

<https://doi.org/10.3176/biol.1979.4.09>

УДК 595.7.11, 632.9

*Ааре КУУЗИК, Аво КОГЕРМАН*

## РАЗНООБРАЗИЕ ЭФФЕКТОВ, ВЫЗЫВАЕМЫХ АНАЛОГОМ ЮВЕНИЛЬНОГО ГОРМОНА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ НАСЕКОМЫХ, И ВОЗМОЖНОСТИ ИХ ПРИМЕНЕНИЯ НА ПРАКТИКЕ

С каждым годом растет интерес к альтернативным химическим соединениям — ингибиторам развития насекомых, среди которых наиболее перспективными заменителями инсектицидов считаются аналоги ювенильного гормона (АЮГ или ювеноиды). Для гормональных веществ, имитирующих действие ювенильного гормона (ЮГ), теоретически предполагался ряд желательных свойств, причем некоторые из них уже установлены, а именно, высокая биологическая активность, высокое избирательное действие (видоспецифичность), низкая токсичность для позвоночных. Ввиду уникального способа действия ювеноиды породили надежду на то, что их эффективность вряд ли может быть серьезно затронута резистентностью. Практическое применение метопре-на против двукрылых в некоторых странах показало, что у комаров, например, уровень достигнутой резистентности к этому ювеноиду является относительно низким, так что названный препарат продолжает оставаться высокоактивным даже против отобранных линий насекомых (Резистентность . . . , 1978).

Поскольку АЮГ способен нарушать механизмы регуляции развития насекомых, то неудивительно, что результаты его действия проявляются очень разнообразно; при этом характер его влияния зависит как от величины дозы, так и от стадии развития насекомых при воздействии. Обычно о биологической активности АЮГ судят по вызванному им морфогенетическим эффектам, обуславливающим непосредственную гибель организма во время личиночных линек или метаморфоза. Ювеноидами можно вызывать также стерильность имаго или блокировать эмбриональное развитие в свежееотложенных яйцах. Однако действие АЮГ не ограничивается непосредственными нарушениями морфогенеза. В результате обработки гормонами можно нарушить также регуляцию сезонного развития насекомых, если в одних случаях ювеноид использовать как ингибитор развития, а в других как активатор процессов развития. Относительно малые дозы ювеноида, кроме того, способны нарушать некоторые жизненно важные поведенческие реакции насекомого — явление, которое пока почти не изучено.

Вредители сельскохозяйственных культур одной и той же популяции не развиваются синхронно, и поэтому одновременной обработке подвергаются насекомые различных стадий развития. В таком случае следует рассчитывать на широкий круг изменений в организме насекомого, вызванных ювеноидом. Будущая стратегия применения гормональных веществ должна, очевидно, основываться не на каком-то одном единст-

венном эффекте, а именно на суммарном разнообразии их, которое в конечном счете приведет к понижению численности популяции вредителя до экономически не ощутимого уровня.

В настоящей работе рассматриваются те эффекты, которые вызваны примененным ювеноидом у колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata*, южной амбарной огневки *Plodia interpunctella*, капустницы *Pieris brassicae*, репницы *P. rapae* и большого мучного хрущака *Tenebrio molitor*. Наше внимание обращено главным образом на скрытое действие АЮГ, которое выражается в изменениях физиологического состояния организма, а также поведенческих реакций без проявления летальных нарушений морфогенеза.

### Методика исследования

В качестве АЮГ применен парахлорфенилгераниловый эфир, синтезированный в Институте химии АН ЭССР. Растворителями служили подсолнечное масло и этанол. Кроме того, использовалась водяная эмульсия препарата. Ацетон оказался непригодным растворителем, поскольку вызывал токсикоз и обладал сильным реактивирующим действием.

Для одновременного определения абсолютного уровня газообмена и его ритмов использовались регистрирующие электролитические микро-респирометры (Куузик, 1977) упрощенной конструкции, где электроды, генерирующие кислород, и фотодиод были объединены в единую электрическую цепь. Ритмы выделения  $\text{CO}_2$  регистрировались с помощью газового хроматографа, приспособленного для энтомологических экспериментов (Куузик, 1976). Для определения четкости реакций полового поведения имаго применялись методы электроантеннограмм (ЭАГ) и электромиограмм (ЭМГ). ЭАГ были исследованы с помощью капиллярных электродов, ЭМГ — с помощью вольфрамовых электродов, к которым насекомое было прикреплено таким образом, чтобы оно могло свободно размахивать крыльями с полной амплитудой.

За ритмами сердца (спинного сосуда) наблюдали либо визуально (в личиночной стадии), либо регистрацией их (у куколок) от внутрисосудных вольфрамовых электродов с помощью быстродействующих миллиамперметров, а также счетчиков импульсов с печатающими блоками, используя при этом триггер Шмидта для преобразования импульсов.

### Результаты и обсуждение

**Стерильность имаго.** Обработка личинок *L. decemlineata* в последнем возрасте развития аналогом ЮГ обуславливала стерильность имаго, что проявлялось в том, что общее количество отложенных яиц уменьшалось на 75—80%. Хотя гистогенез овариол не был изучен, можно предположить, что основные причины появления стерильности у всех насекомых более или менее одинаковы. Изучение цитологического механизма стерильности американской белой бабочки *Hypanthria cunea* показало, что обработка гусениц последнего возраста ювеноидом нарушала дифференцировку оогониев на ооциты, останавливала оогенез и вызывала дегенерацию в овариолах (Кожанова, 1978). Такой же тип бесплодия, проявляющийся в сокращении числа жизнеспособных яиц, обнаружен нами у *L. decemlineata* в результате поверхностной аппликации АЮГ в стадии предкуколки.

Принципиально иной тип стерильности отмечен у самок *L. decemli-*

*neata*, имеющих зрелую яйцепродукцию, в результате топикальных аппликаций за один день до яйцекладки. В данном случае эмбриогенез в оплодотворенных яйцах уже начался, и через несколько дней в стадии образования бластодермы эмбрионы погибали.

