

РОСТ И РАЗВИТИЕ ГУСЕНИЦ СТАРШИХ ВОЗРАСТОВ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА СЕВЕРО- АМЕРИКАНСКОЙ И СИБИРСКОЙ ПОПУЛЯЦИЙ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Азиатские популяции непарного шелкопряда имеют ряд существенных отличий от европейских (и производных от них североамериканских) популяций вида. Установлено, что гусеницы младших возрастов сибирской популяции превосходят гусениц соответствующих возрастов американской популяции по массе, скорости роста и выживаемости. Одновременно гусеницы сибирских популяций могут использовать в кормовом рационе более широкий спектр растений (Баранчиков, 1987; Баранчиков и др., 1995; Baranchikov, 1988; Baranchikov, Montgomery, 1994). В настоящей работе мы сравнили параметры роста и развития гусениц старших возрастов разных популяций непарного шелкопряда при воспитании в контролируемых условиях лаборатории.

Материал и методика

Кладки непарного шелкопряда были собраны в разреженных популяциях вредителя на разных континентах. В Азии кладки собрали в Краснотуранском районе Красноярского края, Россия; местные популяции шелкопряда питаются на лиственнице и березе. Кладки американской популяции доставили из штата Коннектикут, США; кормовая порода – дуб *Quercus* sp. Отродившихся одновременно гусениц выкармливали до III возраста включительно в больших группах в 5-10 повторностях в стеклянных садках ёмкостью 1-2 литра на листьях березы *Betula pendula*.

Экспериментальные группы формировали из гусениц, перелинявших на IV возраст. В обеих популяциях линька началась 29 июня и закончилась через 3 дня. В первую группу отобрали личинок, перелинявших на 1-е сутки, во вторую и в третью – на 2-е и 3-и сутки, соответственно.

Гусениц каждой группы взвесили и рассадили в чашки Петри поодиночке с повторностью 30-40 особей. Ежедневно личинок взве-

Таблица 1

Конечная масса гусениц старших возрастов разных популяций непарного шелкопряда, г

Популяции, группы	Возраст гусениц			
	III	IV	V	VI
Самки				
A- 1 ¹	0.072±0.004a	0.261±0.025a	1.229±0.207a	2.462±0.208
C-1 ²	0.082±0.006a	0.298±0.033a	1.367±0.187a	2.1412
A- 2	0.078±0.006a	0.307±0.035a	1.392±0.222a	2.377±0.531
C- 2	0.123±0.009b	0.441±0.039b	2.105±0.192b	-
A- 3	0.077±0.009a	0.274±0.036a	1.128±0.246a	2.339±0.057
C- 3	0.114±0.008b	0.418±0.026b	1.804±0.124b	--
A- 1+2+3	0.076±0.004a	0.281±0.018a	1.258±0.126a	2.394±0.155
C-1+2+3	0.109±0.006b	0.396±0.021b	1.783±0.103b	2.1412
Самцы				
A- 1	0.062±0.002a	0.202±0.007a	0.686±0.025a	-
C-1	0.069±0.002a	0.223±0.008a	0.712±0.025a	-
A- 2	0.071±0.002 a	0.234±0.007 a	0.799±0.029a	-
C- 2	0.109±0.008b	0.306±0.028 b	0.875±0.073a	-
A- 3	0.074±0.003a	0.215±0.007a	0.667±0.019a	-
C- 3	0.091±0.003b	0.259±0.01 c	0.711±0.029a	-
A-1+2+3	0.069±0.002	0.217±0.005	0.716±0.017	
C-1+2+3	0.081±0.003	0.245±0.008	0.731±0.021	

Примечание: ¹A - Америка; ²C - Сибирь; 1, 2, 3 - номера экспериментальных групп. Достоверные различия сравниваемых значений внутри столбца отмечены разными буквами.

полов и сохранялись до начала следующего, V возраста.

В ходе V возраста указанные тенденции сохранились лишь у гусениц-самок. У гусениц-самцов как межпопуляционные, так и межгрупповые различия не отмечены. Несмотря на достоверное превышение массы сибирских гусениц-самок над американскими, в конце V возраста, к концу развития, американские самки достоверно превысили по массе своих сибирских товарок. Причина, по-видимому, кроется в дополнительном VI возрасте, который имело 50% американок.

