

В. Б. СОЛОДОВНИКОВ

ИЗМЕНЕНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ГУСЕНИЦ КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО
ШЕЛКОПРЯДА (*ANTHERAEA PERNYI*) НА КОРМОВОМ
ГРАДИЕНТЕ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном 13 II 1948)

Описание модификации поведения можно найти уже в работах Ч. Дарвина^(1, 2) и Ллойд Моргана⁽³⁾. Изменения поведения насекомых при воспитании их в измененных условиях кормления зарегистрированы А. С. Данилевским⁽⁶⁾, А. Пикте^(4, 5), И. В. Кожанчиковым⁽⁷⁾, Н. Мейер и З. Мейер⁽⁸⁾ и многими другими. Не подлежит сомнению, что физиологические модификации, подобные описанным перечисленными авторами, имеют большое значение для жизни особи и вида.

Однако до настоящего времени сравнительно мало известно о механизме выработки и природе физиологических модификаций. До сих пор не произведен количественный учет даже контрастных физиологических модификаций, возникающих в обычных условиях воспитания культур. Разрешение этих вопросов должно идти по линии феногенетического анализа реакций поведения различных организмов, воспитываемых при оптимальных условиях и при уклонении, в условиях развития на ранних стадиях.

В нашей работе⁽⁹⁾ по исследованию жизнеспособности и флуктуирующей изменчивости гусениц дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi*), воспитываемых при постоянных и изменяющихся условиях кормления, была констатирована появляющаяся в I возрасте физиологическая настройка * к неблагоприятному корму — ирге. Этот же объект показался нам удобным и для феногенетического анализа поведения гусениц **, воспитываемых в различных условиях кормления.

Ориентировочные опыты проведены во вторую половину первой весенней выкормки, основная масса опытов — во вторую осеннюю выкормку. Для опытов оживлено 4460 яиц, полученных от 25 бабочек. 2222 гусеницы, вылупившиеся из яиц, воспитывались на дубе *Quercus robur*, 2230 гусениц воспитывались на березе *Betula verrucosa*. Изменение поведения гусениц регистрировалось на кормовых градиентах, составленных из веток вышеуказанных видов растений.

Наиболее приемлемым оказался такой вариант применения кормовых градиентов, при котором 30—52 синхронно развивающихся гусе-

* Физиологической настройкой мы называем зафиксированный в развитии функциональный ответ организма на внешние воздействия.

** Изучение поведения гусениц на кормовых растениях было включено в план работы аспиранта нашей кафедры Г. А. Розенштейна еще в 1941 г. К сожалению, его работа прервана в самом начале. Результаты ее утеряны и не могли быть восстановлены, так как сам автор ее безвременно погиб на фронте Великой Отечественной войны в 1945 г.

ниц, снятых с веток кормовых растений, помещались в картонные кюветы вблизи больших (50—60 см высотой) букетов, составленных из равномерно чередующихся дубовых и березовых веток. Гусеницы очень быстро покидали кювету и расплозились по веткам растений. Для получения более надежных данных по распределению гусениц на кормовом градиенте они выдерживались на нем длительное время (12—24 часа), затем производился подсчет. Температурные условия и условия влажности были одинаковыми для каждой серии опыта и приближались к оптимальным.

Только что вылупившиеся из яиц гусеницы I возраста хотя и сразу принимаются за корм, но никакой особой избирательности не проявляют. Из 649 гусениц, которые тотчас же после вылупления из яиц были помещены на градиент, 308 гусениц выбрали ветки дуба, 341 гусеница — ветки березы. Испытание гусениц, выкармливаемых дубовыми листьями, показало, что они во всех возрастах выбирают на кормовом градиенте главным образом дуб (табл. 1). Однако уже

Таблица 1

Результаты испытания гусениц китайского дубового шелкопряда на кормовом градиенте, составленном из веток березы и дуба *

Возраст	Распределение на кормовом градиенте гусениц «дубовой» серии			Распределение на кормовом градиенте гусениц «березовой» серии		
	Σn_Q	Σn_{Bet}	$M_{взв} Q \%$	Σn_Q	Σn_{Bet}	$M_{взв} Q \%$
I	295	78	78,7	378	85	81,2
II	441	135	74,0	195	202	49,7
III	252	73	76,8	254	443	37,4
IV	304	148	67,4	111	245	30,9
V	226	125	64,2	149	395	27,9
Всего	1518	559	—	1087	1370	—

* Σn_Q , Σn_{Bet} — суммарные количества гусениц, обнаруженных, соответственно на дубовых и березовых ветках градиента. $M_{взв} Q$ — взвешенные средние процентных количеств гусениц на ветках дуба.

