

<https://doi.org/10.3176/biol.1984.4.05>

УДК 595.7—11

Кюлли ХИЙЕСААР, Тийу ХАНСЕН

## ВОЗДЕЙСТВИЕ ЮВЕНОИДА НА РАЗВИТИЕ И ОБМЕН ВЕЩЕСТВ КАПУСТНОЙ И РЕПНОЙ БЕЛЯНОК

В онтогенезе насекомых существуют чувствительные к ювенильному гормону (ЮГ) периоды, когда дозы аналога ЮГ (ювеноида, АЮГ), вызывающие летальные нарушения морфогенеза, минимальны. В зависимости от времени применения ювеноид обладает различными эффектами — в личиночной стадии он блокирует развитие имагинальных дисков, допускает рост, но предотвращает созревание. Дифференциация происходит при уменьшении титра ЮГ или его отсутствии (Novak, 1966).

Немало имеется данных о действии ЮГ на гусениц чешуекрылых последнего возраста, когда наблюдаются нарушения метаморфоза. Поскольку же в природе разные личиночные возрасты насекомых существуют одновременно, с точки зрения возможности использования АЮГ в защите растений от вредных насекомых, необходимо исследовать их воздействие при обработке как в младших, так и в старших личиночных возрастах.

С этой целью изучали влияние ювеноида парахлорфенилгеранилового эфира (АЮГ-74), синтезированного в Институте химии АН ЭССР, на развитие гусениц капустной (*Pieris brassicae* L.) и репной (*Pieris rapae* L.) белянок и определяли содержание углеводов и жира в куколках разных вариантов опыта. Гусениц капустной белянки обрабатывали со II по V, а репной — с III по V возраст. Растворенный в ацетоне ювеноид ( $10^{-1}$ ,  $10^{-2}$ ,  $10^{-3}$ ) наносили топикально на покровы гусениц, в дозе 2 мкл на 100 мг веса гусеницы. Гусениц выкармливали на зеленых листьях капусты поодиночке в чашках Петри в условиях длинного дня (18 ч) и температуре  $20 \pm 2$  °С. Корм меняли ежедневно. Одновременно следили за развитием гусениц — отмечали сроки и причины гибели, время линьки, продолжительность гусеничной стадии и определяли вес куколок.

Биохимические анализы проводили сразу после окукливания. Содержание жира определяли аппаратом Сокслета, количество гликогена и глюкозы — колориметрическим микрометодом (Хансен, Вийк, 1979). Поскольку материал был физиологически неадекватен (потомства разных самок), то в каждом варианте был свой контроль. Содержание веществ выражено в миллиграммах на грамм сырого веса.

### Результаты

Апликация ювеноида в концентрации  $10^{-1}$  вызывала во всех вариантах опыта очень высокую смертность. Гусеницы перестали питаться, появились нарушения в координации. Гусеницы погибали в течение двух-трех дней после обработки, причиной гибели служил прямой токсикоз.

Апликация ювеноида в концентрации  $10^{-2}$  и  $10^{-3}$  на гусениц капустной белянки II возраста изменений в развитии не вызывала. Одноре-

Таблица 1

## Влияние АЮГ-74 на развитие гусениц капустной белянки

Показатели	Возраст гусеницы										Контроль
	II		III		IV			V			
	Концентрация АЮГ										
	10 <sup>-2</sup>	10 <sup>-3</sup>	10 <sup>-2</sup>	10 <sup>-3</sup>	10 <sup>-1</sup>	10 <sup>-2</sup>	10 <sup>-3</sup>	10 <sup>-1</sup>	10 <sup>-2</sup>		
Смертность, %	56,3	13,3	86,6	46,0	80,0	10,0	—	88,6	14,2	0	
Вес куколок, мг	390±8,4	410±4,6	412±9,1	418±6,4	438±12	460±2,9	460±10,2	476±4,8	490±9,7	400±8,4	
Продолжительность гусеничной стадии, дни	25	25	28	27	30	30	29	29	30	25	

Таблица 2

## Влияние АЮГ-74 на развитие гусениц репной белянки

Показатели	Возраст гусеницы			Контроль
	III	IV	V	
	Концентрация АЮГ			
	10 <sup>-2</sup>	10 <sup>-2</sup>	10 <sup>-2</sup>	
Смертность, %	77,7	50,0	66,0	33,0
Вес куколок, мг	136±6,8	196±4,3	147±4,8	128±3,4
Продолжительность гусеничной стадии, дни	25	27—33	27	21

менно с контрольными линиями и окуклились все гусеницы. Вес куколок не отличался от веса контрольных. Высокая смертность при концентрации 10<sup>-2</sup> обусловлена и здесь прямым токсикозом от отдельных химических компонентов препарата (табл. 1).

