда при переменных температурах приводит к повышению их чувствительности к запаху полового феромона самок;
- 2) инкубация куколок самок тутового шелкопряда при переменных температурах приводит к повышению содержания полового феромона в организме и росту индивидуальной плодовитости самок, за счет интенсификации физиологических процессов в организме куколки в период метаморфоза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бессонова М. И. Как повысить качество грены. – Ташкент: Узбекистан, 1966. – 36 с.
- Бондаренко Ю. В. Вплив режиму інкубації грені та відгодівлі гусениць на продуктивність шовковичного шовкопряда // Біологія та валеологія: Зб. наук. пр. – Х.: Харків. держ. пед. ун-т, 1998. – Вип. 2. – С. 124–127.
- Бондаренко Ю. В., Злотин А. З. Влияние режима инкубации грены на продуктивность тутового шелкопряда // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 1997. – Т. V, вып. 1. – С. 164–165.
- Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. – М.: Наука, 1967. – 271 с.
- Гильмур Л. Метаболизм насекомых. – М.: Мир, 1968. – 236 с.
- Елизаров Ю. К. Хеморецепция насекомых. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 232 с.
- Злотин А. З. Экспериментальное обоснование методики круглогодичного разведения непарного шелкопряда и рекомендации по использованию в прикладной энтомологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Харьк. гос. ун-т. – Х., 1966. – 22 с.

- Злотин А. З. Теоретическое обоснование массового разведения насекомых // Энтотомол. обзор. – 1981. – Т. 60, № 3. – С. 494–510.
- Злотин А. З. Техническая энтомология. – К.: Наукова думка, 1989. – 183 с.
- Злотин А. З., Головки В. А. Экология популяций и культур насекомых. – Х.: РИП "Оригинал", 1998. – 231 с.
- Злотин А. З., Кораблева Е. С., Акименко Л. М. Новый способ отбора высокожизнеспособного потомства тутового шелкопряда // Докл. ВАСХНИЛ. – 1974. – № 3. – С. 30–32.
- Злотин А. З., Трешль А. Г. Развитие непарного шелкопряда в лабораторных условиях // Зоол. журн. – 1964. – Т. 43, № 2. – С. 287–290.
- Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. – Новосибирск: Наука, 1975. – 346 с.
- Медников М. М. Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. – М.: Наука, 1977. – С. 7–52.
- Ушатинская Р. С. Диapaуза насекомых и ее модификации // Журн. общ. биологии. – 1973. – Т. 34, № 2. – С. 194–215.
- Цибульская Г. Н. Применение трихограммы в борьбе с вредителями полевых культур на Украине // Биологические средства защиты растений. – М.: Колос, 1974. – С. 172–179.
- Чернышев В. Б. Экология насекомых. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.
- Щепетильникова В. А., Гусев Г. В., Троль Н. М. Методические указания по массовому разведению и применению трихограммы в борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур. – М.: Колос, 1971. – 56 с.
- Butenandt A. Wirkstoffe des insektenreiches // Naturwissenschaften. – 1959. – № 15. – S. 461.
- Karlson P., Schneider D. Sexualhormone der Schmetterlinge als Modelle chemischer Kommunikation // Naturwissenschaften. – 1973. – Bd. 60, № 3. – S. 113–121.
- Kasang G. Physiko-chemische fergange heim Reichen des Seidenspinners // Naturwissenschaften. – 1973. – Bd. 60, № 2. – S. 95–101.
- Leonard D.E. Differences in development of the gypsy moth, *Potheria dispar* (L.) // Conn. Agr. Exp. Sta. Bull. – 1966. – Vol. 680. – P. 1–31.

Харьковский государственный педагогический университет

YU. V. BONDARENKO, A. Z. ZLOTIN.

THE IMPACT OF VARIABLE TEMPERATURES ON THE MANIFESTATION OF CERTAIN BIOLOGICAL FEATURES OF THE SILKWORM.

Kharkov State Pedagogical University

SUMMARY

For the first time it was shown experimentally that variable temperatures have a positive impact, during the period of chrysalis incubation, on the degree of sensitivity of male imagos to the sexual pheromone of females, accumulation of bombicole by females, and a rise in their individual fertility.