Поверхностная обработка яиц *L. decemlineata* в первые часы после откладки не препятствовала бластокинезу, и в яйцевых оболочках развивались внешне вполне нормальные личинки, оказавшиеся, однако, неспособными вылупиться. Дальнейшие наблюдения показали, что у сформировавшихся личинок не хватало активности движений для выхода из яйцевых оболочек.

В литературе имеется немало данных о том, что обработка аналогом ЮГ или же синтетическим ЮГ яиц препятствует выходу плода из яйцевых оболочек. На примере шелкопряда цекропии *Hyalophora cecropia* доказано, что в яйцах задерживается минимальное количество ЮГ, переданного от материнского организма. Незначительное повышение титра ЮГ приводит уже к летальному исходу морфогенеза (Riddiford, 1970).

**Нарушение личиночных линек.** Проведенные нами обработки ювеноидом насекомых в первом личиночном возрасте не вызвали позднейших морфогенетических эффектов ни у *L. decemlineata*, ни у других изученных нами видов. У *L. decemlineata* гибель личинок первых двух возрастов наблюдалась лишь в том случае, когда поверхностная аппликация АЮГ проводилась в стадии яиц до начала образования бластодермы. Повторные обработки молодых личинок и гусениц или увеличение доз препарата вызывали либо прямой токсикоз, либо гибель организма, либо незначительное замедление развития. Ни у одного из подопытных видов насекомых не появились дополнительные личиночные возрасты и линьки, как это известно из литературы для некоторых чешуекрылых и жуков. Причиной этого может быть то обстоятельство, что критические периоды детерминации морфогенеза различных тканей и органов расходятся во времени (Novak, 1975). АЮГ не оказывает морфогенетического действия на младшие личиночные возрасты потому, что в них имеет место значительное накопление эндогенного ЮГ, высокая концентрация которого характеризует развитие личинок до последнего возраста (Slama и др., 1974). Повторные обработки молодых личинок или же применение более высоких доз препарата приводили к гибели личинок, что указывает на токсикоз, а не на эффект морфогенеза.

**Аномалии метаморфоза.** Наиболее чувствительным к воздействию АЮГ периодом оказался последний личиночный возраст. Нарушения метаморфоза наблюдались у всех исследованных видов, если гормональную обработку производили во время первой половины последнего личиночного возраста, т. е. до критического момента определения дальнейшего морфогенеза. Однако следует отметить, что эти критические моменты показывали лишь время наибольшей чувствительности к ювеноиду, когда нарушения метаморфоза для данной дозы были максимальными. Поверхностная гормональная обработка или же подача ювеноида с кормом (после ЮГ-чувствительного момента) могли также привести к дефектам метаморфоза и, хотя внешне эти нарушения были незначительными, они, как выясняется ниже, могли иметь серьезные последствия.

У *L. decemlineata* не было обнаружено четкого ЮГ-чувствительного периода в последнем возрасте личинок и обработка насытившихся личинок и предкуколок всегда вызывала летальный исход линьки метаморфоза. У этого вида настоящие промежуточные куколочно-личиночные



Рис. 1. Летальное нарушение имагинальной линии в результате ускоренной реактивации куколочной диапаузы капустной белянки (*Pieris brassicae*) под действием АЮГ.

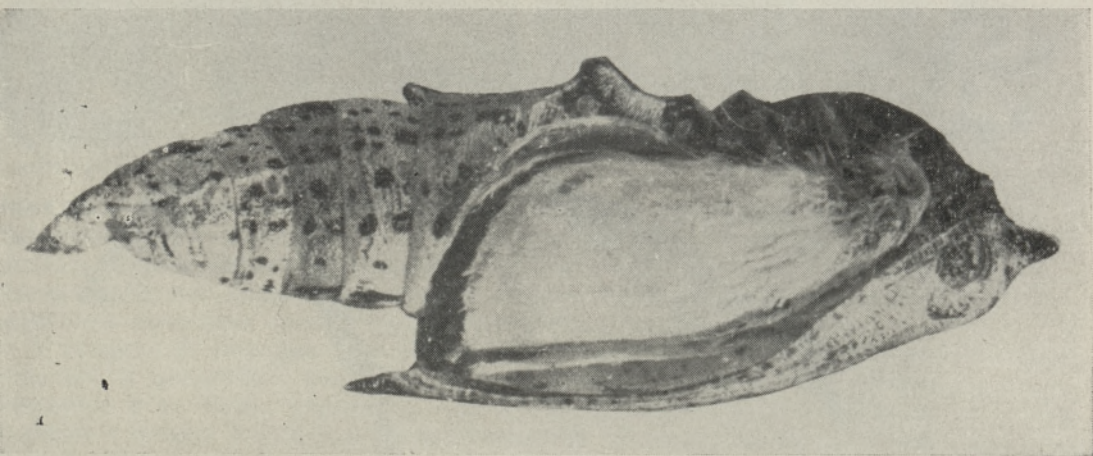


Рис. 2. Искусственное продление развития последнего возраста гусеницы *P. brassicae* препятствует имагинальной линьке.



Рис. 3. Обработка последнего возраста репницы (*P. ranae*) обусловила формирование промежуточных личиночно-куколичных уродов.