Обработка гусениц III возраста вызывала некоторое замедление развития и удлинение времени питания у обоих видов. Вес сформировавшихся куколок немного превышал вес контрольных (табл. 1, 2). Смертность была сравнительно высокая, но прямого токсикоза не отмечалось; гусеницы гибли постоянно, вплоть до окукливания. Нарушений метаморфоза в этих вариантах не отмечалось.

Более значительная задержка в развитии отмечалась при аппликации ювеноида на гусениц IV возраста. Гусеницы питались более интенсивно и при окукливании их вес был значительно выше веса контрольных, особенно у репной белянки (рис. 1). От прямого токсикоза погибли только гусеницы репной белянки в варианте, где концентрация препарата была 10<sup>-1</sup>. Нарушения в метаморфозе наблюдались как у репной, так и у капустной белянок. Процесс окукливания был растянут, с момента окончания питания до полного окукливания прошло более недели. У куколок сохранились гусеничные признаки. Для завершения гусеничного развития репной белянке потребовалось 27—33 дня, капустной — 29—30 дней, контрольным гусеницам соответственно 21 и 25 дней (табл. 1, 2).

Аппликация ювеноида на гусениц репной белянки в начале V возраста вызывала некоторое замедление гусеничного развития, и вес куколок был несколько выше веса контрольных, но гораздо ниже, чем при аппликации ювеноида на гусениц IV возраста (рис. 1). Смертность повысилась за счет особей, погибших при окукливании.

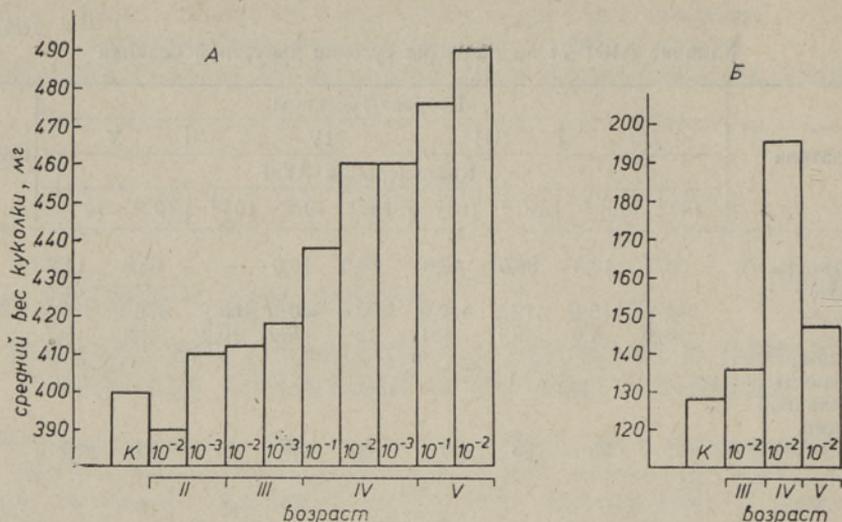
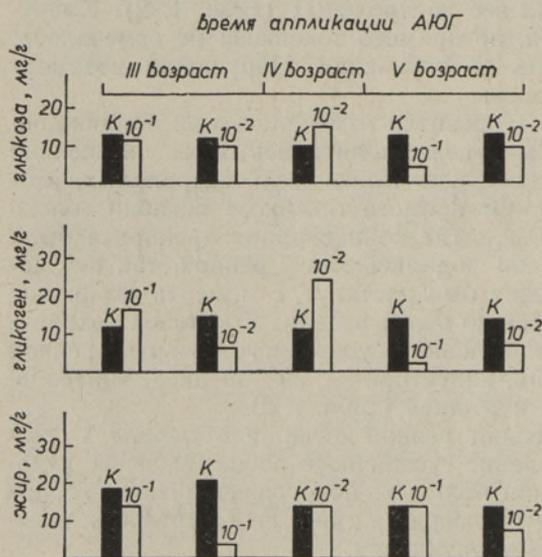


Рис. 1. Средний вес куколок капустной (А) и репной (Б) белянок при обработке гусениц разных возрастов. К — контроль,  $10^{-1}$ ,  $10^{-2}$ ,  $10^{-3}$  — концентрации препарата.

