

УДК 595.7

© 2004 р. В. М. ЛИТВИН

АДАПТИВНІ ОСОБЛИВОСТІ ГЕНОТИПІВ ШОВКОВИЧНОГО ШОВКОПРЯДА, *BOMBYX* *MORI* L. (LEPIDOPTERA: BOMBYCIDAE) ДО ГРАВІТАЦІЙНОГО ПОЛЯ ЗЕМЛІ

Гравітаційне поле Землі (ГПЗ) існувало задовго до виникнення життя на нашій планеті і продовжувало впливати на живі істоти на протязі усієї їх еволюції. Тому, було б дивно, якщо вони, зокрема і шовковичний шовкопряд, не адаптувались до цього поля. Однак у чому ця адаптація полягає для нього, тобто чи у створенні механізму протидії сили тяжіння (Мамаєв, 1975), чи у використанні сигнальної інформації про напрямок орієнтуючого вектора гравітаційної сили (Чернышев, 1996), чи навіть у визначенні часу за допомогою приливної гравітаційної дії Місяця (Дубров, 1990) — іще необхідно визначити.

Аналіз наукової літератури щодо впливу ГПЗ на шовковичного шовкопряда свідчить про те, що голова лялечки спрямована до верхнього полюсу кокона (Михайлов, 1978; Seiji Hori, Isamu Shimizu, 1990). Товщина оболонки у цьому полюсі менше, ніж товщина оболонки у протилежному полюсі (Поярков, 1940, Справочник ..., 1971; Сафонова, 1978). У деяких порід цього шовкопряда діаметр верхньої півкулі більше ніж нижньої (Жвирблис, 1933.)

Ці дані свідчать про те, що є певний вплив ГПЗ на гусінь шовковичного шовкопряда. Можливо, що шовкопряд адаптувався до ГПЗ. Однак всебічного аналізу цього ще не зроблено.

Наші роботи показали, що є всі підстави вважати: шовковичний шовкопряд адаптувався до ГПЗ (Litvin, 1998; Литвин, Лютенко, 2001). Про це свідчить те, що при вільному виборі орієнтації кокона їх більшість має вертикальну орієнтацію (Litvin, 1998). На прикладі однієї породи нами підтверджено, що голова лялечки знаходиться у верхній півкулі оболонки кокона з меншою товщиною порівняно з товщиною оболонки у нижній півкулі. Таким чином, гусінь використовує напрямок вектору ГПЗ, щоб виплисти оболонку кокона меншої товщини у напрямку виходу імаго, через що створюються більш сприятливі умови виходу метелика з кокону. Проте чи є відмінності у генотипів популяції шовковичного шовкопряда щодо адаптації до ГПЗ ще досі не досліджувалось.

Метою роботи було вивчення адаптивних особливостей 9 генотипів шовковичного шовкопряда до ГПЗ.

Об'єкти та методи досліджень. Об'єктом дослідження була популяція шовковичного шовкопряда з 9 генотипів, а саме 3 порід: Г₁ — М6, Г₅ — У20, Г₉ — У21; 6 гібридів шостої генерації (F₆): Г₂ — М6×У20, Г₃ — М6×У21, Г₄ — У20×М6, Г₆ — У20×У21, Г₇ — У21×М6, Г₈ — У21×У20.

Вигодівлю гусениць усіх генотипів проводили однаково за загальноприйнятою методикою (Ковалёв, Шевелева, 1966).

Дослідна завивка коконів здійснювалась на ідентичних коконниках у двох варіантах. Коконники збирались з картонних стрічок у вигляді ґрат, комірка яких мала розміри 30×30×40 см. В обох варіантах площина ґрат виставлялась вертикально. У першому варіанті більша сторона комірки ставилась також вертикально, тому кокони завивались тільки вертикальної орієнтації. У другому варіанті цю сторону комірки розташовували горизонтально, а кокони завивались відповідно тільки горизонтально. Кокони контрольної партії завивались на йоржистих пластикових коконниках (Нечипоренко, Кириченко, Стоцкий, 1976) з різноманітною орієнтацією коконів. З головного та черевневого полюсів кокона вирізували диски діаметром 8 мм за допомогою пробивача і вимірювали їх товщину товстоміром з точністю 5 мкм. Масу дисків визначали на торсійних вагах ВТ-500 з відносною точністю 0,3 мг та за методикою В. П. Іванова розраховували міцність оболонки кокона (масу 1 см²) (Іванов, 1931; Справочник ..., 1971). Щільність оболонки розраховували як частку від ділення маси диску на його товщину (Справочник ..., 1971).

