

УДК 595.14:632.7:635

Н. А. Рябченко, Н. И. Никитин

Дніпропетровський державний аграрний університет

ВЛИЯНИЕ ПИЩЕВОГО ФАКТОРА НА МИКРОЭВОЛЮЦИЮ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА

Різноміснї аспекти взаємодії колорадського жука з кормовою рослиною (картопля, паслін солодко-гіркий) визначили роль цих рослин як напрямного фактора мікроеволюційних процесів у популяції шкідника.

Many-sided research of interaction of Colorado beetle and fodder plant (potato, nightshade sweetly-bitter) defines the role of the plants as guiding factor of microevolutional processes in pest population.

Введение

С экологической пластичностью колорадского жука связана легкость адаптации его популяции к новым условиям обитания и кормовым растениям. Однако при этом, как показали исследования многих авторов [6; 7; 12], происходят микроэволюционные преобразования структуры популяций вида, адекватно кормовым растениям путем отбора наиболее приспособленных форм. Его адаптивная микроэволюция носит характер внутривидовой дивергенции. Это подтверждается результатами биотаксономического анализа внутривидовой структуры насекомого с помощью методов фенетики популяции – по долевого соотношению 9 морф переднеспинки имаго [5; 10; 11].

По данным исследований [8; 9; 14], адаптационный полиморфизм взаимосвязан с внешними признаками особей колорадского жука и проявляется, в первую очередь, выраженными различиями трофических реакций форм вредителя на виды и сорта пасленовых растений.

Изучение внутривидовых особенностей взаимоотношений колорадского жука с различными пасленовыми растениями позволяет заключить, что к данному виду применим вывод о решающем значении в его адаптивных процессах барьеров иммунногенетической системы растений, определяющих темпы и направленность микроэволюционных преобразований в популяциях вредителей [6; 7; 10; 11]. Все это обуславливает научно обоснованную разработку путей управления микроэволюционными процессами в популяциях колорадского жука.

Материал и методы исследований

Экспериментальная работа выполнялась на опытном поле учебно-опытного хозяйства «Самарский» Днепропетровского государственного аграрного университета, а также на Никопольском овощном сортоиспытательном участке.

Оценку повреждаемости растений картофеля колорадским жуком проводили по методике И. Д. Шапиро и др. [14]. Пищевое предпочтение жуками листьев картофеля определяли в эксикаторах по методу С. Р. Фасулати [12]. Биотаксонометрический анализ структуры популяций колорадского жука проводили с использованием методов фенетики популяций – по долевого соотношению доминантных морф переднеспинки имаго [11]. Активность пищеварительных ферментов колорадского жука изучали по методике профессора Н. А. Вилковой [2].

Результаты и их обсуждение

Результаты проведенных исследований показали, что разнокачественное питание вызывает отклонения в ориентировочно-исследовательской деятельности колорадского жука, продолжительности акта питания и отдельных звеньев этого процесса (рис.).