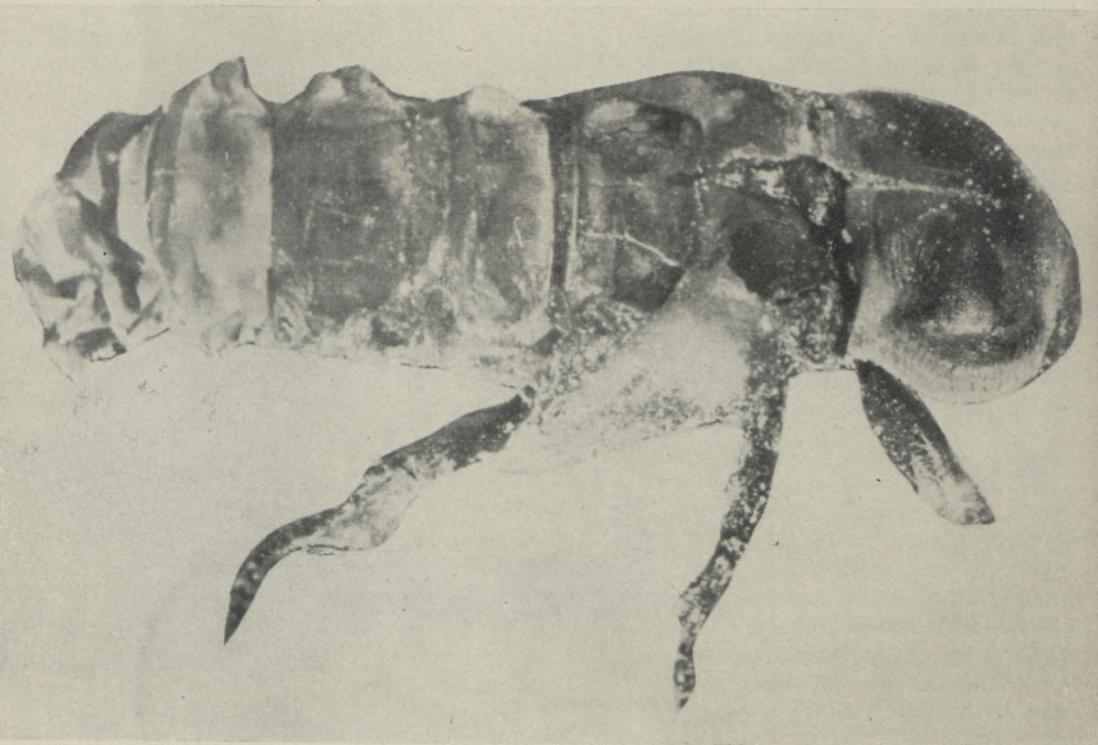


Рис. 4. Летальное нарушение метаморфоза у большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor*).

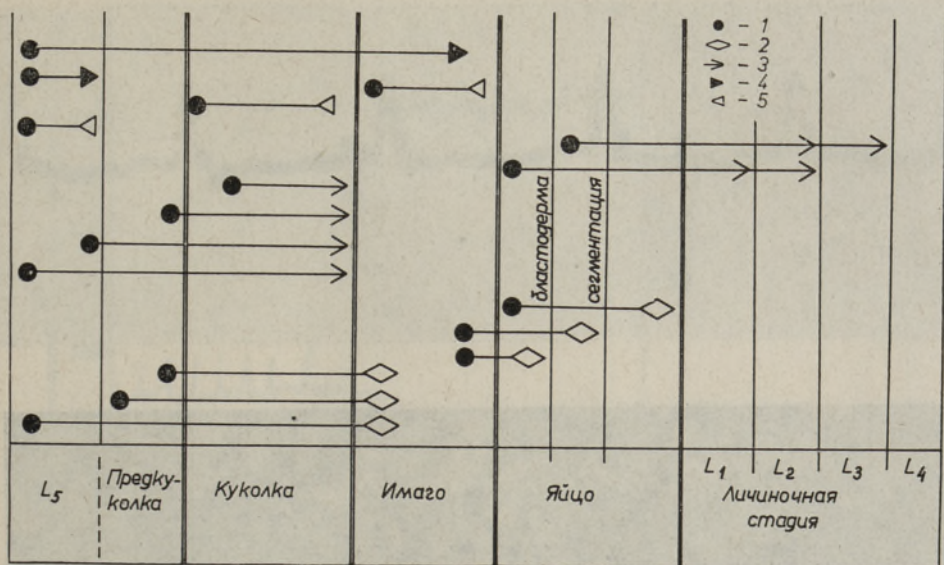


Рис. 5. Обобщенная схема различных последствий АЮГ на разных стадиях развития: 1 — время обработки; 2 — стерилизация; 3 — летальные морфогенетические изменения; 4 — нарушение поведенческих реакций; 5 — индукция или реактивация диапаузы.

и кукольно-имагинальные формы появлялись редко, а чаще всего задерживался только аполизис, т. е. старая кутикула не полностью отделялась от новой и покровы тела имаго оказывались частично деформированными. Малейшие же деформации кутикулы приводили к нежизнеспособности жуков.

Для чешуекрылых характерно появление уродливых промежуточных форм как кукольно-личиночного, так и кукольно-имагинального типов. У *Plodia interpunctella* незначительные аномалии метаморфоза не были летальными и имаго сохраняли способность к полету и даже к совокуплению, хотя и часто обнаруживалось притупление ответных реакций в коммуникации между обоими полами.

**Замедление личиночного развития и появление признаков диапаузы.** Вышеописанным нарушениям метаморфоза всегда предшествует принципиально иное явление, вызванное АЮГ, а именно, замедление развития в последней личиночной стадии. Такое торможение развития под действием ювеноида напоминает личиночную диапаузу насекомых.

У гусениц *P. interpunctella* настоящая личиночная диапауза формировалась в последнем возрасте при содержании гусениц предыдущих возрастов в условиях короткого (12—14 ч) фотопериода. У диапаузирующих гусениц наблюдалось значительное (4—5-кратное) снижение уровня обмена веществ (рис. 7, А). Диапауза заканчивалась после содержания взрослых гусениц при температуре 22—24 °С в условиях длинного фотопериода в течение 2—3 недель. Скармливание с пищей АЮГ бездиапаузным гусеницам, выращенным в условиях длинного фотопериода, вызывало у них замедление личиночного развития двух последних возрастов, хотя наибольшей чувствительностью к АЮГ в отношении индукции диапаузы обладали гусеницы последнего возраста. Ранняя стадия последнего возраста являлась критической в гормональной индукции диапаузы. Если обработка ювеноидом падала на