Обробку даних проведено на ЕОМ типу IBM PC з використанням стандартних комп'ютерних програм.

Результати та обговорення. В таблиці 1 наведено значення середньої товщини оболонки кокона головного та черевневого полюсів в залежності від генотипу, статі та орієнтації кокона. Видно, що у вертикально орієнтованих коконів товщина оболонки головного полюса менша, ніж черевневого полюса. В середньому по всіх генотипах у самок різниця складає 20,4 %, а у самців — 26,1 %. Горизонтальна орієнтація коконів зменшує різницю між товщинами оболонки головного та черевневого полюсів у самок до 3,8 %, у самців до 5,9 %. У контролі з різноманітною орієнтацією коконів ця різниця у самок та самців дорівнює відповідно 16,4 та 17,8 %.

Таблиця 1. Вплив генотипу, статі та орієнтації коконів шовковичного шовкопряда на товщину оболонки (мкм) головного та черевневого полюсів

Генотип	Стать	Орієнтація коконів					
		різноманітна (контроль)		горизонтальна		вертикальна	
		Головний полюс	Черевний полюс	Головний полюс	Черевний полюс	Головний полюс	Черевний полюс
Г ₁	самки	389,1	502,0	470,7	482,0	354,2	498,3
	самці	340,0	402,7	421,0	465,7	375,0	560,9
Г ₂	самки	398,0	461,7	448,0	477,0	380,9	456,4
	самці	364,7	406,7	409,0	448,0	365,0	407,0
Г ₃	самки	360,3	421,3	424,4	380,8	374,1	481,5
	самці	333,3	432,3	383,8	358,1	353,0	447,6
Г ₄	самки	439,8	468,6	425,2	473,7	425,4	483,4
	самці	377,8	458,9	384,6	428,5	392,2	490,3
Г ₅	самки	431,5	530,0	441,0	493,9	399,0	480,0
	самці	414,1	459,6	447,2	515,2	400,8	447,2
Г ₆	самки	382,4	473,6	428,0	453,0	415,6	501,4
	самці	356,7	416,3	392,7	393,3	421,7	540,4
Г ₇	самки	415,7	506,9	476,7	460,0	417,0	495,1
	самці	375,0	532,8	416,0	450,7	407,0	522,2
Г ₈	самки	398,8	389,4	403,1	392,3	452,2	463,9
	самці	432,2	425,6	376,7	405,0	403,0	486,3
Г ₉	самки	439,0	505,7	430,3	445,9	417,9	516,4
	самці	407,0	471,3	467,1	450,5	446,3	538,2
Середнє	самки	406,4	473,2	438,6	451,0	404,5	486,9
	самці	377,9	445,1	410,9	435,0	394,7	497,5

З огляду на особливості у різниці між товщинами оболонок головного та черевневого полюсів кокона вертикальної орієнтації генотипи розташовуються за рангом зменшення цієї різниці у наступному порядку: Г₁, Г₂, Г₇, Г₆, Г₅, Г₄, Г₃, Г₉, Г₈. Одночасно сортування за товщиною оболонки від найбільшої величини до найменшої дає ряд генотипів: Г₉, Г₇, Г₅, Г₁, Г₄, Г₆, Г₂, Г₈, Г₃. Різниця у товщині між крайніми генотипами Г₉ та Г₃ складає 63 мкм (15,7 %).

Аналогічно товщині, що наведена в таблиці 1, в таблиці 2 подано потужність оболонки кокона. Можна бачити, що у вертикально орієнтованих коконів величина цього показника у головному полюсі менше, ніж у черевному полюсі у самок у середньому на 16,9 %, а у самців — 21,0 %. У горизонтально орієнтованих коконів різниця у потужності оболонки кокона у самки дорівнює 4,0 %, а у самців — 3,6 %. У контролі різниця між потужностями полюсів складає відповідно у самок та самців 16,1 та 19,4 %.