Потери массы тела на линьку у личинок обеих популяций в среднем составляли 4%.

Более тяжёлые гусеницы самок американской популяции логично превращаются далее в более тяжёлых бабочек (табл. 2). У самцов этот путь не однозначен. Несмотря на отсутствие достоверных различий между популяциями по массе гусениц, бабочки сибирских самцов достоверно тяжелее. При этом интересно, что у обоих полов не наблюдалось достоверных межпопуляционных различий по массе пронимфы и куколки.

Мы проследили относительные потери накопленной массы при метаморфозе каждого насекомого на этапе гусеница—пронимфа—куколка—бабочка. Оказалось, во-первых, что эти потери возрастают в онтогенезе насекомого: при формировании пронимфы самка теряет 9-10% массы гусеницы; после линьки на стадию куколки, пронимфа теряет уже 13-19% своей массы, и, наконец, формирование имаго “стоит” 50-55% от массы куколки. Потери массы самцов равны, соответственно, 11%, 11-12% и 74-78% (табл. 2). Во-вторых, как следует из приведённых данных, потери на стадии формирования имаго связаны с полом: самцы в 1,5 раз более “затратны”, чем самки — они теряют 75% от массы куколки, в то время как самки всего 53%.

Отмечены чёткие различия между эффективностью метаморфоза и распределением накопленной массы на половые продукты и двигательную мускулатуру летающих (сибирских) и нелетающих (американских) бабочек шелкопряда. Масса мускулатуры составляет у самцов большую часть массы тела, чем у самок. Их затраты на метаморфоз повышены. Существенно повышены они и у летающих самок сибирской популяции (почти 48%) в сравнении с нелетающими американками (около 42%).

Как ни заманчиво связать популяционные различия с разной функциональной нагрузкой на летательный аппарат, возможно, однако, и более простое объяснение. По-видимому, для энергетической “эффективности” процесса метаморфоза важен просто вес линяющего насекомого. При этом относительные потери лёгких особей — выше.

Продолжительность развития

Обычно линьки гусениц I — III возрастов сильнее синхронизированы, чем таковые у более старших личинок. В нашем эксперименте гусеницы обеих популяций закончили линьку на IV возраст за три дня, что и послужило основой для выделения трёх экспериментальных групп личинок. Отслеживание времени дальнейшего развития насекомых выявило интересную особенность. У обеих популяций

Таблица 2

Масса прониимфы, куколки и имаго непарного шелкопряда разных популяций (г) и её потери при переходе на этот этап метаморфоза (%)

Популяции, группы	Этапы метаморфоза непарного шелкопряда						
	прониимфа		куколка		имаго		
	масса, г	потери %	масса, г	потери, %	масса, г	потери, %	
Самки	A-1	1.955±0.156a	9,5±1.7	1.617±0.101a	16,4±1.9	0.957±0.055a	40,6±0.8
	C-1	1.511±0.187b	8,7±2.8	1.296±0.145a	13,7±2.6	0.691±0.085b	47,3±2.9
	A-2	1.85±0.18a	9,8±2.4	1.483±0.17a	20,1±3.8	0.921±0.102a	41,1±1.0
	C-2	1.9±0.166a	9,3±1.5	1.657±0.145a	12,8±1.3	0.921±0.086a	45,2±3.1
	A-3	1.99±0.127a	11,2±2.0	1.552±0.077a	20,8±3.9	0.945±0.05a	41,6±1.2
	C-3	1.615±0.108b	9,8±2.2	1.415±0.094a	12,4±2.1	0.721±0.052b	49,4±0.8
Самцы	A1+2+3	1.928±0.09a	10,0±1.2	1.55±0.07a	19,0±1.8	0.941±0.04a	41,5±0.5
	C1+2+3	1.7±0.1a	9,4±1.3	1.5±0.1a	12,8±1.2	0.8±0.04b	47,9±1.1
	A-1	0.593±0.024a	13,5±1.6	0.535±0.015a	9,2±2.0	0.119±0.004a	77,8±0.6
	C-1	0.630±0.019a	11,3±0.9	0.561±0.015a	10,7±1.1	0.145±0.007b	73,8±1.2
	A-2	0.699±0.029a	12,6±1.1	0.613±0.016a	11,8±1.8	0.135±0.006b	78,1±0.6
	C-2	0.755±0.078a	13,9±1.9	0.669±0.055a	11,0±2.2	0.193±0.008c	71,6±3.6
Самцы	A-3	0.613±0.02a	8,0±1.4	0.520±0.014a	14,9±1.7	0.113±0.006a	78,3±0.7
	C-3	0.639±0.027a	10,2±0.9	0.567±0.025a	11,3±0.4	0.139±0.009b	75,5±0.9
	A1+2+3	0.634±0.01a	11,3±0.9	0.555±0.011a	12,0±1.1	0.122±0.003a	78,1±0.4
	C1+2+3	0.648±0.02a	11,3±0.6	0.576±0.014a	10,9±0.7	0.149±0.07b	74,1±0.8

