

УДК 595.422.2:591

И. А. Акимов, В. В. Барабанова

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ У САМОК *VARROA JACOBSONI*

В настоящее время не вызывает сомнения, что клещ *Varroa jacobsoni* питается в основном гемолимфой расплодов пчелы. Причем наиболее интенсивно он питается на куколках, отдавая предпочтение трутневым (Смирнов, 1978 и др.). Однако не до конца остается выясненным вопрос о питании самок на пчелах в период зимовки (Ланге и др., 1977; Смирнов, 1978; Полтев, Садов, 1980). Достаточно высокая активность дыхания клещей зимой, свидетельствующая об интенсивности их метаболизма (Петрова и др., 1982), позволяет предполагать, что клещи на пчелах не только форезируют.

В связи с этим определяли активность пищеварения у самок клеща, питавшихся на развивающихся расплодах: трутневом, пчелином летнем и осеннем, а также у самок, которых ежемесячно (с октября по май) снимали с зимующих пчел. Определяли также влияние голодаания на активность пищеварения клещей, снятых с пчел в декабре. Для этого клещей разделяли на две группы. У контрольной группы сразу определяли активность пищеварительных ферментов, а опытную группу клещей отсаживали на голодание в специальные камеры, которые помещали в термостат с температурой 28 °C и 80 %-й влажностью. Активность пищеварения у клеща в зимний период может изменяться под влиянием понизившейся температуры в клубе пчел, поэтому исследовали влияние температур от +20° до +60° C на активность его пищеварения. Определение интенсивности переваривания пищи было основано на измерении активности пищеварительных ферментов, гидролизующих основные компоненты пищи — белки, углеводы и липиды. Способность клеща переваривать белки определяли по общей протеолитической активности, интенсивность переваривания углеводов — по активности амилазы и инвертазы, а интенсивность гидролиза липидов — по активности липазы. Ввиду слабой активности липазы и ее незначительных сезонных изменений у клеща (Барабанова, 1983) сравнивали только амилолитическую, инвертазную и протеолитическую активность.

Как и предполагалось, у самок клеща, паразитировавших на куколках трутневого расплода, активность пищеварительных ферментов наиболее высокая. Клещи, снятые с молодых трутней и куколок пчелиного расплода, имели практически такую же активность пищеварения, а у клещей, извлеченных из ячеек с предкуколками и молодыми пчелами, активность инвертазы и протеаз была в 2,5—3,0 раза ниже (табл. 1).

У самок клеща, паразитировавших в осеннеом пчелином расплоде, несколько изменяется направленность пищеварения, в результате чего значительно снижается активность инвертазы, но остаются высокими амилолитическая и протеолитическая активность (табл. 1). Из осеннеого пчелиного расплода, как известно, отрождаются уходящие на зимовку пчелы, которые от летних отличаются повышенным содержанием в теле запасных питательных веществ (Жеребкин, Шагун, 1969; Рямова, 1978; Харченко, 1985 и др.). В гемолимфе осеннеого пчелиного расплода также изменяется содержание белков, аминокислот и особенно липидов (Барабанова, 1987), что, вероятно, оказывает влияние на активность определенных пищеварительных ферментов у паразитирующих на нем клещей.

В безрасплодный период клещи распределяются на рабочих пчелах и зимуют вместе с ними. Однако до конца осени активность пищеварения у клещей остается достаточно высокой, несмотря на то, что у них отсутствуют энергетические и пластические затраты на размножение. Только активность амилазы снижается до минимальных значений и не увеличивается до появления нового трутневого расплода. Ко второй

Таблица 1. Активность пищеварительных ферментов у самок *Varroa*, паразитировавших на различных расплодах.

Тип расплода	Стадия, на которой клещ питается	Активность фермента в мкг продуктов реакции на 100 клещей за время инкубации		
		амилаза	инвертаза	протеазы
Трутневый	Предкуколка	57,3±4,75	32,7±3,47	5,0±0,01
	Куколка	129,1±10,54	102,7±9,73	8,9±1,53
	Имаго (1 дн.)	140,6±20,42	174,5±19,42	9,5±0,60
Пчелиный (летний)	Предкуколка	48,0±2,55	119,0±11,0	3,4±1,58
	Куколка	121,4±5,78	66,7±4,61	8,3±1,59
	Имаго (1 дн.)	100,9±9,61	62,5±5,26	3,6±0,29
Пчелиный (осенний)	Предкуколка	21,9±3,63	59,4±3,63	7,8±0,68
	Куколка	95,8±3,72	14,7±2,20	11,9±1,90
	Имаго (1 дн.)	151,4±3,61	22,2±1,40	8,3±0,04

Таблица 2. Активность пищеварительных ферментов у самок *Varroa*, снятых с зимующих пчел.