Рангування генотипів вертикально орієнтованих коконів за різницею потужностей оболонки кокона між полюсами дещо змінила їх послідовність, але генотип Г₁ не змінив свого початкового положення: Г₁, Г₇, Г₃, Г₅, Г₆, Г₄, Г₂, Г₉, Г₈. Одночасно проведене сортування величин потужності оболонки дозволяє розташувати генотипи в ряд: Г₉, Г₅, Г₆, Г₂, Г₃, Г₁, Г₄, Г₈, Г₇. Різниця у потужності Г₉ та Г₇ складає 0,022 мг/мм² (11,4 %).

На відміну від попередньо розглянутих показників щільність оболонки головного та черевневого полюсів кокона мало змінюється (табл. 3). В середньому у самок за всіма генотипами та орієнтаціями коконів цей показник варіює від 0,449 до 0,465 мг/мм³ (3,6 %), а у самців — від 0,473 до 0,481 мг/мм³ (1,7 %). З табл. 3 видно, що щільність оболонки усіх орієнтацій коконів та контролю у самців в середньому на 3,2 % вища, ніж у коконів самок (P < 0,01).

В той же час сортування генотипів за середньою щільністю від найбільшої величини до найменшої дає таку їх послідовність: Г₃, Г₆, Г₅, Г₂, Г₉, Г₈, Г₄, Г₁, Г₇.

Вертикальна орієнтація завивки коконів не має переваги щільності оболонки головного полюсу над черевним полюсом ні у самок, ні у самців за усіма генотипами. (табл. 3) У самок з 9 генотипів 6 (Г₁, Г₂, Г₃, Г₄, Г₆, Г₉) головний полюс має більшу щільність оболонки полюсу ніж черевний полюс (6:3, P > 0,05), а у самців лише 5 (Г₂, Г₃, Г₄, Г₈, Г₉), (5:4, P > 0,05).

Таблиця 2. Вплив генотипу, статі та орієнтації коконів шовковичного шовкопряда на потужність оболонки (мг/мм²) головного та черевного полюсів

Генотип	Стать	Орієнтація коконів					
		різноманітна (контроль)		горизонтальна		вертикальна	
		Головний полюс	Черевний полюс	Головний полюс	Черевний полюс	Головний полюс	Черевний полюс
Г ₁	самки	0,179	0,221	0,211	0,221	0,159	0,206
	самці	0,153	0,197	0,196	0,214	0,158	0,237
Г ₂	самки	0,175	0,201	0,191	0,210	0,186	0,220
	самці	0,192	0,225	0,194	0,192	0,227	0,252
Г ₃	самки	0,183	0,212	0,194	0,197	0,186	0,228
	самці	0,172	0,225	0,192	0,183	0,181	0,226
Г ₄	самки	0,197	0,215	0,189	0,202	0,196	0,216
	самці	0,172	0,221	0,177	0,194	0,184	0,220
Г ₅	самки	0,195	0,240	0,208	0,217	0,182	0,229
	самці	0,197	0,224	0,215	0,229	0,191	0,232
Г ₆	самки	0,174	0,223	0,206	0,211	0,201	0,237
	самці	0,178	0,206	0,193	0,193	0,196	0,254
Г ₇	самки	0,171	0,209	0,200	0,200	0,171	0,205
	самці	0,169	0,206	0,189	0,195	0,171	0,238
Г ₈	самки	0,184	0,194	0,189	0,197	0,192	0,202
	самці	0,199	0,207	0,182	0,194	0,186	0,208
Г ₉	самки	0,219	0,230	0,214	0,217	0,199	0,222
	самці	0,190	0,220	0,229	0,230	0,203	0,220
Середнє	самки	0,186	0,216	0,200	0,208	0,186	0,218
	самці	0,180	0,215	0,196	0,203	0,189	0,232

Таблиця 3. Вплив генотипу, статі та орієнтації коконів шовковичного шовкопряда на щільність оболонки (мг/мм³) головного та черевного полюсів

