

УДК 591.538

**КОМПЕНСАТОРНЫЙ РОСТ ЛИЧИНОК КОЛОРАДСКОГО ЖУКА
LEPTINOTARSA DECEMLINEATA SAY. ПОСЛЕ ГОЛОДАНИЯ**

С. С. Ижевский

Выявлена критическая длительность голодания личинок колорадского жука разного возраста. При возобновлении питания до наступления критической стадии личинкам свойствен компенсаторный рост; для особей, возобновивших питание после наступления этой стадии, характерны замедление развития и высокая смертность. На основе физиологических исследований и расчета индексов потребления и усвоения корма показано, что компенсаторный рост не связан с усилением прожорливости личинок, а обусловлен интенсификацией пищеварительных процессов. Активность пищеварительных ферментов у личинок сохраняется на относительно высоком уровне в течение нескольких суток голодания.

Кратковременное голодание — обычное явление в жизни насекомых. Возможность дальнейшего развития насекомого зависит от того, насколько продолжительным было голодание. Каждый вид имеет свою критическую длительность голодания. При возобновлении питания до наступления критического периода в дальнейшем возможны нормальный рост и развитие особи. При этом часто происходит так называемый компенсаторный рост, когда насекомые, возобновившие питание, догоняют в росте и развитии неголодавших особей и даже перегоняют их по ряду показателей (Корес, 1938; Herrewege, 1971).

В случае длительного голодания, когда питание возобновляется уже после наступления критической стадии, насекомые не в состоянии компенсировать метаболические и энергетические потери; в результате замедляется рост и развитие, снижается устойчивость к неблагоприятным факторам среды и наступает летальный исход.

Недостаток корма, приводящий к голоданию, по существу одно из условий внешней среды, по отношению к которому у организма возможны адаптации. Подобные адаптации могут, в частности, выражаться в формировании физиологических механизмов, обеспечивающих компенсаторный рост по окончании голодания. При голодании в первую очередь расходуются наиболее лабильные резервные вещества. У насекомых, независимо от их систематического положения, прежде всего расходуются углеводы, несколько медленнее — липиды; запасы белков используются в последнюю очередь (Hill, Goldsworthy, 1970).

Потери, происшедшие во время голодания, могут быть восполнены в дальнейшем двояким образом: либо увеличением прожорливости, что ведет к возрастанию количества поглощаемого корма, либо усилением обменных процессов в организме, в первую очередь — процессов пищеварения.

Хотя первый путь компенсации и исследовался у различных видов (Herrewege, 1974), до сих пор остается открытым вопрос о механизмах регуляции аппетита у насекомых. Предполагается, что аппетит регулируется как степенью наполнения пищеварительного тракта, так и стимулами, связанными с метаболическим дефицитом, вызванным голоданием. Другой путь компенсации у насекомых по существу не изучался. В то же время познание адаптивных возможностей насекомых, позволяющих им успешно переносить голод, помогло бы прогнозировать по-

ведение фитофагов-вредителей при нехватке корма и выявить роль фактора голодания в динамике численности популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Наблюдения проведены в 1972—1973 гг. в Закарпатской области на колорадском жуке первой генерации. Выходящих из яиц личинок размещали в сетчатые садки, где они питались на букетах картофеля сорта Юбель при избытке корма. При исследовании возможной длительности абсолютного голодания личинок содержали индивидуально в стеклянных пробирках 25×60 мм, закрытых ватными пробками. Пробирки находились в сетчатом боксе на открытом воздухе в затенении. По истечении срока голодания каждую личинку извлекали из пробирки и помещали в стеклянный стаканчик на корм стандартного размера (высечки из листа). Листья картофеля брали с поля непосредственно перед дачей корма. По возможности использовали листья одинаковой толщины и одного физиологического состояния. В экспериментах с личинками IV возраста последних помещали в пробирки сразу же после линьки. Смена корма после голодания осуществлялась в одно время во всех сериях через 5—15 ч в зависимости от темпов питания; не допускалось полное поедание эталонных образцов листа.

Количество съеденного корма учитывали двумя методами: весовым и фотометрическим (Ижевский, 1972). Вес несъеденного корма корректировался по потере воды в контрольных образцах листа.

Индексы потребления и усвоения корма вычисляли по Валдбауэру (Waldbauer, 1964); индекс потребления корма $ИПК = K / (T \cdot P_{cp})$, где K — количество съеденного корма, T — продолжительность питания в сутках, P_{cp} — средний вес личинки за период питания; относительная скорость роста $ОСР = P_T / (T \cdot P_{cp})$, где P_T — прирост биомассы (увеличение веса тела, мг) за исследуемый период; коэффициент эффективности переработки на рост потребленного корма $K_1 = \frac{P_T}{K} \cdot 100\%$.