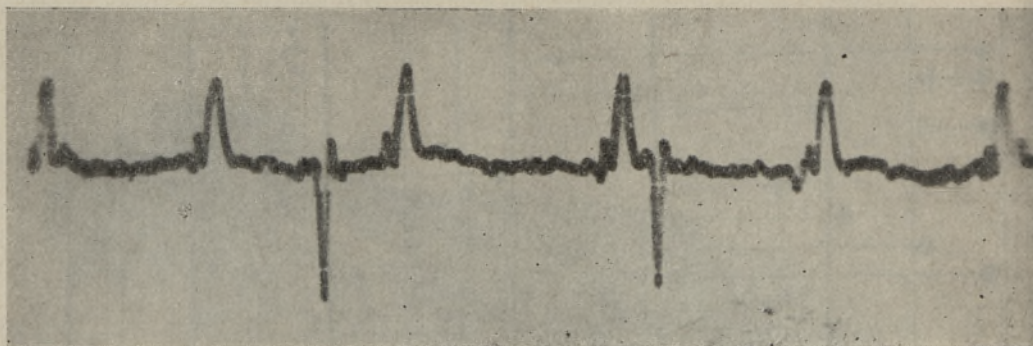


Рис. 6. Потенциалы действия с частотой 55 Гц из летательных мышц самца южной амбарной огневки (*Plodia interpunctella*) (ЭМГ), вызванные присутствием самки, выделяющей феромон; спонтанные потенциалы крыловых мышц (ЭМГ) самца с деформированными антеннами в ответ на запах феромона самки.

более поздние периоды последнего гусеничного возраста, то для замедления развития всего на 2—3 недели требовались уже повторные обработки, которые всегда вызывали кроме названного явления еще и аномалии в метаморфозе.

Надо, однако, отметить, что глубина и продолжительность индуцированной ювеноидом диапаузы зависела не столько от дозы, сколько от условий содержания особей после обработок. Если гусеницы огневки после обработки содержались в условиях длинного фотопериода, то у них возникала неглубокая диапауза, вернее олигопауза. Это выражалось в незначительном торможении развития, а уровень дыхания у таких гусениц падал всего на 20—30% по сравнению с уровнем дыхания при активном развитии (рис. 7).

Индукция глубокой диапаузы с характерным 4—5-кратным падением уровня газообмена была возможна лишь в том случае, когда гусеницы после получения АЮГ с кормом содержались в условиях короткого фотопериода. Однако только короткий фотопериод без воздействия АЮГ не мог вызывать глубокой диапаузы у бездиапаузных гусениц, выращенных в условиях длинного дня. Таким образом, короткий фотопериод, а также пониженная температура (16—18°) были не причиной, а лишь необходимыми условиями для искусственной индукции личиночной диапаузы у этого вида.

У всех других подопытных видов ювеноид вызывал торможение развития, но без существенного понижения обмена веществ. Это было характерным для тех случаев, когда факультативная диапауза наследственно была приурочена не к личиночной, а к какой-либо другой стадии развития.

Естественно, возникает вопрос, насколько оправдано применение понятия диапаузы в тех случаях, когда торможение развития не сопряжено с характерным для диапаузы подавлением общего обмена веществ.

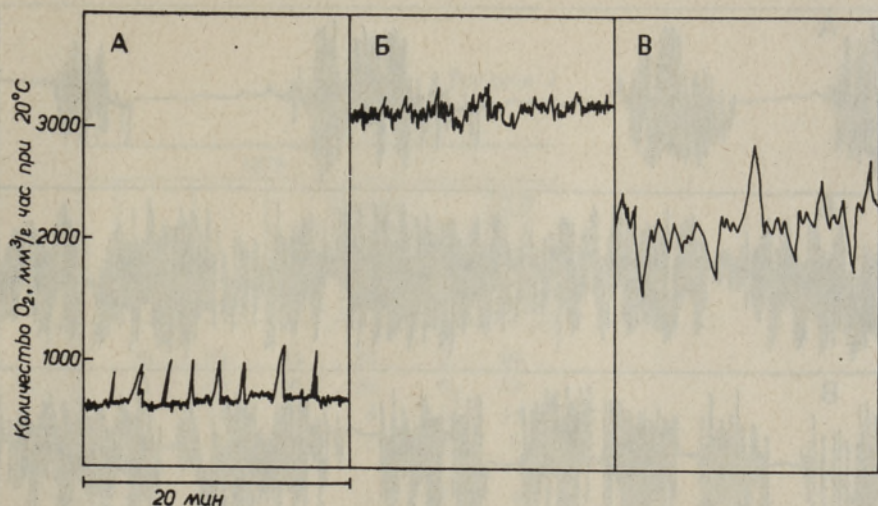


Рис. 7. Характерные уровни и ритмы газообмена у гусениц последнего возраста южной амбарной огневки (*Plodia interpunctella*): А — при глубокой диапаузе; Б — во время бездиапаузного развития; В — через 10 дней после обработки АЮГ гусениц, содержащихся в условиях длинного фотопериода.

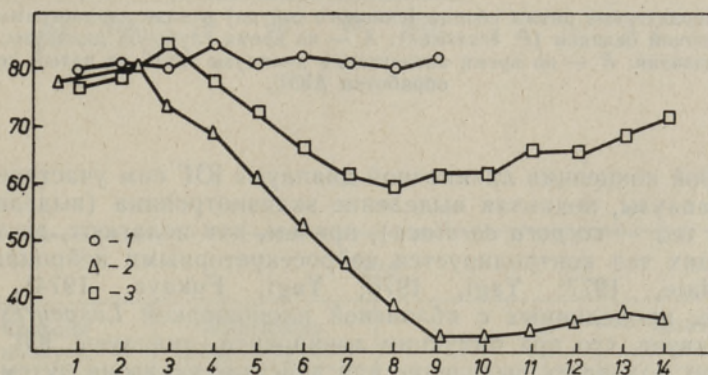


Рис. 8. Частота сокращений сердца (спинного сосуда) гусениц южной амбарной огневки (*Plodia interpunctella*) последнего возраста (мин) при 20 °С: 1 — развивающиеся особи; 2 — впадающие в диапаузу особи; 3 — бездиапаузные особи после аппликации АЮГ при содержании в условиях длинного фотопериода.

Известны случаи, когда сформированная в природе диапауза выражается только в блокировании метаморфоза или же личиночных линек, и диапаузирующие личинки даже питаются. Очевидно, основным критерием диапаузы должно быть именно прекращение или задержка развития.