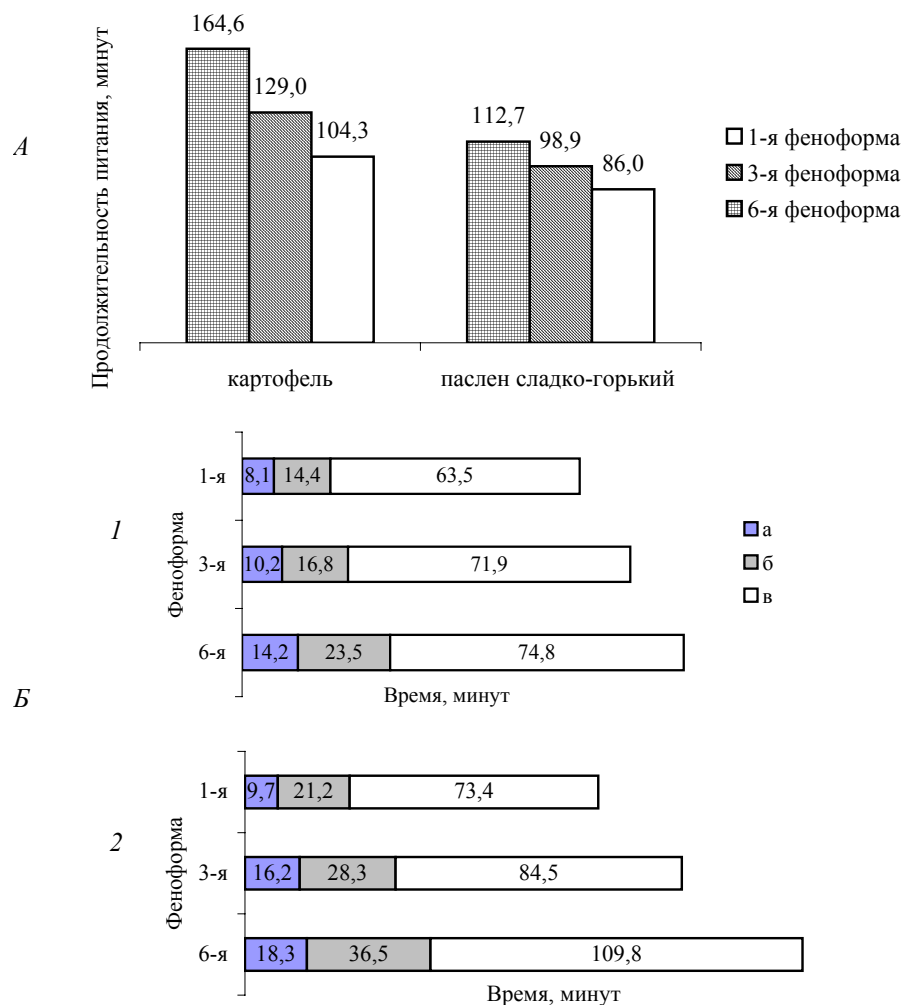


Рис. Продолжительность (А) и структура (Б) акта питания 1-й, 3-й, 6-й феноформ колорадского жука (минут): 1 – паслен сладко-горький, 2 – картофель; а – выбор места питания, б – откусывание растительного субстрата, в – механическая обработка субстрата.

Питание трех феноформ колорадского жука на относительно устойчивом сорте картофеля Зарево приводит к значительному увеличению времени на поиск места питания на растении и обработку растительного субстрата в сравнении с пасленом сладко-горьким. Интенсификация пищевой и пищедобывающей деятельности при питании этого вредителя на устойчивом сорте Зарево связана с недостаточностью метаболического насыщения организма.

Оценка энергетической ценности контрастных по устойчивости к колорадскому жуку растений показала, что энергетический обмен личинок в расчете на биомассу был ниже при питании устойчивым сортом Зарево в сравнении с неустойчивым пасленом сладко-горьким (табл. 1).

Таблица 1

Энергетический обмен феноформ колорадского жука при различном питании

Растения	Биомасса личинок четвертого возраста, мг	Энергетические показатели			
		стандартный обмен, мг	привес, дж	экскременты, дж	продукция, дж
1-я феноформа					
Картофель	104,7	82,4	245,3	111,9	449,6
Паслен сладко-горький	136,4	98,7	324,4	86,3	509,4
3-я феноформа					
Картофель	111,2	79,6	234,1	124,2	437,9
Паслен сладко-горький	142,5	102,9	305,8	92,8	501,5
6-я феноформа					
Картофель	107,6	83,5	237,5	122,6	443,6
Паслен сладко-горький	135,9	94,1	314,2	98,4	506,7

Одну из основных линий эволюции пищеварительной системы фитофагов мы видим в адаптациях, направленных на повышение эффективности и экономичности работы пищеварительных желез [14]. Эти адаптации служили, в первую очередь, созданию относительно гомеостатических условий питания и стабилизации поступления необходимых организму энергетических и пластических веществ [1].

Сравнительные исследования архитектоники пищеварительной системы феноформ колорадского жука, питавшихся различными растениями, не позволили нам установить характерные особенности строения секреторных отделов, связанных с топической и онтогенетической специализацией.

На основании выполненных исследований мы приходим к выводу, что архитектура пищеварительной системы феноформ колорадского жука носит черты строгой адаптации к роду пищи и служит отражением пищевой специализации вида.

У колорадского жука внутриполостное пищеварение и пищеварительный тракт наименее дифференцированы на отделы. Слюнные железы, как правило, не принимают активного участия в пищеварении, и гидролиз пищи идет внутри полости мезентериума. По нашему мнению, приспособительная эволюция средней кишки у этого вида шла по пути не морфологической, а функциональной дифференциации.

Доказано участие в пищеварительных процессах феноформ колорадского жука активного липолиза. У всех феноформ обнаружена способность к эндогенному протеолизу белков пищи. При этом нами были выявлены три группы эндопротеиназ, активных при различных pH . Зона низких значений pH характеризует пепсинное пищеварение ($pH = 2$), зона нейтральных значений – химотриптическое ($pH = 6$) и зона высоких значений pH – триптическое пищеварение. Детальное рассмотрение полученных материалов показывает, что фенотипическая специфика пищеварения колорадского жука выражается в различном уровне активности соотношений и свойствах ферментов.