Ферментативная активность определялась в гомогенатах из ткани средней кишки. Оптимальные режимы инкубации были исследованы ранее (Ижевский, 1973, 1976). В этих же работах описаны методы анализа продуктов гидролиза.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При выяснении выносливости личинок колорадского жука к голоданию были исследованы личинки различного возраста. На рис. 1 представлены результаты экспериментов по вынужденному голоданию только что отродившихся личинок и личинок, питавшихся до первой линьки. Вышедших из яиц личинок по 60 шт. в каждой серии опыта содержали индивидуально в условиях абсолютного голодания 1, 2 и 3 суток, после чего им предлагался корм. Голодание в течение одних суток выдержало 60% личинок, двух суток — лишь 8%; трехсуточное голодание оказалось для личинок летальным. Часть личинок из числа голодавших одни и двое суток способна была закончить развитие и окуклиться; темпы развития при этом не замедлялись.

По мере роста личинки могут более длительное время обходиться без корма. В наших опытах даже при четырехсуточном голодании смертность личинок II возраста не превышала 65%. Пять суток голода в этом возрасте — критический срок: после этого невозможно нормальное развитие (ни одна личинка не достигла IV возраста).

Голодавшие личинки последнего IV возраста, которые питались всего одни сутки, способны в дальнейшем окукливаться и даже образовывать имаго. При этом наблюдается чрезвычайно высокая вариабельность в сроках развития и выживаемости. Небольшая часть личинок окукливается через 12—15 дней и только некоторые из них превращаются в жуков. Однако основная масса личинок IV возраста при этом гибнет, не окукливаясь, на 8—10-й день. У личинок IV возраста, которые совсем не питались после линьки, случаи гибели отмечались уже на 5-е сутки, хотя наибольшая смертность наступала на 8—10-й день. Было прослежено развитие личинок IV возраста, голодавших разное время и

затем возобновивших питание. Вес личинок за время голодания снижается (рис. 2)—за пять суток эксперимента он уменьшился на 33,2%.

Развитие питающихся личинок в последнем возрасте характеризуется двумя фазами: фазой накопления резервных веществ, длящейся до момента достижения максимального веса, и фазой подготовки к окукливанию, сопровождающейся сокращением интенсивности питания и постепенным снижением веса. Снижение веса во второй фазе происходит

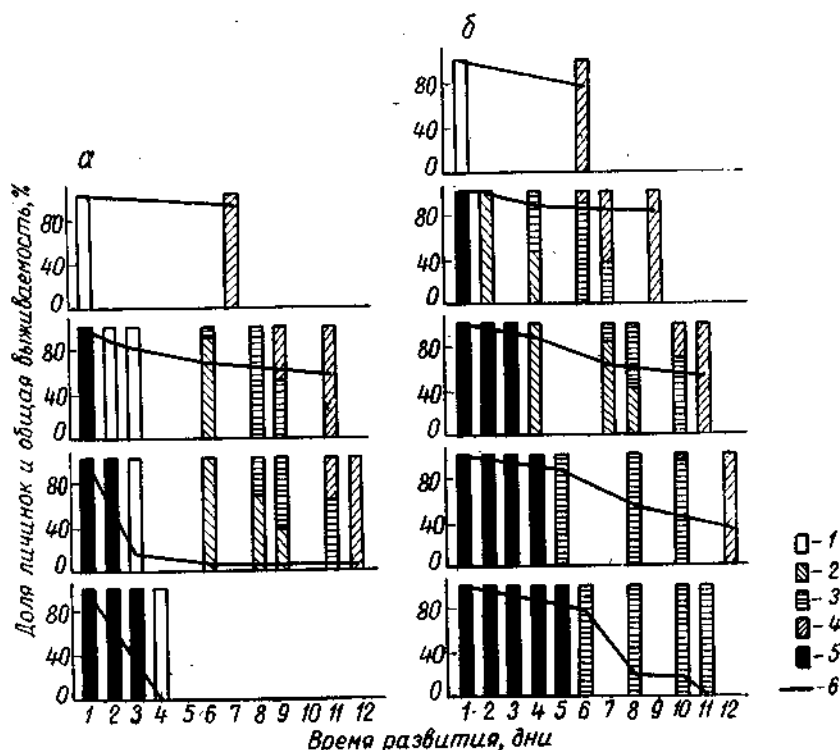


Рис. 1. Характер развития личинок колорадского жука после голодания в I (а) и II (б) возрастах:

1 — питающиеся личинки I возраста; 2 — II возраста; 3 — III возраста; 4 — IV возраста; 5 — голодающие личинки; 6 — выживаемость, %.

