

ФИЗИОЛОГИЯ

М. Е. ЛОБАШЕВ

**СУТОЧНЫЙ РИТМ КОРМОВОЙ АКТИВНОСТИ И РОСТА
ГУСЕНИЦ ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 28 I 1950)

Изучение суточного и сезонного ритмов жизнедеятельности животных имеет многостороннее значение: с одной стороны, оно необходимо для решения вопросов эволюционного становления ритмических реакций поведения; с другой, оно обещает раскрыть горизонты в деле непосредственного управления ростом и развитием организмов.

Каким бы на первый взгляд ни казался малозначительным по своей силе действия фактор условий среды организма, если его действие повторяется с определенной цикличностью во времени и в относительно постоянном сочетании условий среды, в индивидуальном развитии организма образуются ритмические акты на данный фактор или связанный с ним комплекс среды. При этом сохранение или инерция образовавшегося ритма в поведении тем устойчивее, чем длительнее он закреплялся и более соответствует оптимальному комплексу условий среды для организма.

Теперь накоплено немало фактов⁽¹⁾ как в пользу представления об устойчивом сохранении суточного ритма, так и его подвижности в зависимости от физиологических и экологических условий. Из многочисленных исследований по суточному ритму активности животных можно сделать определенный вывод: суточный ритм активности и относительно покоя является обязательным явлением для всех видов животных как позвоночных, так и беспозвоночных; проявление ритма активности должно соответствовать вызвавшим его причинам. Поэтому в изучении суточного ритма активности важно прежде всего определить ведущие факторы, исторически связавшие периоды наиболее активной жизнедеятельности или относительного покоя с соответствующей им биологической целесообразностью.

Суточный ритм животного контролируется со стороны окружающей его среды многочисленными факторами, циклически изменяющимися в течение суток: сила света, температура, влажность, атмосферное давление, химический состав воздуха, спектральный состав лучей света, химический состав растительной пищи и др.— являются обязательными элементами жизненного цикла животных. Они могут действовать на организм как непосредственно физически, так и служить «сигналами» в изменении реакции организма на весь экологический комплекс, в случае образовавшейся временной связи. Например, свет или темнота могут быть искусственно связаны для животного с изменением реакции на температуру⁽²⁾. Изменение температуры непременно влечет изменение реакции на свет. В последнем случае свет оказывается «сигналом», исторически связанным с повышением, а темнота — с понижением темпера-

туры. Следовательно, внешний фактор выступает в двух ролях: с одной стороны, в качестве сигнала определенного, исторически с ним связанного комплекса условий среды, с другой, он самостоятельным действием способен вызвать, на первых порах, весь сложный комплекс реакций организма. Значение подобной «исторической связи», которая образуется на основе «временной связи» в процессе приспособления организма к циклически повторяющемуся комплексу условий среды, должно быть тем больше, чем настойчивее проявляется сложившийся стереотип ответа организма.

Большинство эколого-физиологических исследований влияния света на половую циклику, рост и развитие животных мало или вовсе не учитывает описанного выше процесса образования «исторической связи». Этим же следует объяснить разноречивые данные по вопросу о влиянии изменения режима света и темноты на ответные реакции организма (1, 3). Кроме того, часто относят влияние света непосредственно на гормональную деятельность организма и тем подменяют биотические основы анализа действия фактора механизмом осуществления реакции организма. Одним из примеров этого для дубового шелкопряда является работа Н. С. Андриановой (4). Ею, наряду с другими авторами (5), установлено, что длительная темнота затягивает развитие гусениц шелкопряда, приводит к снижению веса коконов и их оболочек, снижает плодовитость, но увеличивает процент диапаузирующих куколок.

При изучении биологии гусениц дубового шелкопряда, а равно и других видов шелкопрядов, приходится иметь в виду, что комплекс факторов, вызывающий изменение направления развития (напримен, диапаузирующей и недиапаузирующей фазы куколки), может коренным образом отличаться от условий, обеспечивающих рост. Направление развития гусеницы дубового шелкопряда на диапаузирующую фазу исторически связано с комплексом неблагоприятных для роста условий осенних дней: укороченный день, понижение температуры, повышение влажности, грубый лист и т. д. (6). Каждый из этих факторов, даже при самостоятельном действии, может служить сигналом к изменению направления развития.

Поскольку изменение суточного ритма освещения позволяет управлять процессом роста ценного в промышленном отношении объекта — дубового шелкопряда, представлялось важным выяснить ритм роста и кормовой активности в зависимости от режима освещения в течение суток.

Методика. В опыт были взяты две группы гусениц V возраста одинакового происхождения и веса. Каждая группа поочередно содержалась одни сутки при свете лампы дневного света, в то время как другая группа находилась сутки в темноте. Применение ламп дневного света для этих целей выгодно отличается от освещения обычными электролампами, так как они позволяют избежать нагревания и дают свет сходный с дневным. Обе группы гусениц находились в застекленных камерах одинакового размера, одна из которых была затемнена. Источник освещения находился вне камеры, на расстоянии 20 см от стекла камеры. Температура в обеих камерах не показывала заметной разницы и колебалась в течение суток от 22 до 23°. Сутки были разбиты на дневные часы (с 9 до 21) и ночные (с 21 до 9).

Учитывалось: 1) прирост гусениц за каждые 12 час., соответственно в дневные и ночные часы, 2) количество и вес экскрементов за то же время и 3) вес съеденного листа дуба. При такой методике можно было учесть суточный ритм роста (прироста) гусениц, пищеварительную работу кишечного канала и кормовую активность.

Материал и обсуждение. Данные анализа суточного ритма жизнедеятельности гусеницы дубового шелкопряда приведены в табл. 1.