Генотип	Стать	Орієнтація коконів					
		різноманітна (контроль)		горизонтальна		вертикальна	
		Головний полюс	Черевний полюс	Головний полюс	Черевний полюс	Головний полюс	Черевний полюс
Г ₁	самки	0,463	0,445	0,455	0,466	0,451	0,427
	самці	0,450	0,494	0,473	0,466	0,425	0,426
Г ₂	самки	0,452	0,436	0,429	0,457	0,492	0,488
	самці	0,539	0,576	0,477	0,439	0,557	0,547
Г ₃	самки	0,513	0,518	0,483	0,524	0,503	0,483
	самці	0,529	0,533	0,504	0,522	0,530	0,514
Г ₄	самки	0,452	0,559	0,453	0,433	0,467	0,461
	самці	0,457	0,484	0,468	0,453	0,472	0,454
Г ₅	самки	0,456	0,454	0,484	0,440	0,461	0,483
	самці	0,480	0,498	0,480	0,448	0,481	0,524
Г ₆	самки	0,462	0,477	0,485	0,477	0,486	0,479
	самці	0,512	0,498	0,496	0,498	0,465	0,482
Г ₇	самки	0,417	0,416	0,425	0,440	0,414	0,419
	самці	0,452	0,400	0,464	0,437	0,428	0,461
Г ₈	самки	0,466	0,499	0,484	0,507	0,429	0,440
	самці	0,465	0,493	0,481	0,480	0,463	0,440
Г ₉	самки	0,509	0,461	0,507	0,495	0,481	0,436
	самці	0,473	0,470	0,502	0,528	0,464	0,418
Середнє	самки	0,459	0,458	0,463	0,465	0,460	0,449
	самці	0,478	0,485	0,479	0,473	0,481	0,470

Сортування генотипів за здатністю утворювати більш щільний верхній полюс, ніж нижній дає такий ряд генотипів: Г₉, Г₄, Г₃, Г₁, Г₈, Г₆, Г₇, Г₅, Г₂.

Умови горизонтальної орієнтації коконів у самок не збільшують кількості генотипів з більшою щільністю головного полюсу над черевним (4:5, P > 0,05).

У самців ці умови сприяють підвищенню щільності головного полюсу у 6 генотипів ($\Gamma_1, \Gamma_2, \Gamma_4, \Gamma_5, \Gamma_7, \Gamma_8$) (6:3, $P > 0,05$). У 5-ти генотипів контрольні кокони самок ($\Gamma_1, \Gamma_2, \Gamma_5, \Gamma_7, \Gamma_9$) черевний полюс мав щільність більшу, ніж головний полюс, а інших генотипів спостерігалась протилежна залежність. В той же час щільність коконів самців головного полюсу у 4 генотипів з 9 має меншу величину, ніж черевний (4:5, $P > 0,05$).

В цілому за самками та самцями за всіма варіантами контролю та досліду збільшення щільності головного полюсу порівняно з черевним складає 3,5 % і стає достовірним ($P < 0,05$).

Наведені дані свідчать про те, що досліджена популяція шовковичного шовкопряда використовує ГПЗ для орієнтації в навколишньому середовищі. На стадії імаго це необхідно йому для визначення оптимального напрямку виходу з кокону. На коконниках у лабораторних умовах, коли гусінь має можливість вільно вибирати орієнтацію завивки кокону, основною орієнтацією кокона є вертикальна орієнтація (Litvin, 1998). Тобто є дві можливості виходу імаго — вверх чи вниз. Літературні та власні дані свідчать про те, що переважна більшість імаго виходить із кокона крізь верхній полюс оболонки. Цей напрямок виходу імаго є оптимальним порівняно з протилежним завдяки тому, що вихід крізь верхній полюс сприяє зберіганню імаго від падіння на землю, де він може стати жертвою різного виду хижаків. Цим не вичерпуються переваги виходу імаго крізь верхній полюс. Не менш важливим є здатність гусені завивати верхній полюс менш тонким, ніж нижній. Це значно поліпшує вихід імаго крізь верхній полюс, до якого спрямована голова лялечки. До того ж, сонячне світло легше проходить крізь тоншу оболонку верхнього полюсу. Це сприяє орієнтації не тільки у просторі, а й у деякій мірі у часі, оскільки вихід імаго шовковичного шовкопряда відбувається рано вранці, коли проміні сонця проходять крізь оболонку кокона і досягають фоторецепторів лялечки. На користь нашого припущення свідчать дослідження з визначенням чутливості орієнтації лялечки до штучного слабого освітлення (Seiji Hori, Isamu Shimizu, 1990). Тонка оболонка кокона популяції з одного боку сприяє більш інтенсивному попаданню світла в середину кокона, що активізує вихід імаго. З другого боку — чим менша товщина оболонки, тим швидше імаго вийде з кокону. Разом це, імовірно, підвищує дружність виходу метеликів з коконів, що зменшує термін пошуку статевого партнера і в кінцевому результаті веде до збільшення виживаності шовковичного шовкопряда. Таким чином, шовковичний шовкопряд в процесі еволюції адаптувався до ГПЗ, а саме, до напрямку його вектора.