Аппликация ювеноида на гусениц капустной белянки в начале V возраста вызывала продление гусеничной стадии, значительное увеличение веса куколок, нарушения метаморфоза. От токсикоза погибали только гусеницы, обработанные препаратом концентрации  $10^{-1}$  (табл. 1).

Результаты биохимических анализов куколок репной белянки приведены на рис. 2. Обработка гусениц ювеноидом в III возрасте вызывала понижение содержания жира в куколках, особенно при концентрации  $10^{-2}$ . Тенденция к понижению отмечалась также в содержании глюкозы. Количество гликогена изменялось по-разному: при концентрации  $10^{-2}$  понижалось, а при концентрации  $10^{-1}$  несколько повышалось.

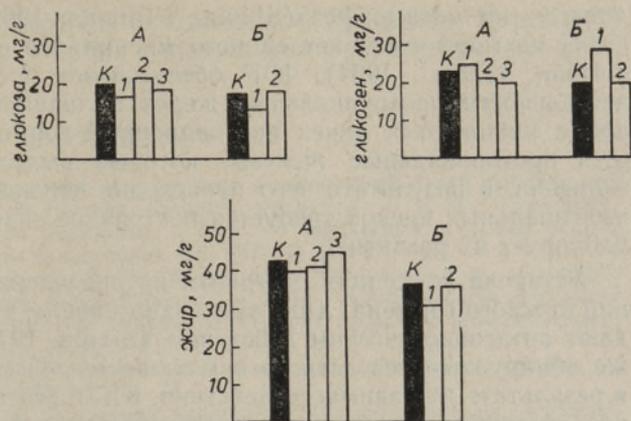
При аппликации ювеноида на гусениц репной белянки IV возраста наблюдалось повышение содержания углеводов, особенно гликогена в куколках. Количество жира в опытных и контрольных куколках оказалось сходным. Куколки этого варианта были самые тяжелые и содержали на 4,6% больше сухого вещества, чем контрольные.



Уменьшение содержания углеводов (как глюкозы, так и гликогена) наблюдалось при обработке гусениц репной белянки V возраста. Особенно большие изменения отмечались при использовании высокой концентрации ювеноида ( $10^{-1}$ ). Содержание жира в куколках этого варианта не изменилось, а при концентрации ювено-

Рис. 2. Содержание жира, гликогена и глюкозы у куколок репной белянки при обработке гусениц ювеноидом. Условные обозначения см. рис. 1.

Рис. 3. Содержание жира, гликогена и глюкозы у куколок капустной белянки при обработке гусениц ювеноидом в четвертом (А) и пятом (Б) возрастах.  $10^{-1}$ ,  $10^{-2}$ ,  $10^{-3}$  — номера опыта. Обозначения см. рис. 1.



ида  $10^{-2}$  уменьшилось (рис. 2).

Содержание сухого вещества у куколок капустной белянки контрольного варианта составляло 24,3%, у куколок, обработанных ювеноидом в IV возрасте гусеничной стадии, оно изменялось незначительно: 23,0, 23,7 и 24,4% соответственно при концентрациях препарата  $10^{-1}$ ,  $10^{-2}$  и  $10^{-3}$ . Содержание сухого вещества у куколок, обработанных в V гусеничном возрасте, составляло соответственно 25,2 и 24,2% при концентрациях препарата  $10^{-1}$  и  $10^{-2}$ , у контрольных куколок 24,3%. Содержание воды в опытных и контрольных куколках существенно не различалось.

Биохимические анализы куколок капустной белянки показали, что при аппликации ювеноида на гусениц IV возраста содержание глюкозы, гликогена и жира изменилось незначительно (рис. 3). Отмечалась тенденция к уменьшению количества как углеводов, так и жира. При аппликации ювеноида ( $10^{-1}$ ) на гусениц V возраста наблюдалось некоторое уменьшение содержания глюкозы и жира, а количество гликогена, наоборот, повышалось. При более слабой концентрации ювеноида изменений в количестве названных веществ не наблюдалось.

### Обсуждение

Многими исследователями высказано мнение, что ювеноиды не оказывают прямого действия на развитие гусениц до начала последнего возраста. В гусеницах младших возрастов титр эндогенного ЮГ остается относительно высоким. Эффект влияния аналогов ЮГ у них сводится чаще всего к прямому токсикозу от определенных компонентов препаратов (Slama и др., 1974). То же наблюдалось и в наших опытах при аппликации ювеноида на гусениц белянок II возраста, а высокая концентрация препарата ( $10^{-1}$ ) вызывала и гибель от токсикоза гусениц старших возрастов.