На основании собственных наблюдений и данных литературы можно сделать вывод, что оптимальная стратегия технологического процесса при переработке нутриентов представляет сложный многоступенчатый процесс.

Рассматривая пищеварительный аппарат колорадского жука как функционально целостную систему, на основании полученных данных можно определить стратегию технологического процесса переработки пищевых масс насекомым по мере продвижения по кишечнику.

Колорадский жук обладает грызущим ротовым аппаратом. У этого вида начальные этапы обработки пищевого субстрата (механическая и химическая) происходят внутрикишечно. Механически размельченная и подвергнутая предваритель-

ным изменениям в стоматодеуме пищевая масса поступает в основное химическое депо – среднюю кишку. Далее, при продвижении вдоль кишки в каудальном направлении, пища подвергается действию пищеварительных ферментов, секретируемых эпителием средней кишки; процесс осуществляется в четыре стадии. Первая стадия происходит в химусе, заключенном в перитрофической мембране, и включает дезагрегацию и частичную деполимеризацию компонентов пищи. Продукты этого процесса, способные проникать через перитрофическую мембрану, попадают во вторую зону пищеварения – пространство, образованное перитрофической мембраной и эпителием средней кишки. Третья (пристеночное пищеварение) и четвертая (всасывание) стадии проходят непосредственно в зоне рабдориума средней кишки.

Таким образом, у колорадского жука пищеварение состоит не только из сложного «вертикального» процесса обработки пищи вдоль пищеварительного тракта, но и из не менее сложного процесса «горизонтального» пищеварения, идущего от химуса, ограниченного перитрофической мембраной до эпителиальной стенки.

Особое внимание при рассмотрении ферментных ансамблей пищеварительного тракта нами обращено на активность эндогидролаз, выступающих в качестве первого и наиболее важного звена в цепи деполимеризации нативных основных биополимеров пищи. У колорадского жука также широко представлены карбогидразы, протеиназы и липазы [14].

Характерной особенностью ферментных ансамблей колорадского жука является широкая представленность карбогидраз. К наиболее активным из карбогидраз следует отнести эндоамилазу, осуществляющую гидролиз важнейшего полисахарида растений – крахмала [5–7].

Среди различных форм видовых адаптаций пищеварительной системы колорадского жука важная роль отводится способности к адекватному изменению деятельности пищеварительных желез в онтогенезе вредителя под влиянием кормового растения [2]. Ферментные адаптации выступают как первичные регулирующие системы, имеющие общебиологическое значение. К числу наиболее существенных онтогенетических адаптаций относят ферментные приспособления и регуляцию уровня функциональной напряженности пищеварительных желез. Такие адаптации нами выявлены у основных феноформ колорадского жука при питании на устойчивом сорте картофеля Зарево (табл. 2).

Адаптивные свойства гидролаз, как и вопрос об адаптивных реакциях пищеварительных желез основных феноформ колорадского жука, пока еще в литературе не обсуждались. Полученные результаты показывают достоверную связь показателей сравнительного уровня активности гидролаз со степенью устойчивости картофеля и паслена, служащих колорадскому жуку источником питания.

Повышение активности пищеварительных ферментов в связи с возникающими трудностями гидролиза картофеля у колорадского жука, как показали наши исследования, тесно связано с гиперфункцией и гипертрофией наиболее активно участвующих в пищеварении отделов пищеварительного тракта. В опытах мы наблюдали типичные особенности гипертрофии дивертикулов и кардинальной части средней кишки при питании на неблагоприятном корме.

Важной особенностью развития компенсаторных процессов является сочетание гипертрофии и гиперплазии с преобладанием одной из них [2]. По механизму возникновения обнаруженная нами гипертрофия относится к так называемой рабочей компенсаторной гипертрофии. Этот вид гипертрофии возникает при усиленной работе органа при питании на труднодоступном субстрате. В основе этого явления лежит увеличение числа специфических внутриклеточных структур [13].