Однак дані цієї роботи свідчать про те, що досліджена популяція шовковичного шовкопряда гетерогенна за пристосованістю до ГПЗ. Про це свідчать значні відмінності між генотипами у різниці між показниками оболонки верхнього та нижнього полюсів кокона. Так, у вертикальних коконів найбільшу різницю між верхнім та нижнім полюсом має генотип Γ_1 , як за товщинами, так і за потужністю оболонки. У самок (самців) ці показники відповідно досягають 27 % (32 %) та 23 % (33 %). Найменшу різницю між товщинами верхнього та нижнього полюсів у самок має генотип Γ_8 (2 %), а у самців — Γ_5 (9 %). У самок генотип Γ_8 також зберігає найменшу різницю між міцністю полюсів (5 %), а у самців — Γ_9 (7 %).

Очевидно, що імаго генотипів, які знаходяться у коконах найбільшої товщини полюсів оболонки кокона, складніше виходити з кокону порівняно з генотипами з невеликою товщиною оболонки. Зрозуміло, що пристосування шовковичного шовкопряда до вектора ГПЗ дає можливість значно зменшити товщину оболонки у напрямку виходу імаго. Так, генотип Γ_1 має найбільшу середню товщину оболонки (632 мкм) із досліджених і найбільшу різницю товщин та міцностей верхнього та нижнього полюсу у вертикального кокона (17 %). І навпаки, у генотипу Γ_3 з найменшою товщиною оболонки ця різниця також невелика (5 %).

Під час вимушеної горизонтальної завивки кокона, коли вісь кокона відхиляється від горизонталі менш ніж 5° , гусениця у середині кокона не може визначити де верх (Seiji Hori, Isamu Shimizu, 1990). Це сприяє однаковому відкладанню шовку у головному та черевному полюсах кокона. Тобто у такому стані завивки кокона гусениця не може скористатися оптимальним напрямком виходу імаго у бік найменшої товщини оболонки і проявити реакцію до ГПЗ.

Вже давно, вивчаючи будову кокона, було встановлено, що наприкінці завивки гусениця стає малорухомою, повертається в останній раз головою до верхнього полюсу оболонки і залишок шовку виділяє у вигляді пухкого прошарку, який, як вважається, служить лялечці запобіжною подушкою під час струсу (Жвирблис, 1933). На нашу думку, поява цього прошарку є результатом морфологічної адаптації до струсу різного походження, насамперед спричиненого коливанням кокону в ГПЗ, які можуть бути пов'язані, наприклад, з поривом вітру в природних умовах завивки. Особливо вразливою стадією лялечки до удару об оболонку є стадія німфи, яка має м'яку зовнішню оболонку. При відсутності прошарку струсові пошкодження лялечки могло б привести до її загибелі.