Примечание: Обозначения см. табл. 1

с возрастом, отличия во времени развития гусениц обоих полов из разных экспериментальных групп нивелировались: суммарное время развития личиночной стадии не различалось у особей, в разное время полинявших на IV возраст. Одновременно, в среднем, американские особи прошли весь цикл развития медленнее сибирских – на 3 дня самки, и на 2 дня самцы. При этом различие между временем развития самцов и самок внутри популяций было приблизительно одинаковым – около 2-х суток (табл. 3).

Таблица 3

Продолжительность развития самок и самцов непарного шелкопряда американской и сибирской популяций от отрождения гусениц до появления имаго, сут.

Группы	Америка		Сибирь	
	самки	самцы	самки	самцы
1	48.9±0.7aA	46.4±0.2bA	46.7±0.3aB	44.7± 0.3bB
2	48.9±1.5aA	47.5±0.5bA	46.6±0.5aA	45.3±0.3aB
3	50.6±0.8aA	47.4±0.3bA	46.8±0.5aB	46.3±0.3bA
1+2+3	49.2±0.6aA	47.1±0.2bA	46.7±0.3aB	44.8±0.5bB

Примечание: достоверные различия при по парном сравнении отмечены разными буквами: малыми буквами – между самками и самцами внутри популяций по каждой из групп; большими буквами – между самками и самцами разных популяций по каждой из групп эксперимента.

В целом, сильный разброс особей популяции по времени появления имагинальной стадии не выгоден для разреженной популяции, т.к. уменьшает вероятность встречи полов. Д. Леонард (Leonard, 1974) первым отметил заложенную в онтогенезе непарника временную “компенсацию” в соотношении времени развития личиночной и куколочной фаз. Эти периоды развития обычно обратно пропорциональны – чем длительнее фаза гусеницы, тем быстрее проходит фаза куколки. Нам удалось подтвердить это заключение лишь при анализе суммарных данных по всем участвующим в опыте экземплярам бабочек (рис.). При сравнении всех возможных вариантов в отдельности достоверной связи между продолжительностью личиночной и куколочной стадий не обнаружено. По-видимому, это объясняется недостаточными объёмами выборок. Надо отметить, при этом, что в большинстве случаев знак коэффициента корреляции был отрицательным.



Рис. Взаимосвязь длительностей стадий гусеницы и куколки при развитии непарного шелкопряда американской и сибирской популяций ($y = 17,5 - 0,19x$; $R^2 = 0,18$; $n = 109$).