первые опыты показали необходимость применения статистических методов для изучения выбранной реакции. Нам никогда не удавалось наблюдать, чтобы 100% гусениц „дубовой“ серии оказалось на дубовых ветках градиента: наблюдаемые отклонения всегда были велики ($\lim = 59,4—83,2\%$).

Несмотря на значительное варьирование реакции поведения в нормальных условиях, гусеницы, воспитанные на березе, показали еще большую изменчивость ($\lim = 19,6—83,5\%$). Подсчет опытных данных по всем возрастам показывает, что коэффициент изменчивости для гусениц, воспитанных на дубовом корму, равен 11%, для гусениц, воспитанных на березе, 42,3%. При сравнительно небольшом числе опытов (всего 33) разница между указанными коэффициентами все же оказалась статистически достоверной ($t=6,4$).

Если проследить (табл. 1, рис. 1) изменение опытных данных по „березовой“ культуре от возраста к возрасту, то легко можно обнаружить выработку физиологической настройки к новым условиям развития. Количество гусениц „березовой“ серии, обнаруживаемых на березовых ветках кормового градиента, непрерывно возрастает по мере перехода их от одного возраста к другому. В IV и V возрастах удалось наблюдать на ветках березы уже до 77,2% гусениц. Если

учесть всех гусениц, прошедших кормовой градиент после того, как окончательно устанавливается физиологическая настройка в III возрасте, то разница в процентных количествах гусениц, обнаруженных на дубовых ветках градиента при испытании „дубовой“ и „березовой“ серий, и коэффициент достоверности этой разницы весьма значительны ($\text{Diff}=34,26$, $t=21,6$).

Данные по изменению поведения гусениц „березовой“ серии на кормовом градиенте, представленные графически (рис. 1), показывают зависимость поведения гусениц этой серии от возраста, хорошо описываемую степенным уравнением ($y=Bx^k$), характерным для некоторых показателей роста.

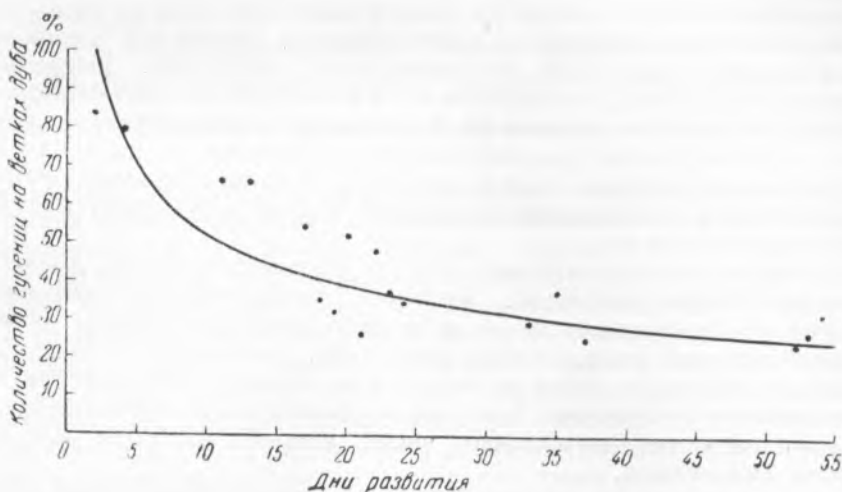


Рис. 1. Изменение распределения гусениц «березовой» культуры на кормовом градиенте по дням развития

В связи с экспериментальными данными, полученными нами, а также данными ряда других авторов, в настоящее время можно расширить представление о пластичности онтогенеза. Современной феногенетике известны морфозы, затрагивающие почти все детали морфологии организма (¹⁰⁻¹⁴). После выяснения чувствительных периодов того или иного признака удается получать направленные морфозы у 90—100% особей (^{14, 15}). Все это говорит о значительной пластичности онтогенеза, но не исчерпывает ее. Наряду с возникновением морфологических модификаций в организме под влиянием измененных условий развития возникает, повидимому, не меньшее, а может быть, даже и большее количество физиологических модификаций. В наших опытах получена физиологическая модификация поведения китайского дубового шелкопряда на кормовых растениях.