В последние годы появилось немало сведений о том, что во время личиночной диапаузы прилежащие тела (*corpora allata*) остаются активными и выделяют ЮГ. Такие факты опровергают классическую концепцию гормональной регуляции личиночной диапаузы, где причиной наступления диапаузы считается полная инактивность нейросекреторной деятельности мозга и находящихся под его контролем других гормональных желез, в том числе и прилежащих тел. По этой концепции механизмы личиночной и куколочной диапаузы принципиально различаются.



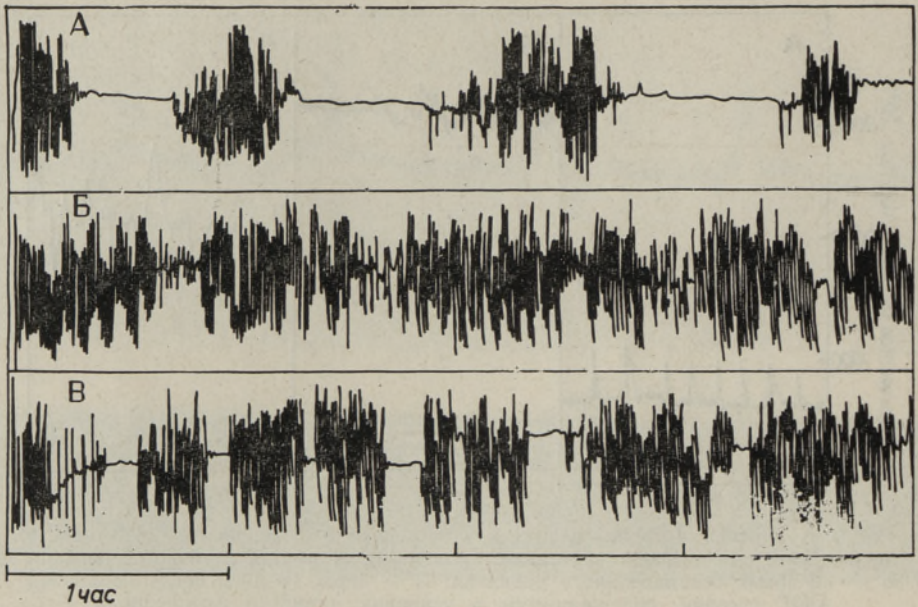


Рис. 9. Характерные ритмы сердца (спинного сосуда) в виде кардиограмм у куколок капустной белянки (*P. brassicae*): А — во время глубокой диапаузы; Б — во время развития; В — во время активизации диапаузы АЮГ на пятый день после обработки АЮГ.

По новой концепции личиночной диапаузы ЮГ сам участвует в регуляции диапаузы, подавляя выделение экдизиотропина (выделение кардиальных тел — *corpora cardiaca*), причем, как полагают, деятельность прилежащих тел контролируется нейросекреторными нейронами мозга (Chippendale, 1977; Yagi, 1976; Yagi, Fukaya, 1974). Однако из опытов, проделанных с яблоневой плодовой гусеницей *Laspeyresia pomonella*, явствует, что при индукции личиночной диапаузы ЮГ или же АЮГ могут подавлять выделение или действие экдизона путем прямого химического антагонизма между этими гормонами, ибо линька гусениц на куколку задерживается из-за высокого титра его даже в условиях длинного фотопериода (Sieber, Benz, 1977). Кроме того, в тех случаях, когда АЮГ замедляет развитие личиночной стадии без подавления обмена веществ, возможно, функциональный аналог ЮГ ингибирует экдизон непосредственно, а нейросекретция мозга сохраняет полную активность, и не исключено даже выделение экдизиотропина. На основе теории прямого антагонизма между ЮГ и экдизоном можно объяснить, почему не существует строгого критического момента индукции личиночной диапаузы: процессы развития замедляются даже в том случае, если особи *Plodia interpunctella* обрабатываются ювеноидом в предкуколической стадии, хотя в результате увеличения титра экдизона для его подавления в этот период требуются либо повторные обработки АЮГ, либо увеличение доз его.

**Прекращение куколической диапаузы.** Поверхностная обработка куколок *P. gaeae* ускорила их реактивацию, в результате чего имагинальное развитие завершилось на 15—20 дней раньше, чем у контрольных. Однако имагинальное развитие никогда не доходило до конца и имагинальные личинки всегда были летальными. Такие же результаты получены

Таблица 1  
Степень поражаемости и фенология заболевания сортов роз в Таллинском ботаническом саду

Сортовая группа	1976						1977						1978														
	6/VI		19/VII		3/VIII		17/VIII		6/IX		20/VII		4/VIII		18/VIII		8/IX		31/VIII		15/VIII		31/VIII		2/X		
	Количество сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов	Средняя поражаемость*	Количество пораженных сортов		
Чайные гибриды	149	13	28	30	30	38	25	13	2	40	1	3	7	7	47	37	11	—	48	3	7	35	59	33	22	5	60
Флорибунда	128	1	6	12	12	33	30	3	—	33	3	4	8	31	14	13	4	31	4	8	31	62	30	26	8	64	
Полнанта	16	—	4	4	5	8	5	3	—	8	—	—	6	9	2	6	1	9	1	3	14	14	3	8	3	14	
Грабидфлора	7	—	1	—	1	2	1	1	—	2	—	2	1	3	1	2	—	3	—	—	2	2	5	3	2	—	5
Крупноцветные вьющиеся	12	—	1	—	—	3	1	2	—	3	1	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кустарниковые	12	1	1	1	1	3	3	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Розы Кордеса	14	—	—	—	—	1	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ремонтантные розы	7	3	5	5	5	5	3	2	—	5	—	1	2	2	2	—	2	—	2	1	2	5	6	1	2	3	6
Провенские розы	5	—	2	2	2	2	1	1	—	2	—	—	3	3	3	—	—	3	—	—	—	3	3	2	1	—	3
	350	18	49	55	57	96	70	27	2	99	5	10	28	28	96	59	34	5	98	9	20	92	160	78	66	22	163

\* 1 — слабая, 2 — средняя, 3 — сильная.