Таблица 4

Относительная скорость роста гусениц старших возрастов разных популяций, г/г/сутки

Популяции и группы	Возраст гусениц		
	IV	V	VI
	Самки		
A-1	0.095±0.004a	0.103±0.007a	0.080±0.003c
C-1	0.101±0.004a	0.105±0.008a	0.083
A-2	0.098±0.006a	0.092±0.002a	0.098±0.016a
C-2	0.098±0.004a	0.098±0.004a	
A-3	0.110±0.006a	0.107±0.006b	0.083±0.009a
C-3	0.108±0.003a	0.098±0.005a	
A-(1+2+3)	0.1±0.003a	0.1±0.003a	0.086±0.006a
C-(1+2+3)	0.104±0.002a	0.1±0.003a	0.083
	Самцы		
A-1	0.089±0.004a	0.084±0.004a	-
C-1	0.097±0.002a	0.108±0.005b	-
A-2	0.105±0.004a	0.083±0.004a	-
C-2	0.080±0.008a	0.101±0.014b	-
A-3	0.087±0.005a	0.081±0.003a	-
C-3	0.089±0.003a	0.086±0.003a	-
A-(1+2+3)	0.093±0.003a	0.082±0.002a	-
C-(1+2+3)	0.090±0.002a	0.100±0.004b	-

Примечание: обозначения см. в табл. 1.

Интегрированный показатель развития гусениц – относительная скорость роста в старших возрастах также не позволила найти существенных отличий между популяциями (таб.4). Гусеницы последнего возраста самцов сибирской популяции росли достоверно быстрее своих американских собратьев.

Заклучение

Не обнаружено принципиальных различий в динамике показателей роста и развития гусениц старших возрастов непарного шелкопряда азиатской и американской популяции в контролируемых лабораторных условиях. По-видимому, эти отличия свойственны лишь младшим возрастам личинок. Они обусловлены изначальной адаптацией азиатских популяций вида к обитанию в относительно непредсказуемых условиях резко-континентального климата, когда открытое помещение яиц бабочками (на стволы деревьев, например) может привести либо к недобору температур для созревания яиц осенью, либо к преждевременной инициации выхода гусениц из диапаузы весной. Для избежания этого дисбаланса развития самки азиатской популяции непарника сохранили изначальную свойственную виду способность к полёту. Она позволяет им активно отыскивать природные “инкубаторы” яиц со сбалансированным температурным режимом, позволяющим сгладить колебания температур весеннего периода. При этом резко повышается непредсказуемость попадания гусениц младших возрастов на благоприятные кормовые растения. Последнее делает адаптивно необходимым формирование большей полифагичности отродившихся гусениц в азиатской части ареала шелкопряда.

Одновременно гусеницы младших возрастов азиатских популяций фитофага отличаются повышенной скоростью роста и развития, а также меньшей смертностью по сравнению с личинками аналогичных возрастов европейских и американских популяций (Баранчиков и др., 1995). Результаты настоящей работы подтверждают полученные ранее результаты (Baranchikov et al., 1996; Vshivkova et al., 1997) о нивелировании этой особенности сибирских и европейских (американских) популяций вредителя в ходе развития личиночной стадии. Повышение трофической толерантности личинок филофагов с набором веса – явление хорошо известное для гусениц политрофных чешуекрылых. Оно связано, в частности, с рядом физиолого-биохимических факторов (увеличение активности детоксикационных и пищеварительных ферментов). Одновременно в этот период отмечается наиболее существенная физиологическая дифференциация гусениц: появляются первичные сперматоциты (Salama, 1976), меняется реакция гусениц на плотность экспериментальной популяции (Вшивкова, 1978).

Литература

Баранчиков Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых. – Красноярск, 1987. – 169 с.

Баранчиков Ю.Н., Вшивкова Т.А., Монтгомери М.Е., Солдатов В.В. Экспериментальное сравнение интенсивности роста и развития гусениц европейской, азиатской и американской популяций непарного шелкопряда. – Препринт. – Красноярск, 1995. – 26 с.

Вшивкова Т.А. Интенсивность развития и питание непарного шелкопряда при различной плотности экспериментальной популяции // Биоценологические группировки таежных животных. – Красноярск: ИЛИД СО АН СССР. – 1978. – с. 54-66.

Вшивкова Т.А. Анализ роста и развития гусениц из двух изолированных популяций непарного шелкопряда // Непарный шелкопряд в Средней и Восточной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – 35-42.