Часто под действием ювеноида интенсивность питания и количество употребляемого корма увеличиваются, вследствие чего формируются более тяжелые куколки. Считают, что экзогенный ЮГ не может влиять на развитие гусениц молодых возрастов, так как в этот период прилежащие тела активны и секретируют ЮГ. Возникает вопрос, как объяснить интенсивный рост гусениц, обработанных уже в III возрасте, период питания у которых оказался более длинным, чем у контрольных. Часто отмечают, что ЮГ действует на общий метаболизм косвенно, индуцируя рост и физиологические изменения в определенных тканях по мере вызванных им морфогенетических изменений (Novak, Červenková, 1960; Staal, 1971; Sehnal, Slama, 1966). Явления такого рода обычно обнаруживаются в результате обработки последнего гусеничного возраста. Хотя ЮГ обладает многообразным действием, прежде всего он оказывает

влияние на метаморфоз (Slama, Williams, 1966). Но о механизме действия на морфогенез нет единого мнения. По одной концепции (Schneiderman, Gilbert, 1964), ЮГ обеспечивает постоянный низкий уровень деятельности проторакальных желез в личиночный период, и лишь во время личиночных линек активационный гормон дополнительно активирует проторакальные железы, которые выделяют большее количество экдизона, в результате чего происходит линька. Для нормального роста имагинальных дисков требуется постоянное снабжение экдизоном, а ЮГ блокирует их развитие.

Устарела концепция о строгом распределении и однозначности функций каждого гормона. Хотя высказано мнение, что ЮГ и экдизон не обладают антагонистическим действием (Slama, 1971), такой антагонизм все же обнаруживается если не в механизме действий, то во всяком случае в результате их взаимного действия. ЮГ и его аналоги ингибируют главную функцию экдизона — дифференциацию имагинальных дисков в личинках. В присутствии ЮГ экдизон не может стимулировать синтеза РНК в жировой ткани и имагинальных дисках. Избыток ЮГ или его аналогов может препятствовать личиночным линькам или задерживать их, подавляя титр экдизона ниже порога экдизиса. При этом эндогенный ЮГ менее активен, чем его аналоги, которые обладают большей стабильностью в организме насекомого (Буров, Праля, 1979). В литературе имеются данные, что большие дозы ювеноида могут остановить или ингибировать экдизис в любом возрасте личинки (Сазонов и др., 1979). Вышеизложенное объясняет и результаты наших опытов. Удлинение гусеничной стадии и периода питания при аппликации ювеноида на гусениц до последнего возраста можно рассматривать как результат задержки личиночных линек. Вследствие этого увеличивается прирост гусениц, и вес куколок превышает вес контрольных. Не исключена и возможность остаточного действия ювеноида и сохранения его активности до критического периода детерминации морфогенеза, поскольку обработка гусениц предпоследнего возраста вызывала в некоторых случаях нарушение метаморфоза, что обычно наблюдается при обработке гусениц последнего возраста.

Легче объяснить превышение нормы веса куколок при обработке гусениц в начале последнего возраста, когда ювеноиды ингибируют секрецию проторакотропного гормона мозга или непосредственно тормозят функционирование проторакальных желез (Cymborowski, Stolarz, 1979), что откладывает или даже блокирует метаморфоз в зависимости от количества экзогенного ЮГ и степени его нейтрализации.

При сравнении изменений в жировых и углеводных резервах куколок капустной и репной белянок выяснилось, что у последних при аппликации ювеноида на гусениц содержание изученных веществ изменилось больше, чем у первых. По-видимому, репная белянка более чувствительна в отношении экзогенного ЮГ.

При обработке гусениц любого возраста содержание жира у куколок обоих видов осталось таким же, как и у контрольных, или уменьшилось. Тенденция к понижению обнаружена также в содержании глюкозы. Но изменения количества гликогена у обоих видов белянок оказались различными: в зависимости от варианта опыта наблюдалось как значительное уменьшение, так и повышение его содержания. Различное влияние АЮГ на содержание гликогена отмечено также у куколок *Mamestra persicariae* L. при обработке ювеноидом в гусеничной стадии (Хансен и др., 1981).