Таблица 2

Метеорологические данные во время вегетационного периода роз в Таллине

Месяц	1976						1977						1978																
	Средняя температура, °С		Количество дождливых дней		Осадки, мм		Количество солнечных часов		Средняя температура, °С		Количество дождливых дней		Осадки, мм		Количество солнечных часов		Средняя температура, °С		Количество дождливых дней		Осадки, мм		Количество солнечных часов						
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III					
Июнь	10,9	11,9	15,4	1	3	2	3	10	8	8	10	3	2	4	25	18	15	86	15,6	11,0	15,4	1	5	4	6	32	124	92	86
Среднее	12,4			6			269	21			9			58			295	14,0			10				76	302			
Июль	13,4	16,7	17,1	5	1	6	15	8	26	15	8	3	5	7	15	38	33	87	15,5	13,3	17,1	6	5	0	101	48	61	126	
Среднее	15,7			12			233	49			15			86			195	15,3			11				149	234			
Август	15,4	16,0	14,9	4	2	1	39	5	4	6	2	20	54	89	81	17,2	13,6	12,7	4	4	6	33	22	54	61	84	49		
Среднее	15,4			7			273	48			6		224	109	14,5			14			14			109		149			
Сентябрь	10,9	11,0	6,6	7	2	1	35	14	3	23	48	15	54	34	54	12,2	10,3	5,6	4	7	6	40	74	33	21	23			
Среднее	9,5			10			0	52			10		142	86			142	9,4			17			136	77				

Примечание: I, II, III — декады.

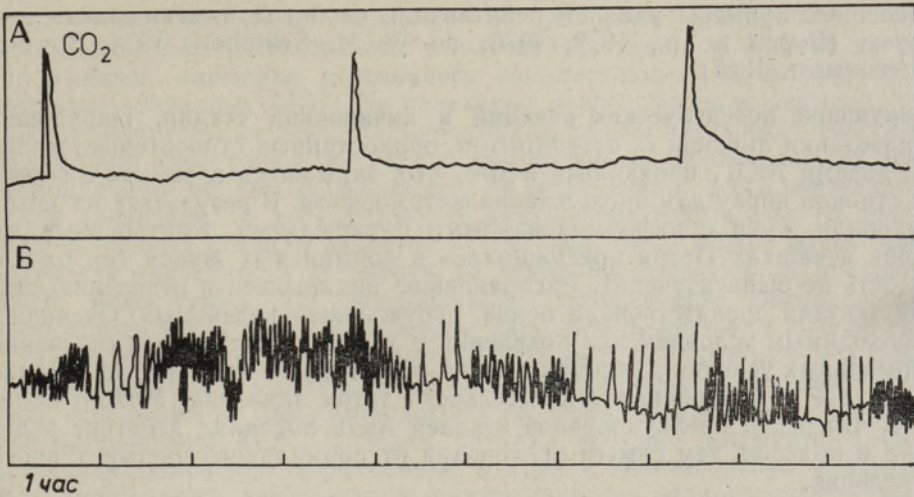


Рис. 10. Ритмы выделения  $\text{CO}_2$  у куколок репницы (*P. rapae*), зарегистрированные газовым хроматографом: А — во время глубокой диапаузы; Б — на восьмой день после поверхностной обработки АЮГ, обусловившей ускоренное возобновление процессов биосинтеза.

у *P. brassicae* после инъекции АЮГ (устные данные Л. Метспалу) (рис. 1—3).

По общепринятой теории, куколичная диапауза возникает при недостатке активационного гормона, выделяемого мозгом, и экдизона, в результате чего проторакальные железы остаются неактивными. Во время куколичной диапаузы у *Varathra brassicae* экдизон исчезает не полностью, лишь его концентрация понижается ниже того порога, который обеспечивает бездиапаузное развитие (Масленникова и др., 1976). Неоднократно в литературе доказано, что инъекция экдизона или его аналогов прекращает куколичную диапаузу. Поскольку АЮГ и ЮГ способны также прерывать куколичную диапаузу некоторых чешуекрылых, то это, на первый взгляд, не согласуется с их функциями. Однако уже классические эксперименты показали, что необходимым условием для функционирования проторакальных желез является присутствие некоторого количества ЮГ (Gilbert, 1964). У диапаузирующих куколок капустной совки *Varathra brassicae*, обработанных ювеноидом, обнаружено имагинальное развитие, вызванное активацией проторакальных желез этим ювеноидом (Нипига и др., 1978). Однако пока не известны случаи нормального выхода имаго после активации ювеноидом этих желез.

**Реактивация имагинальной диапаузы.** Прекращение имагинальной (репродуктивной) диапаузы наблюдалось нами у *L. decemlineata* в том случае, когда у обработанных ювеноидом жуков диапауза была неглубокой и уровень дыхания более чем  $1800 \text{ мм}^3 \text{ O}_2/(\text{ч} \cdot \text{г})$ . У таких особей яйцекладка наступала на 2—3 недели раньше, чем у контрольных с таким же уровнем метаболизма. Из личинок последнего возраста, развитие которых было заторможено с помощью АЮГ без пагубных последствий для морфогенеза, выращенных в условиях короткого фотопериода (14 ч света при  $18^\circ$ ), образовывались бездиапаузные жуки или же жуки со слабой олигопаузой, судя по уровням их дыхания.

В принципе имагинальную диапаузу можно прервать у любого вида насекомых с названным типом диапаузы, однако имеются лишь немногие

численные примеры удачной реактивации глубокой имагинальной диапаузы (Буров и др., 1972, 1976; de Wilde, Schipholt, 1974; Bowers, Blickenstaft, 1966).

**Нарушение поведенческих реакций в личиночной стадии.** Нарушения в поведении личинок *L. decemlineata*, обработанных относительно малыми дозами АЮГ, проявились в том, что, зарывшись в землю, личинки не строили норку для прохождения метаморфоза. В результате из земли выходили жуки с деформированными надкрыльями. Контрольные же особи в чашках Петри превращались в нормальных жуков (их плодовитость не была изучена). Расправлению надкрыльев и отделению старой эквусии препятствовала почва, окружающая насекомых. Очевидно, необходимым условием для появления у личинок инстинкта обеспечения нормальных условий для прохождения метаморфоза является понижение титра ЮГ и повышение относительного титра экдизона. Можно полагать, что перед предкуколичной стадией АЮГ подавлял действие экдизона и вызывал тем самым отклонения от нормального инстинктивного поведения.