Кондаков Ю.П., Кондаков С.Ю. Возрастная структура южносибирских популяций непарного шелкопряда // Там же с. 58-67.

Турова Г.И. Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) в лесах Дальнего Востока (распространение, биология, хозяйственное значение, особенности надзора) / Автореф. канд. дис. – Красноярск, 1992. – 23 с.

Baranchikov Y.N. Ecological basis of the evolution of host relationships in Eurasian gypsy moth populations // *Lymantriids: A comparison of features of New and Old World tussock moths.* – Broomal: NEFES USDA Forest Service, 1989. – P. 319-338.

Baranchikov Y.N., Montgomery M.E. Tree suitability for Asian, European and American populations of gypsy moth // Fosbroke S.L.C., Gottschalk R.W. (Eds.) *Proceedings U.S. Department of Agriculture Interagency Gypsy Moth Research Forum 1994.* – Radnor, PA: USDA FS NEFES, 1994. – Gen. Tech. Report NE-188. P. 4.

Baranchikov Y.N., Vshivkova T.A., Grebennikov M.A., Montgomery M.E. North American gypsy moth females: an advantage of being flightless // *Proceedings U.S. Department of Agriculture Interagency Gypsy Moth Research Forum 1996.* – Radnor, PA: USDA FS NEFES, 1996. – Gen. Tech. Report NE-230. – P. 14.

Barbosa P., Capinera J. L. The influence of food on developmental characteristics of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) // *Can. J. Zool.* – 1977. – № 55. – P. 1424-1429.

El-Shaarwy M.F., Goma A.A., El-Garhy A.T. The consumption and utilization of two castor-bean varieties by larvae of the silk worm, *Attacus ricini* Boisid // *Z. angew. Entomol.* – 1975. – V. 79, № 2. – p. 123-128.

Gogola E. Vplyv pohlavia a počtu instarov na množstvo konzumpcie potravy hŕsenic *Lymantria dispar* L. // *Biölogia* (Bratislava). – 1978. – Bd. 33, № 11. – S. 881-886.

Новые публикации

Гричанов И.Я. Русско-английский и англо-русский словарь для энтомологов". – Санкт-Петербург: ВИЗР РАСХН, 2004. – 116 с.

Под мягкой обложкой представлен специализированный двуязычный двухвходовый словарь для энтомологов, содержащий, по словам автора, «5000 срок», т.е. приблизительно 2400 терминов.

Издание включает терминологию по общей энтомологии (морфология, анатомия, экология, физиология насекомых и т.д.), термины по сельскохозяйственной, лесной, медицинской и ветеринарной энтомологии, а также некоторое число общих терминов по защите растений, фитопатологии, вирусологии, генетике и др. биологическим наукам, наиболее часто употребляющихся энтомологами. Хотя автор и указывает, что старался избегать общеупотребительных русских и английских названий насекомых «в связи с их многозначностью», они составляют солидную часть словаря.

Трудно не согласиться с замечанием, высказанным ранее А.Л.Лобановым (<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/ruengent.htm>): «Англо-русский словарь в новой книге сгенерирован автоматически из русско-английского. И вот здесь кроется небольшой подводный камень, ибо гнезда с названиями родов и видов насекомых не всегда поддаются простому "перевороту". Например, русское название "узкозлатка (род *Agrius*)" можно перевести как "buprestid beetle", если нет более точного английского эквивалента. А вот переводить на русский любое упоминание "buprestid beetle" как "узкозлатка (род *Agrius*)" совершенно недопустимо. Поэтому в англо-русской части словаря пользоваться названиями таксонов жуков нужно с осторожностью».

Словарь дополняет существующую библиотеку переводчика энтомологической литературы, в которую входят изданные ранее "Англо-русский сельскохозяйственный словарь" (1983), "Пятиязычный словарь названий животных. Насекомые. Латинско-русско-англо-немецко-французский словарь" (Стриганова Б.Р., Захаров А.А., 2000), «Русско-английский лексикон по лесной энтомологии» (Баранчиков Ю.Н., Кучера Д.Р., 2002), "Новый англо-русский биологический словарь" (2003).

Ю.Баранчиков