Наши данные позволяют заключить, что обработка ювеноидом гусениц капустной и репной белянок с III по V возраст оказывает значительное влияние как на развитие гусениц (замедление развития, увеличение веса куколок и т. д., особенно при обработке гусениц в IV возрасте), так

и на содержание жира, гликогена и глюкозы в куколках. Нарушения метаморфоза наблюдались у обоих видов только при аппликации АЮГ в IV и V возрастах.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Буров В. Н., Праля И. И. Нарушение метаморфоза американской белой бабочки при воздействии ювеноида на гусениц младших возрастов. — В кн.: Гормональная регуляция развития насекомых и пути ее нарушения в целях борьбы с сельскохозяйственными вредителями. Л., 1979, 8, 76—80.
- Сазонов А. П., Праля И. И., Буров В. Н. Оценка действия алтозара на природную популяцию американской белой бабочки. — В кн.: Гормональная регуляция развития насекомых и пути ее нарушения в целях борьбы с сельскохозяйственными вредителями. Л., 1979, 8, 81—91.
- Хансен Т., Вийк М. К методике определения глюкозы и гликогена у насекомых. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1979, 28, 74—75.
- Хансен Т., Хийесаар К., Вийк М. О влиянии аналога ювенильного гормона на физиологическое состояние горчаковой совки. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1981, 30, 33—36.
- Cymborowski, B., Stolarz, G. The role of juvenile hormone during larval-pupal transformation of *Spodoptera littoralis*: switchover in the sensitivity of the prothoracic gland to juvenile hormone. — J. Insect Physiol., 1979, 25, 939—942.
- Novak, V. Insect Hormones. London, 1966.
- Novak, V., Cervenkova, E. The function of corpus allatum in the last larval instar of metabolic insects. — Ontogeny Insects, Prague, 1960, 152—156.
- Schneiderman, H., Gilbert, L. Control of growth and development in insect. — Science, 1964, 143, 325—333.
- Sehnal, F., Slama, K. The effect of corpus allatum hormone on respiratory mechanism during larval development and metamorphosis of *Calleria mellonella* L. — J. Insect Physiol., 1966, 12, 1333—1342.
- Slama, K. Insect juvenile hormone analogues. — Ann. Biochem., 1971, 40, 1079—1102.
- Slama, K., Romaňuk, M., Sorm, F. Insect Hormones and Bioanalogues. Wien—New York, 1974.
- Slama, K., Williams, C. «Paper factor» as an inhibitor of the embryonic development of the European bug, *Pyrrhocoris apterus*. — Nature, 1966, 210, 329—330.
- Staal, G. Experimental evidence on the role of hormones in the larval development of insecta. — Proc. Moscow XIII Internat. Congr. of Ent., 1971, 442.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР  
Эстонская сельскохозяйственная  
академия

Поступила в редакцию  
14/XII 1983

Külli HIESAAR, Tiit HANSEN

#### JUVENILHORMOONI ANALOOGI MÕJU SUUR- JA VÄIKE-KAPSALIBLIKA ARENGULE JA AINEVAHETUSELE

Suur-kapsaliblika (*Pieris brassicae* L.) II—V ja väike-kapsaliblika (*Pieris rapae* L.) III—V kasvujärgu röövikuid töödeldi juvenilhormooni analoogi (JHA) parakloorfenüülgeranüül-etriga. JHA-ga töödeldud röövikute areng aeglustus, suurenes nukkude kaal, täheldati muutusi nukkude rasva, glükoosi ja glükogeeni sisalduses. Moondehäireid esines mõlema liigi puhul ainult IV ja V kasvujärgu röövikute mõjustamisel.

Külli HIESAAR, Tiit HANSEN

#### EFFECT OF JUVENILE HORMONE ANALOGUE ON THE DEVELOPMENT AND METABOLISM IN *PIERIS BRASSICAE* L. AND *PIERIS RAPAE* L.

The 2nd—5th instar larvae of *P. brassicae* and the 3rd—5th instar larvae of *P. rapae* were treated topically with juvenile hormone analogue (JHA) — parachlorophenyl geranyl ether. The duration of the larval state after the treatment with JHA was prolonged, the weight of the pupae increased (especially in the case of the treatment of the 4th instar larvae). Some changes in their fat, glucose and glycogen content were observed. The treatment with JHA of the 4th and 5th instar larvae caused a delay in the larval-pupal intermediates in both insect species.