Висновки. Гусениці шовковичного шовкопряда внаслідок природного добору отримали перевагу особини, які мали високу чутливість до величини та напрямку дії ГПЗ, тобто до його вектора. В процесі селекції ця здатність гусені збереглася. Гусениці завивали кокон, ось якого була направлена вертикально або під кутом до вертикалі. На протязі усього терміну плетіння кокона гусениця контролює напрямок вектора ГПЗ і заздалегідь готує умови для оптимального виходу імаго. При цьому, якщо середня товщина оболонки генотипу є досить високою, то гусінь виплітає значно тоншим верхній полюс кокона порівняно з нижнім. Крізь цю тонку стінку оболонки імаго легше виходити, ніж у випадку, коли кокон має горизонтальну орієнтацію з приблизно однаковими товщинами полюсів кокона. У випадку, коли генотип має тонку оболонку кокона, що не є значною перешкодою для імаго, різниця товщин між верхнім та нижнім полюсами є несуттєвою. По закінченні завивки кокона гусениця виявляє негативний геотропізм, розташовуючи голову до верхнього полюсу оболонки.

Популяція гусениць шовковичного шовкопряда досліджених генотипів є гетерогенною за здатністю відчувати напрямок вектора ГПЗ та за ступенем адаптованості до цього поля.

Подальші розвідки проблеми, дослідженої в статті, сприятимуть становленню гравітаційної екології комах, зокрема, шовковичного шовкопряда.

Автор висловлює щире подяку В. С. Лютенку за допомогу, отриману під час проведення дослідів та обробки даних.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Дубров А. П.* Лунные ритмы у человека: Краткий очерк по селеномедицине. — М.: Медицина, 1990. — 160 с.
- Жвирблис Н. Н.* Кокон тутового шелкопряда и его шелковина. — М.; Ташкент: САОГИЗ, 1933. — 36 с.
- Иванов В. П.* Строение стенок коконов тутового шелкопряда // За реконструкцию шелководства. — 1931. — № 1–2. — С. 7.
- Ковалёв П. А., Шевелева А. А.* Гренаж и селекция тутового шелкопряда. — Ташкент: Учитель, 1966. — 191 с.
- Литвин В. М., Лютенко В. С.* Проявление адаптации тутового шелкопряда к гравитационному полю Земли // Зоологічні дослідження в Україні на межі тисячоліть: Матеріали Всеукр. зоол. конф. — Кривий Ріг: ІВІ, 2001. — С. 65–66.
- Мамаев Б. П.* Гравитационная гипотеза происхождения насекомых // Энтомол. обозрение. — 1975. — Т. LIV, вып. 3. — С. 499–505.
- Михайлов Е. Н.* Шелководство. — М.: Сельхозгиз, 1950. — 496 с.
- Нечипоренко Н. Т., Кириченко И. А., Стоцкий М. И.* Коконник для промышленного шелководства // Шелк. — 1976. — № 1. — С. 11–12.
- Поярков Э. Ф.* Шелководство. — М.: Сельхозгиз, 1940. — 160 с.
- Сафонова А. М.* Зависимость свойств оболочки коконов от положения гусениц при завивке // Шелк. — 1978. — № 2. — С. 13–14.
- Справочник по шелкосырью и кокономотанию* / Э. Б. Рубинов, М. М. Мухамедов, Л. Х. Осина и др., под общ. ред. Э. Б. Рубинова. — М.: Легкая индустрия, 1971. — 376 с.
- Чернышев В. Б.* Экология насекомых. — М.: Изд-во МГУ, 1996. — 304 с.
- Litvin V. M.* Orientation of cocooning in the silkworm *Bombyx mori* L. in the gravitational field // Sericologia. — 1998. — Vol. 38, № 2. — P. 377–381.
- Seiji Hori, Isamu Shimizu.* Geo-orientation and photo-orientation behavior of *Bombyx mori* L. at termination // Appl. Ent. Zool. — Vol. 25, № 2. — P. 177–186.

Інститут шовківництва УААН

Надійшла 30.10.2003

UDC 595.7

V. M. LITVIN

DIFFERENTIAL EFFECT OF COCOON ORIENTATION IN THE GRAVITATION FIELD OF THE EARTH IN SEVERAL LINES OF THE CHINESE SILKWORM, *BOMBYX MORI* L. (LEPIDOPTERA: BOMBYCIDAE)

Institute for Sericulture of Ukrainian Academy of Agrarian Sciences

Nine lines of the Chinese Silkworm have been experimentally studied for to the effect of orientation of cocoons to the gravitational field of the Earth. Significant differences between lines have been observed when cocoons were in a vertical position.

3 tabs, 14 refs.