Своеобразные аномалии, обусловленные гормональными обработками, описаны у некоторых чешуекрылых при постройке коконов.

**Отклонения в сексуальном поведении имаго.** Появление признаков личиночной диапаузы у *P. interpunctella* (без летальных морфогенетических эффектов) часто обуславливало незначительные дефекты морфогенеза в виде деформации антенн самцов и хоботков (галеа) у обоих полов. Ответные реакции антенны (ЭАГ) на половой феромон самки у самцов с деформированными антеннами были слабыми или вообще отсутствовали. У самцов с искривленными антеннами не наблюдалось характерных брачных танцев с вибрацией крыльев в присутствии «сигнализирующих» самок. Кроме того, у самцов нормально на экране осциллографа наблюдаются потенциалы действия частотой 50—60 Гц еще до видимой вибрации крыльев (если направить на самца струю воздуха, насыщенного запахом феромона самки), а у дефективных самцов подобной реакции ЭМГ обнаружено не было (рис. 6).

Известно, что АЮГ может оказывать как отрицательное, так и положительное действие на репродуктивное поведение, будучи апплицирован в стадии имаго, однако нами такие явления не изучались.

### Выводы

В разработке способов гормональной борьбы с насекомыми обычно подчеркивают, что АЮГ должен применяться в наиболее критический момент, т. е. до того, как генетически детерминирован морфогенез следующего этапа развития, причем действие ювеноида на постэмбриональное развитие проявится только в скрытый период, когда генетическая информация прочитана цитоплазмой и осуществлен соответствующий синтез протенина. Высказано предположение, что короткие периоды, которыми ограничено воздействие АЮГ на насекомых, снижают эффективность использования гормональных препаратов в борьбе с вредителями из-за их асинхронного развития в популяциях. Однако очевидно, что такие опасения не оправданы, так как показана принципиальная возможность воздействия ювеноидами на все стадии развития вредителей.

Приведенные экспериментальные данные показывают, что АЮГ способен вызывать широкий круг явлений, характер которых зависит от

обрабатываемого этапа развития. В онтогенезе насекомого почти не существует нечувствительных к ювеноидам периодов. Однако до сих пор главное внимание обращалось на летальные морфологические эффекты, вызванные АЮГ. Из названных выше примеров явствует, что даже незначительные дефекты наружных покровов насекомого способны эффективно участвовать в сокращении потомства вредителей. И если гормональную обработку проводить на протяжении всего жизненного цикла вредителя, то многостороннее воздействие гормонального препарата на разных стадиях развития в конечном счете может эффективно подавлять численность вредителя до экономического порога вредоносности. Ясно также, что потенциальные возможности ювеноида как инсектицида могут быть реализованы лишь при правильном выборе тактики борьбы с конкретным видом насекомого в локальных условиях. При сокращении численности сельскохозяйственных вредителей могут быть использованы многие биологические свойства насекомых, на которые воздействует АЮГ. В одних случаях выгодно вызывать именно летальные изменения морфогенеза, в других целесообразно индуцировать стерильность насекомых, а иногда наиболее экономично нарушать сезонные циклы развития и регуляцию диапаузы без каких-либо морфогенетических эффектов. В опытах с *P. interpunctella*, например, нами доказано, что задержка развития личиночной стадии сокращает число поколений в году. Исключительное значение имеет задержка развития в том случае, когда вредитель по этой причине не успевает пройти необходимые фазы развития до наступления зимы.

Если же искусственная задержка развития личиночной стадии связана с употреблением большого количества пищи, то такое явление рассматривалось как нежелательный результат (Srihari, Gahukar, 1975). Однако наши опыты с *P. brassicae* показали, что любое значительное замедление развития приводит к летальным нарушениям метаморфоза и в конечном счете к сокращению численности популяции.

Очевидно, что аналоги ЮГ могут стать прежде всего долгосрочными мерами борьбы и быть пригодными для подавления численности вредителя до определенного уровня. Поэтому можно ожидать, что наиболее активные ювеноиды займут должное место среди других средств в интегрированной борьбе с сельскохозяйственными вредителями.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Азарян Г. Х., Грегориан Е. Г. Некоторые результаты испытания аналогов ЮГ на гусеницах совок и личинок лоцернового листового долгоносика. — Мат. VIII Междунар. конгр. по защите раст., т. 3, 1975, с. 12—19.
- Буров В. Н., Войняк И. М., Праля И. М. Нарушение метаморфоза и репродуктивных функций американской белой бабочки (*Hyphantria cunea*) (Lepid., Arctiidae) путем обработки ювеноидом. — Биол. ВНИИ защиты раст., 1976, т. 38, с. 36—42.
- Буров В. Н., Макроусова Е. П., Реутская О. Е. Влияние аналогов ювенильного гормона на диапаузу и репродуктивные функции самцов у вредной черепашки. — Тр. ВНИИ защиты раст., 1976, т. 45, с. 102—112.
- Буров В. Н., Реутская О. Е., Сазонов А. П. Активизация диапаузирующих клопов вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) при помощи ювенильного гормона. — Докл. АН СССР, 1972, т. 204, № 1, с. 253—256.
- Кожанова Н. Цитоплазматические механизмы стерилизации американской белой бабочки аналогом ювенильного гормона. — Цитология, 1978, т. 20, № 12, с. 1347—1354.
- Куузик А. Изучение цикличности газообмена у жуков (Coleoptera) при помощи постоянной записи газового хроматографа. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1976, т. 25, № 2, с. 97—105.
- Куузик А. Циклы газообмена у диапаузирующих куколок *Pieris brassicae* и *P. rapae* (Lep., Pieridae). — Изв. АН ЭССР. Биол., 1977, т. 26, № 2, с. 96—101.