Таблица 1

Данные суточного ритма кормовой активности и роста гусениц дубового шелкопряда

Условия освещения в течение суток		Число гусениц в опыте	Средн. прирост веса 1 гусеницы в 1 час в мг	Средн. частота испражнений на 1 гусеницу в 1 час	Средн. вес экскрементов на 1 гусеницу в 1 час в мг	Учет съеденного листа	
						за общее время в часах	вес съеденного листа 1 гусеницей в 1 час в мг
Ночной период (с 21 до 9 ч. утра)	При освещении	40	42	0,84	41	51	34
	В темноте	30	38	0,80	45	38	32
Дневной период (с 9 утра до 21 ч.)	При освещении	40	26	0,72	45	46	23
	В темноте	30	25	0,75	49	47	21

Все показатели приведены в пересчитанном виде на одну гусеницу в час. Из табл. 1 можно видеть, что прирост веса гусениц резко отличается в ночные и дневные часы суток. Несмотря на то, что в ночные часы был применен необычный для гусениц режим («обращенные сутки»), свет в ночное время суток не мог изменить присущего гусеницам ритма роста. В ночные часы прирост оказался более чем на 60% выше прироста в дневной период при тех же условиях.

Вначале предполагалось, что только один подсчет частоты дефекаций и вес экскрементов может указать на разность кормовой активности гусениц. Но, как видно из данных табл. 1, эти показатели ни в какой мере не могут служить непосредственным признаком ритма работы кишечного тракта гусеницы. В ночной период как при освещении, так и в темноте частота дефекаций несколько выше, чем в дневные часы, но вес экскрементов в дневные часы выше, чем в ночные. Следовательно, один учет экскрементов как показателя суточной пищевой активности гусеницы оказывается недостаточным. Более того, работа пищеварительного тракта, оказывается, имеет свой суточный ритм.

Изменение веса съеденного корма, так же как прирост веса гусениц имеет ясно выраженный ритм. В ночное время, независимо от режима освещения, поедаемость корма на 33% выше, чем в дневные часы.

Итак, 1) весь комплекс урстановленных явлений имеет явно выраженный суточный ритм; 2) ритм каждого из этих явлений (прирост, выделение экскрементов и поедаемость корма) в течение суток обусловлен жизненным ритмом; 3) однократное изменение режима освещения не в силах заметно изменять суточный стереотип поведения, являющийся жизненно целесообразным. Освещение оказывает лишь некоторое начальное стимулирующее влияние на кормовую активность в ночной период. Однако эти различия мало убедительны и требуют дополнительных исследований.

Таким образом, более высокий прирост гусениц в ночное время суток связан с повышенной кормовой активностью. Следует заметить, что хотя на основе наших данных и можно предполагать наличие суточного ритма роста гусениц дубового шелкопряда, для окончательного доказательства требуется взвешивание сухого веса гусениц. При взвешивании целых гусениц в общий вес включается кишечник, наполненный перевариваемой пищей, наличие которой может быть разным в ночные и дневные часы. В этом убеждает факт, описанный Н. С. Андриановой (4): гусеницы в определенные часы суток, примерно к концу дневного периода и наступления ночного периода, теряют прирост в весе. Видимо, эта потеря в весе происходит, главным образом, за счет максимального освобождения кишечника к концу дневного времени. Из данных табл. 1 вытекает,

что в дневной период гусеница освобождает кишечник и подготавливает его к ночной работе; в ночное же время кишечник более заполнен. К сожалению, вопросы ритма пищеварения в связи с суточным ритмом поведения, имеющие прямое отношение к физиологии питания насекомых, даже в такой полной сводке, как работа Н. Я. Кузнецова (7), не нашли места. А эти вопросы имеют прямое отношение к решению практических задач выкормки шелковичных червей.

В заключение следует отметить, что в последние годы в экологической физиологии, в частности для дубового шелкопряда, имеется тенденция использовать изменения суточного ритма для целей управления явлением диапаузы, а для позвоночных объектов — в целях изменения половой цикличности. Хотя это направление представляет большой интерес, однако при этом нельзя забывать проблемы роста. Процессы роста и развития можно расчленять, но общеизвестно, что как для растений, так и для животных процесс развития скорее удается изменять условиями, неблагоприятными для роста; торможение роста ведет к ускорению развития, что биологически оправдано, обеспечивая ускоренное воспроизведение вида в неблагоприятных условиях. Ярким примером этого является дубовый шелкопряд. Для получения зимующих куколок в каждом его поколении достаточно удлинить гусеницам «ночной» период до 16—20 час., но при этом все показатели шелковой продуктивности коконов и жизнеспособности значительно ухудшаются. Поэтому дневной период, связанный с относительным покоем гусениц, для получения высоких показателей шелконости необходим, так же как и ночной период. Для практических целей важно, в первую очередь, определить в климатических условиях каждого района выкормки оптимальный для процесса роста суточный ритм освещения.

Институт эволюционной физиологии
и патологии высшей нервной деятельности
им. И. П. Павлова
Академии медицинских наук СССР

Поступило
7 I 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. И. Калабухов, Усп. совр. биол., 12, № 1 (1940). ² М. Е. Лобашев, ДАН, 58, № 1 (1947). ³ Е. Светозаров и Г. Штрайх, Усп. совр. биол., 12, № 1 (1940). ⁴ Н. С. Андрианова, Сборн. Культура дубового шелкопряда в СССР, 1948. ⁵ А. С. Данилевский, Тез. докл. научн. сессии Лен. гос. ун-та им. А. А. Жданова, 1948. ⁶ Е. Х. Золотарев, Зоол. журн., 17, № 4 (1938). ⁷ Н. Я. Кузнецов, Основы физиологии насекомых, I, изд. АН СССР, 1948.