Таблица 2

Активность пищеварительных ферментов девяти феноформ колорадского жука, питавшихся на различных растениях

Фено-форма	Карбогидразы		Протеиназы		Трибутириназа, % гидролизованного трибутирина
	α -амилаза, % гидролизованного крахмала	инвертаза, мг % глюкозы	типа пепсина, мг % тирозина	типа трипсина, мг % тирозина	
Картофель					
1	91,5	89,1	16,9	11,4	9,5
2	88,9	86,2	15,2	10,5	8,4
3	92,1	87,4	16,5	11,5	9,3
4	89,4	81,5	15,1	10,9	8,5
5	87,3	89,7	15,4	10,2	8,2
6	91,7	86,2	16,3	11,7	9,7
7	88,5	83,5	15,7	10,3	8,3
8	90,2	84,9	15,1	10,2	8,6
9	87,4	83,8	15,3	10,5	8,5
Паслен сладко-горький					
1	86,3	82,5	15,7	10,6	8,9
2	82,7	78,3	14,8	9,3	7,8
3	87,1	83,4	15,4	10,7	8,6
4	80,2	75,6	14,7	9,5	7,9
5	83,9	78,7	14,9	9,6	7,5
6	88,5	83,9	15,8	10,9	8,8
7	81,4	77,4	14,7	9,4	7,8
8	80,9	76,9	14,9	9,7	7,9
9	82,3	78,7	14,7	9,5	7,6

Электронномикроскопические исследования показали, что в гипертрофированных клетках увеличивается размер ядер, возрастает величина митохондрий и их количество. Этот процесс сопровождается интенсификацией синтеза белков и повышением концентрации РНК [4]. В секреторных клетках отмечено увеличение эндоплазматической сети и числа рибосом. Все эти изменения являются следствием гиперплазии ультраструктур клеток. В конечном итоге орган, который претерпел описанные изменения, усиливает функцию.

Компенсаторная гипертрофия, сопровождаемая гиперфункцией пищеварительных желез, имеет огромное значение в жизнедеятельности колорадского жука. В ряде случаев, благодаря развитию компенсаторных реакций в ответ на смену пищевого субстрата, увеличение деятельности секреторного аппарата обеспечивает организм энергетическими и пластическими метаболитами. Однако бывают случаи, когда функциональное напряжение секреторных центров не может обеспечить метаболические требования организма, что и приводит к развитию патологических процессов.

В наших исследованиях в качестве основного критерия оценки функционального состояния пищеварительной системы колорадского жука использовалось количественное определение изменений сорбирования изолированными органами нейтрального красного [3].

Результаты исследований показали, что питание колорадского жука на разных по устойчивости сортах картофеля сказывается на изменении сорбции нейтрального красного, и, следовательно, на функциональной напряженности пищеварительных желез. Высокие показатели сорбции красителя характеризуют 1-ю, 3-ю и 6-ю феноформы колорадского жука, питавшегося на более устойчивых сортах картофеля – Повинь и Серпанок (табл. 3).

Таблица 3

**Изменение интенсивности прижизненной окраски пищеварительных желез
деяти фенотипов колорадского жука на различных растениях (2002–2003 гг.)**

Феноформа	Средние показатели ФЭК			
	Сорта картофеля			Паслен сладко-горький
	Повинь	Серпанок	Багрянка	
Имаго				
1	0,537±0,01	0,549±0,02	0,417±0,03	0,432±0,01
2	0,521±0,03	0,534±0,01	0,402±0,02	0,398±0,02
3	0,572±0,02	0,582±0,01	0,412±0,02	0,425±0,02
4	0,514±0,01	0,512±0,02	0,405±0,01	0,387±0,01
5	0,519±0,01	0,519±0,02	0,396±0,02	0,392±0,03
6	0,557±0,03	0,573±0,01	0,463±0,01	0,418±0,03
7	0,508±0,02	0,521±0,01	0,387±0,03	0,384±0,01
8	0,511±0,03	0,508±0,02	0,392±0,02	0,395±0,02
9	0,516±0,02	0,512±0,01	0,401±0,02	0,381±0,01
Личинки III возраста				
1	0,623±0,02	0,614±0,01	0,482±0,01	0,463±0,01
2	0,601±0,01	0,587±0,02	0,453±0,02	0,432±0,01
3	0,618±0,01	0,623±0,02	0,474±0,02	0,469±0,02
4	0,572±0,02	0,592±0,01	0,442±0,01	0,446±0,01
5	0,564±0,01	0,576±0,01	0,459±0,01	0,438±0,02
6	0,643±0,03	0,607±0,01	0,475±0,01	0,457±0,02
7	0,572±0,02	0,583±0,02	0,436±0,02	0,429±0,01
8	0,581±0,01	0,593±0,01	0,443±0,01	0,423±0,01
9	0,574±0,01	0,564±0,01	0,435±0,01	0,429±0,02

Полученные данные об адаптивном изменении активности гидролаз при смене пищевого субстрата позволяют сделать вывод, имеющий большое значение для изучения микроэволюции колорадского жука о том, что питание на труднодоступном субстрате (устойчивые сорта) приводит к устойчивой гипертрофии и гиперфункции секретирующих отделов пищеварительного тракта и сопровождается увеличением активности отдельных гидролаз.