вплоть до ухода личинок в почву на окукливание. Личинки, пережившие голод, развиваются значительно дольше контрольных, причем длительность их развития пропорциональна продолжительности предшествующего голодания: личинки, голодавшие 3, 4 и 5 суток, начинают уходить в почву позже контрольных на 2, 3 и 10 суток соответственно. Увеличение сроков развития происходит главным образом за счет удлинения второй фазы развития; фаза накопления биомассы увеличивается незначительно (максимум на одни сутки). Голодные личинки, обнаружив корм, немедленно начинают питаться, вес их быстро повышается (рис. 2). При этом личинки, голодавшие 1, 2 и 3 суток, вскоре обгоняют по весу контрольных, демонстрируя компенсаторный рост. Трехсуточное пребывание без корма является своеобразным рубежом, после которого скорость накопления биомассы у возобновивших питание личинок резко снижается. Личинки, голодавшие 4 и 5 суток и возобновившие питание, не могут достичь веса контрольных особей.

О характере развития насекомых в опытах можно было судить на основании расчета относительной скорости их роста: ОСР у возобновив-

ших питание личинок после кратковременного голодания резко возрастает, после 4- и 5-суточного голодания снижается и становится значительно ниже, чем у контрольных личинок. Скорость потребления корма голодавшими личинками оказывается всегда меньше, чем у личинок, не прекращавших питание. Это позволяет предположить, что ускорение роста, сопровождающееся увеличением веса после первых трех суток голодания, связано с интенсификацией процессов пищеварения. Одного и того же веса за единицу времени насекомое может достичь в резуль-

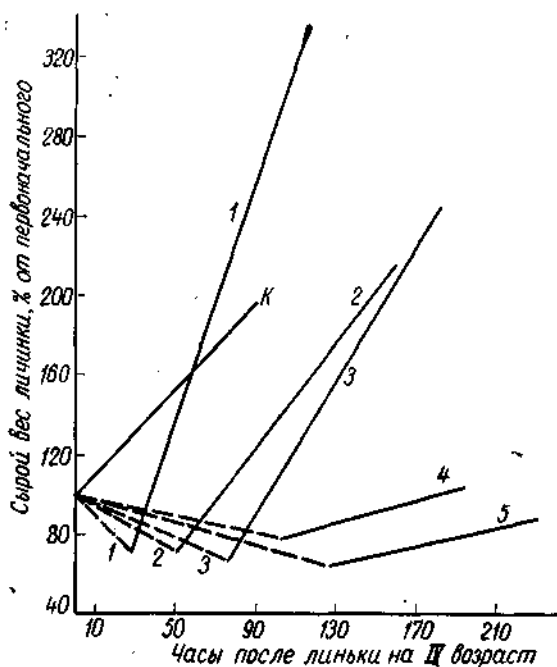


Рис. 2. Развитие личинок колорадского жука IV возраста во время голодания (---) и после возобновления питания (—). Цифры соответствуют длительности голодания в сутках, К — контроль.

Цифры соответствуют длительности голодания в сутках, К — контроль.

ло также максимальным. Расчеты темпов поглощения корма показывают ту же закономерность. По мере увеличения периода вынужденного голодания темпы потребления корма снижаются; такое снижение характерно не только для фитофагов с грызущим типом питания, но и для сосущих фитофагов (Gallorin, 1972). Таким образом, высокие темпы роста личинок колорадского жука, голодавших несколько суток, не обуславливаются усилением прожорливости. Причины ускорения ростовых процессов, видимо, иные, а именно: изменение характера секреторных процессов в кишечнике и усвоения корма.

Для определения усвояемости корма и установления эффективности процессов усвоения предложено несколько способов (Waldbauer, 1968). Наиболее точно о характере усвоения корма можно судить на основе данных о скорости потребления корма. Расчет ИПК показал, что у голодавших личинок он ниже, чем у контрольных. При возобновлении питания после длительного голодания (пять суток) ИПК вновь повышается. Его снижение может вызываться как уменьшением количества потребляемой пищи на единицу веса, так и (при сохранении равных рацио-

тате усиления прожорливости, а также путем интенсификации пищеварительных процессов.

Чтобы определить механизм компенсаторных явлений, следует определить три параметра: 1) прожорливость (интенсивность поедания корма), 2) характер секреторной деятельности эпителия кишечника и 3) эффективность усвоения корма.