- Kuuzik A. Э., Когерман А. Аномалии в метаморфозе колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*), вызванные обработкой личинок последнего возраста аналогами ювенильного гормона. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1978, т. 27, № 2, с. 110—117.
- Масленникова В. А., Черныш С. И., Абдель Наби А. А. Титр экдизона при индукции зимней и летней диапаузы капустной совки (*Barathra brassicae* L., *Lepidoptera, Noctuidae*). — Энт. обзор., 1976, т. 55, с. 768—776.
- Резистентность переносчиков и резервуаров инфекции к пестицидам. — 28. Доклад Комитета экспертов Всемирной организации здравоохранения по инсектицидам. Женева, 1978.
- Bowers, W. S., Blickenstaff, C. C. Hormonal termination of diapause in the alfalfa weevil (*Hypera postica*). — Science, 1966, v. 154, N 3757, p. 1673—1674.
- Chippendale, G. M. Hormonal regulation of larval diapause. — Ann. Rev. Entomol., 1977, v. 22, p. 121—138.
- de Wilde, J., Lutke Schipholt, I. J. Some effects of exogenous juvenile hormone and mimetics on diapause in the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). — Zool. Jb. Physiol., 1974, p. 449—460.
- Himura, K., Shimada, H., Yagi, S. Activation of the prothoracic gland by juvenile hormone and prothoracicotropic hormone in *Mamestra brassicae*. — J. Insect Physiol., 1978, v. 24, N 3, p. 215—220.
- Novak, V. J. A. Insect hormones. London, 1975.
- Riddiford, L. M. Effects of juvenile hormone of the programming of postembryonic development in eggs of the silkworm *Hyalophora cecropia*. — Developmental Biology, 1970, v. 22, p. 249—263.
- Sieber, R., Benz, G. Juvenile hormone in larval diapause of the codling moth, *Laspeyresia pomonella* L. — Experientia, 1977, v. 33, p. 1598—1599.
- Sláma, K., Romaňuk, M., Sorm, F. Insect hormones and bioanalogs. Wien, New York, 1974.
- Srihari, T., Gahukar, T. The influence of juvenile hormone on food consumption and growth in the last instar of *Pieris brassicae* L. (*Lepidoptera: Pieridae*). — Bull. Soc. Zool. France, 1975, v. 100, N 3, p. 327—333.
- Yagi, S. The role of juvenile hormone in diapause and phase variation in some lepidopterous insects. — In: Juvenile hormones, ed. by L. Gilbert. New York, London, 1976.
- Yagi, S., Fukaya, M. Juvenile hormone as key factor regulating larval diapause of the rice stem borer, *Chilo suppressalis*. — Appl. Entomol. Zool., 1974, N 9, p. 247—255.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
25/IV 1979

Институт химии  
Академии наук Эстонской ССР

Aare KUUSIK, Avo KOGERMAN

#### JUVENIILHORMOONI ANALOOGI PÕHJUSTATUD HÄLBED PUTUKATE ARENGUS JA NENDE KASUTAMISE VÕIMALUSI

Töötlemisaega varieerides on juveniilhormooni analoogiga (JHA) võimalik esile kutsuda mitmesuguseid eriilmelisi hälbaid putukate arengus. Morfogeneesi mõjustamise suhtes on kõige tundlikum periood viimase vastsejärgu algus, kuid absoluutset kriitilist momenti järgmise arengustaadiumi morfogeneesi determineerimiseks käesolevas uurimuses ei tuvastatud. JHA-tundlikkus vastsearengu lõpus küll mõnevõrra kahanes, kuid ei kadunud. On ilmne, et praktiline tähtsus pole mitte ainult letaalsel metamorfoosihäiretel, vaid ka väikestel mitteletaalsel moondefektidel, kui nendega kaasnevad reproduktiivse käitumise väärdumised, näiteks feromoonside osaline või täielik katkemine sugupoolte vahel.

Põhimõtteliselt on võimalik hormonaalse mõjustamise kaudu muuta sesoonse arengu rütmi, indutseerides vastsediapausi või katkestades valmikudiapausi putukale ebasoodsal ajal. Asünkroonse arenguga populatsiooni korral tuleks hormonaalse kahjuritõrje taktika rajada mitte ainult letaalsete moondehäirete indutseerimisele, vaid JHA põhjustatud hälvete summale,

Aare KUUSIK, Avo KOGERMAN

MULTIPLICITY OF EFFECTS OF JUVENILE HORMONE ANALOGUES  
ON SOME PEST INSECTS AND CONSIDERATION ON THEIR PRACTICAL  
SIGNIFICANCE

Apart from the quantity of juvenile hormone analogue (JHA) the time of application would determine the nature of the effect produced. Typical responses of larvae to JHA include prolongation of the last instar and changes in behaviour. The treated larvae of *Leptinotarsa decemlineata* often fail to make the protective chambers in which they normally pupate. The pupal-adult intermediates of *L. decemlineata* and *Plodia interpunctella* were produced by treatment to larvae of any stage within the last instar. In *L. decemlineata*, *Tenebrio molitor*, *Pieris brassicae*, *P. rapae* and *P. interpunctella*, so far tested, treatment with JHA does not produce an additional larval moult. When freshly ecdysed last instar larvae of *P. brassicae* and *P. rapae* were continuously reared on diet containing JHA or received topical applications of JHA the prolongation of the larval period was observed. The rate of food consumption was slower in the larvae whose duration was prolonged. However, the growth attained in such treated larvae remains unimportant. The treated larvae completed their development and reached the pharate adult stage but died within a few days before emergence.

JHA treatment has been shown to induce a larval dormancy in species which do not enter a larval diapause. The larval quiescence of *L. decemlineata* of 3rd and 4th instars can be induced in long day conditioned larvae by JH mimic applied topically after 5—20 h after moult.

JH involvement in the regulation of the larval diapause of *P. interpunctella* has been demonstrated by the JHA treatments of nondiapausing larvae. The larval developmental program on *P. interpunctella* can be switched from nondiapause to diapause by treating last instar larvae with JHA, if, after the treatment, insects are kept at a light regime with a short photoperiod. The early stage of the last larval instar seems to be critical for JHA induction of larval diapause. The profound imaginal diapause doesn't occur after application of JHA to last instar larvae of *L. decemlineata*, which indicates that imaginal diapause is partly induced during the larval stage.

The multifarious effects of JHA evoke considerations on several approaches to the control of insect pest.