На основании опытных данных можно провести феногенетический анализ этой модификации. Гусеницы I возраста, приступившие к поеданию любого вида корма, выбирают на кормовом градиенте листья дуба. Такое поведение гусениц в „дубовой“ серии сохраняется во всех возрастах. Наоборот, в „березовой“ серии только половина гусениц II возраста, непрерывно выкармливаемых листьями березы, оказывается на дубовых ветках градиента. Вторая половина оказывается на ветках березы. Это может, с одной стороны, говорить о неодновременном возникновении настройки к новому виду корма. Не исключена возможность и физиологического срыва в поведении гусениц II возраста „березовой“ серии, в результате чего мы имеем, следовательно, случайное, беспорядочное распределение гусениц этого возраста на ветках градиента.

Результаты дифференциального испытания гусениц II возраста „березовой“ серии, выбравших тот или иной вид корма, говорят в пользу второго предположения. Общее усиление изменчивости изучаемой реакции поведения в „березовой“ серии также подтверждает предположение о наличии явлений функциональных срывов при действии новых условий жизни. Функциональный срыв следует считать первичной реакцией организма при этих условиях. Можно наметить четыре возможности развития первичного изменения реакции: 1) сохранение функционального срыва, 2) выработка положительной настройки к новым условиям, 3) выработка отрицательной настройки, 4) погашение функционального срыва с возвращением к исходному состоянию.

Модификация поведения, выработанная в „березовой“ серии наших опытов, носит характер положительной настройки. Исследуя на кормовом градиенте, составленном из веток дуба и ирги (*Amelanchier*), гусениц, которые в течение пяти возрастов выкармливались листьями ирги, мы обнаружили равномерное распределение их на обоих видах предлагаемых растений. Следовательно, в данном примере функциональный срыв, появившийся на ранних стадиях, сохраняется до конца гусеничного развития.

По нашим представлениям, вся система модификаций, имеющаяся в распоряжении организма, является адаптационным механизмом, выработанным исторически и постоянно поддерживаемым отбором. Физиологический срыв реакции поведения, связанной с определенным видом корма, при крайней нехватке или полном исчезновении этого корма является первичной адаптивной реакцией. Он может обеспечить, по крайней мере, выживание части особей на более или менее подходящих кормах.

Вряд ли правильно, однако, обобщать приспособительные возможности организма. Из работ, предпринятых в нашей лаборатории (14-18), легко можно усмотреть, что все типы физиологических модификаций в конкретных условиях существования организма могут носить как адаптивный характер, так и быть вредными для организма.

Вышеизложенные данные соответствуют также и данным опытов (9) по применению колеблющихся условий кормления и говорят о том, что и при выкармливании первых возрастов гусениц китайского дубового шелкопряда, во избежание „порчи вкуса“ и установления вредной физиологической настройки гусениц, следует удалять недоброкачественные листья на ветках кормовых растений. Полезные физиологические настройки к определенным видам корма следует вырабатывать, начиная с первых дней выкормки.

Биологический институт
Ленинградского государственного университета

Поступило
12 II 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ч. Дарвин, Прирученные животные и возделываемые растения, 1—2, под ред. И. М. Сеченова и А. Герда, СПб, 1861. ² Ч. Дарвин, Происхождение человека и половой подбор, пер. И. Сеченова, СПб, 1896. ³ Ллойд Морган, Привычка и инстинкт, пер. М. Чепинской, СПб, 1899. ⁴ A. Pictet, Mém. Soc. Phys. Genève, 35 (1905). ⁵ A. Pictet, Bull. Soc. Lepid. Genève, 1 (1905). ⁶ А. С. Данилевский, Энтом. обозр., 26, № 1—4 (1935). ⁷ И. В. Кожанчиков, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 6, № 4 (1941). ⁸ Н. Мейер и З. Мейер, Зоол. журн., 22, в. 2 (1946). ⁹ В. Б. Солодовников, ДАН, 53, № 7 (1946). ¹⁰ R. Goldschmidt, Z. f. ind. Abst. u. Ver., 69, 1 (1935). ¹¹ Г. Фризен, Биол. журн., 41, в. 4, 887 (1935). ¹² В. И. Грацианский, Канд. диссертация, ЛГУ, 1941. ¹³ И. А. Рапопорт, Журн. общ. биол., 2, № 3 (1941). ¹⁴ В. Б. Солодовников, Канд. диссертация, ИЭМ, 1946. ¹⁵ М. Е. Лобашев, ДАН, 22, № 4 (1941). ¹⁶ В. Б. Солодовников, ДАН, 58, № 2 (1947). ¹⁷ М. Е. Лобашев и Л. А. Кореневич, ДАН, 57, № 9 (1947). ¹⁸ М. Е. Лобашев и Т. Г. Иванова, ДАН, 53, № 1 (1947).