Более длительное питание голодавших личинок, хотя и менее интенсивное, может в принципе обеспечить большее потребление корма. Однако в нашем случае, несмотря на удлинение периода питания голодавших разные сроки личинок, они съедали корма тем меньше, чем дольше голодали перед возобновлением питания (см. таблицу). И на второй фазе роста количество съеденного корма у контрольных личинок бы-

нов) усилением темпов прироста. В любом случае снижение ИПК свидетельствует о более полном и рациональном усвоении корма. Нормально питающиеся личинки должны съесть больше корма, чтобы извлечь из него достаточно питательных веществ. Действительно, из таблицы видно, что количество съеденного корма на единицу привеса выше у

Характеристика питания личинок колорадского жука IV возраста, голодавших разные сроки

Длительность голодания, сутки	Общее колич. съеденного корма, в т. ч. на 2-й фазе роста, мг	Колич. съеденного корма на 1 мг привеса, мг	Индекс потребления корма	Коэффициент эффективности переработки на рост потребленного корма
Контроль	335 (36)	$4,09 \pm 0,31$	$0,83 \pm 0,09$	$25,2 \pm 1,8$
1	314 (21)	$3,28 \pm 0,30$	$0,83 \pm 0,06$	$35,5 \pm 2,5$
2	240 (18)	$2,51 \pm 0,15$	$0,48 \pm 0,04$	$39,0 \pm 2,7$
3	198 (11)	$2,47 \pm 0,13$	$0,53 \pm 0,07$	$40,5 \pm 2,7$
4	195 (12)	$2,96 \pm 0,19$	$0,46 \pm 0,10$	$34,6 \pm 2,5$
5	169 (4)	$4,45 \pm 0,73$	$0,62 \pm 0,09$	$26,7 \pm 4,5$

нормально питающихся личинок и ниже у голодавших. Лишь личинки, голодавшие пять суток, съедают корма на единицу привеса больше контрольных, что, как будет показано ниже, связано с дисбалансом их пи-

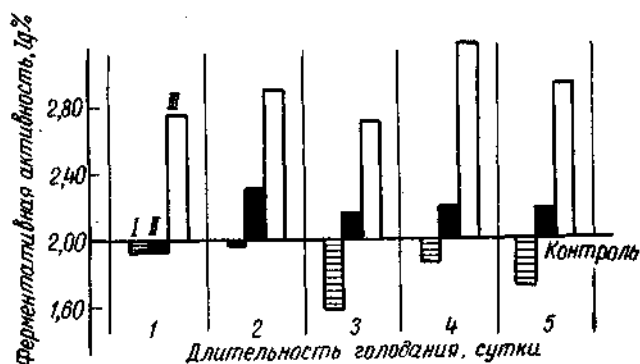


Рис. 3. Ферментативная активность в ткани средней кишки личинок колорадского жука IV возраста, голодавших разное время (до возобновления питания):

I — амилolyтическая, II — инвертазная, III — протеолитическая активность.

щеварительных функций, приводящим к чрезвычайному замедлению роста при относительно высоком потреблении корма.

Краткий голод стимулирует ростовые процессы у личинок колорадского жука. Однако чрезмерно длительное голодание приводит к необратимым процессам, в результате чего рост замедляется. Усиление темпов накопления биомассы у личинок, голодавших 1, 2 и 3 суток, сопровождается одновременным снижением количества поглощенной пищи, что указывает на возросший уровень усвояемости корма. Об этом же свидетельствует анализ эффективности переработки потребленного корма на рост K_1 (см. таблицу). В то время как интенсивность питания дает представление о темпах нанесения ущерба кормовому растению, эффективность переработки корма (скорость ассимиляции) показывает метаболический уровень и продукционную скорость у насекомого.

Усиление ростовых процессов у личинок, голодавших 1, 2 и 3 суток, и подавление их после более длительного голодания дает основание предполагать, что на рубеже между третьими и четвертыми сутками голодания в организме насекомого происходят определенные функциональные сдвиги, имеющие необратимый характер. С целью выяснения функциональных изменений в организме личинок колорадского жука после разных сроков их голодания соответственно этим срокам была определена активность пищеварительных ферментов в эпителии средней кишки.