Необходимо подчеркнуть, что состояние гиперфункции секреторных центров пищеварительного тракта связано с напряжением метаболических процессов, влекущих за собой резкое увеличение потребностей организма в пищевых веществах и энергии. Особое значение это приобретает в критические периоды онтогенеза колорадского жука.

Таким образом, проведенные исследования позволили установить, что ряд эволюционных и онтогенетических механизмов взаимосвязей колорадского жука с кормовым растением базируется на понимании специализации вредителя и его микроэволюции.

Выводы

Питание колорадского жука на относительно устойчивом сорте картофеля Зарево характеризуется увеличением времени на 15–24 % на поиск места обитания и обработку растительного субстрата в сравнении с пасленом сладко-горьким.

Энергетический обмен личинок в расчете на их биомассу был на 23–31 % ниже при питании на сорте Зарево в сравнении с пасленом сладко-горьким.

Достоверными выражениями онтогенетических адаптаций являются ферментативные приспособления и функциональная напряженность пищеварительных желез колорадского жука при питании на сорте Зарево.

Питание на сорте Зарево приводит к устойчивой гипертрофии и гиперфункции секретирующих отделов пищеварительного тракта колорадского жука и сопровождается увеличением активности отдельных гидролаз.

Библіографічні посилання

1. Вилкова Н. А. Кинетика онтогенеза растений и направление пищевой специализации насекомых / Н. А. Вилкова, И. Д. Шапиро // Матер. Всесоюзной конф. по морфологии растений. – М.: МГУ, 1968. – С. 32–33.
2. Вилкова Н. А. Иммуитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов / Чтения памяти Н. А. Холодковского. – Л.: Наука, 1979. – Т. 31. – С. 68–103.
3. Граменицкий Ч. М. Прижизненная окраска клеток и тканей. – Л., 1963. – 146 с.
4. Меерсон Ф. З. Пластическое обеспечение функций организма. – М.: Наука, 1967. – 317 с.
5. Никитин Н. И. Внутривидовая структура колорадского жука в Украине / Н. И. Никитин, Н. А. Рябченко // Биотехнология – охране окружающей среды. Матер. II Междунар. конф. – М.: МГУ, 2004. – С. 62.
6. Рябченко Н. А. Энергетические особенности питания колорадского жука на картофеле / Н. А. Рябченко, Н. И. Никитин // Биологические науки и проблемы растениеводства. – Умань: УДАУ, 2003. – С. 960–964.
7. Рябченко Н. А. Микроэволюционные процессы в популяции колорадского жука / Н. А. Рябченко, Н. И. Никитин // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Матер. II Междунар. конф. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 156–158.
8. Смелянец В. П. Влияние различных по устойчивости генотипов картофеля на структуру популяции колорадского жука / В. П. Смелянец, В. Р. Педько // Захист і карантин рослин. – 1996. – № 4. – С. 67–74.
9. Фасулати С. Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в европейской части СССР // Экология. – 1985. – № 6. – С. 50–56.
10. Фасулати С. Р. Внутривидовая структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Coleoptera: Chrysomelidae*) и популяционно-биологические аспекты устойчивости к нему сортов картофеля. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л.: ВИЗР, 1987. – 20 с.
11. Фасулати С. Р. Анализ структуры популяций колорадского жука и его значение для разработки зональных систем защиты картофеля // Бюл. ВИЗР. – 1987. – Т. 63. – С. 38–43.
12. Фасулати С. Р. Микроэволюционные аспекты воздействия сортов картофеля на структуру популяций колорадского жука // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. – Л.: ВИЗР, 1988. – С. 71–84.
13. Хесин Л. Е. Размеры ядер и функциональное состояние клеток. – М.: Наука, 1967. – 420 с.
14. Шапиро И. Д. Иммуитет полевых культур к насекомым и клещам. – Л.: ЗИН АН СССР, 1985. – 321 с.
15. Методические рекомендации по оценке устойчивости сельскохозяйственных культур к вредителям / Под ред. И. Д. Шапиро. – Л.: ВИЗР, 1987. – 46 с.

Надійшла до редакції 05.12.05.