Оказалось, что во время голодания изменения активности различных ферментов не одинаковы: активность одних ферментов подавляется, других — усиливается (рис. 3). Сильное возрастание протеолитической активности, возможно, связано с усиливающимся ферментативным гидролизом продуктов распада собственной эпителиальной ткани кишечника. Некоторое усиление инвертазной активности, особенно на вторые сутки голодания, противоречит известным данным о снижении карбогидразной активности в кишечнике насекомых в период голодания (Agarwal, Verma, 1969; Hori, 1970). Однако следует учитывать, что исследования по влиянию голодания на ферментативную активность в кишечнике насекомых обычно ограничивались кратким голоданием в течение нескольких часов. У колорадского жука инвертазная активность в первые сутки голодания также снижается, но затем вновь возрастает и даже превышает таковую у контрольных насекомых. Амилолитическая активность у голодавших личинок оказалась сниженной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере колорадского жука нами показано, что в то время как личинки I возраста с трудом переживают двухсуточное абсолютное голодание, в последнем, IV, возрасте они способны оставаться без пищи 8—10 дней и затем возобновлять питание. Однако такой способностью обладают лишь отдельные личинки; предельным сроком голодания для основной массы личинок, после которого еще возможно нормальное питание и развитие в этом возрасте, является шесть суток. Развитие личинок, перенесших голод разной продолжительности, неодинаково. Довольно четко выделяется своеобразная критическая длительность голодания. При возобновлении питания до наступления этого момента личинки обнаруживают компенсаторный рост, догоняя и затем перегоняя в развитии особей, не прекращавших питание. Для личинок, возобновивших питание в период после перехода через критическое состояние, характерно замедленное развитие; они не могут достичь веса нормально питающихся особей, а при более длительном голодании гибнут.

Нами показано, что, вопреки установившемуся мнению (Waldbauer, 1968), компенсаторный рост отнюдь не обязательно должен быть обусловлен возрастающей после голодания прожорливостью. Голодавшие личинки колорадского жука, напротив, менее интенсивно поедают корм и потребляют его в меньшем объеме. Усиленный рост их возможен за счет интенсификации пищеварительных процессов — как ферментативного гидролиза потребленного корма, так и увоения его продуктов. Усиление ферментативной активности позволяет более полно гидролизовать потребляемую пищу, которая в результате более эффективно усваивается организмом.

Широко распространенная точка зрения, согласно которой голодание, вызванное нехваткой корма, всегда отрицательно сказывается на жизнеспособности насекомых, должна быть пересмотрена с учетом возможности компенсаторного роста.

Всесоюзный научно-исследовательский
технологический институт
по карантину и защите растений МСХ СССР

Поступила в редакцию
30 июня 1980 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Ижевский С. С. Фотометрический метод учета корма насекомых.—Защита растений, 1972, № 10, с. 47.
- Ижевский С. С. Некоторые свойства карбогидраз кишечника колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say.—ИДВШ, Биол. науки, 1973, № 9, с. 37—43.
- Ижевский С. С. Физиологическое действие минеральных солей на колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say.—Экология, 1976, № 4, с. 90—92.
- Agarwal V. P., Verma S. R. The physiology of alimentary canal of *Belostomatia inaequalis* (Insecta: Heteroptera).—J. Zool. Soc. India, 1969 (1970), 21, № 2, p. 177—186.
- Gallopin G. C., Kitching R. L. Studies on the process of ingestion in the predatory bug *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae).—Can. Entomol., 1972, 104, N 2, p. 231—237.
- Herrewege C. Consommation alimentaire chez mâles adultes de *Blattella germanica* (L.): influence de l'âge, de la nourriture larvaire et du jeune.—Arch. sci. physiol., 1971, 25, № 3, p. 401—413.
- Herrewege C. Régulation de la prise de nourriture, après un jeune, chez les mâles de la blatte germanique dans différentes conditions alimentaires.—Entomol. exp. et appl., 1974, 17, N 2, p. 234—244.
- Hill L., Goldsworthy G. J. The utilization of reserves during starvation of larvae of the migratory locust.—Comp. Biochem. and Physiol., 1970, 36, N 1, p. 61—70.
- Hori K. Some properties of amylase in the salivary gland of *Lygus disponis* (Hemiptera).—J. Insect Physiol., 1970, 16, N 2, p. 373—386.
- Копец С. Über den positiven Einfluss vorübergehend angewandter Hungerkuren auf des weitere Wachstum der Smetterlingsraupen.—Z. Vergl. Physiol., 1938, 26, S. 102—106.
- Waldbauer J. P. Quantitative relationships between the numbers of fecal pellets, fecal weights and the weight of food eaten by tobacco hornworms, *Protoparce sexta* (Japan) (Lepidoptera: Sphingidae).—Entomol. exptl. et appl., 1964, 7, N 4, p. 310—314.
- Waldbauer G. P. The consumption and utilization of food by insects.—Advances Insect Physiol., vol. 5. London—New York, 1968, p. 229—288.