Время сбора клещей	Активность ферментов в мкг продуктов реакции на 100 клещей за время инкубации		
	амилаза	инвертаза	протеазы
Октябрь	35,1±4,42	122,7±1,48	9,6±0,40
Ноябрь	41,7±1,89	118,7±1,18	5,0±1,79
Декабрь	35,4±8,30	64,2±2,10	5,8±0,65
Январь	20,9±0,71	88,2±1,82	2,0±0,24
Февраль	29,0±0,49	88,7±1,64	1,9±0,25
Март	31,3±3,15	77,6±9,36	2,0±0,16
Апрель	36,6±8,78	201,2±1,82	2,2±0,24
Май	163,6±21,80	260,4±10,40	6,2±0,10

Примечание. Клещи с пчел были собраны в середине каждого месяца, а в январе — в конце.

половине декабря достаточно стабильно снизилась температура воздуха и у клеща в 2 раза снизилась активность остальных исследованных ферментов. Во второй половине зимы и первой половине весны, несмотря на появление в пчелиной семье первых расплодов и связанную с этим активацию клещей, активность пищеварения у них в целом не повысилась. К середине апреля у клеща значительно увеличилась активность инвертазы, и только к концу мая перед появлением в пчелиной семье трутневого расплода повысилась до летнего уровня амилолитическая и протеолитическая активность (табл. 2).

Следовательно, в определенный период зимовки активность пищеварения у клеща *Varroa* низкая. Чтобы определить снижается ли активность пищеварения у клеща в результате голода или это связано с влиянием других факторов, исследовали активность пищеварительных ферментов у голодающих клещей. Было установлено, что уже после 18 ч голодаания 60 % клещей погибло, а у оставшихся в живых самок протеолитическая активность не выявлялась, инвертаза проявляла следы активности, и только амилолитическая активность оставалась на таком же уровне, как у контрольных особей (табл. 3). Из этого следует, что у клеща даже в период наиболее низкой активности пищеварения активность пищеварительных ферментов, особенно инвертазная, выше, чем у голодающих.

Еще одним фактором, который может оказывать влияние на активность пищеварительных ферментов клеща и скорость протекания у него метаболических процессов в целом, может быть понижение температуры в клубе пчел в наиболее холодные месяцы. Действительно при исследо-

вании влияние температуры на активность пищеварительных ферментов клеща было установлено (рис. 1), что температурные оптимумы их действия достаточно высокие, и уже при температуре $+20^{\circ}\text{C}$ почти все исследованные ферменты теряют до 90 % активности. Поэтому наиболее вероятно считать, что снижение инвертазной и протеолитической активности у клеща в зимний период происходит под действием температуры, понизившейся в клубе пчел и особенно на его периферии.

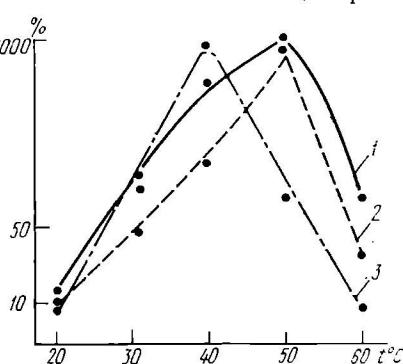
Таблица 3. Активность пищеварительных ферментов у зимующих самок клеща при голодании

Фермент	Активность фермента в мкг продуктов реакции	
	сытые клещи	голодные клещи
Амилаза	35,4 \pm 8,31	31,3
Инвертаза	36,5 \pm 0,31	следы
Протеазы	5,4 \pm 0,65	0

Однако протеолитическая активность у клеща была низкой также в первой половине весны, а это может быть связано с влиянием на нее концентрации белка, которая, как известно, значительно снижается в гемолимфе пчелы к концу зимовки (Foti et al., 1969 и др.).

При сравнении активности пищеварительных ферментов и особенно ее соотношения в ферментном спектре клещей, паразитировавших в расплодах и на зимующих пчелах, было обнаружено, что высокая в летний период при питании на расплодах активность амилазы стабильно снижалась в безрасплодный период и вновь повышалась только накануне появления трутневого расплода. Кроме того, в этот период на активность амилазы практически не оказывало влияние голодание клещей. Следовательно, в безрасплодный период амилаза клеща находится в неактивном состоянии. Считается, что размножение клещей в значительной степени зависит от уровня ювенильного гормона в гемолимфе пчелы. Зимой уровень ювенильного гормона в гемолимфе пчелы низкий, но существенно повышается в гемолимфе расплода, особенно трутневого (Hanel, Koeniger, 1986 и др.). Все это позволило нам предположить, что амилаза клеща, подобно амилазе некоторых насекомых (Филиппович, Кутузова, 1985), является ферментом, активируемым ювениальным гормоном.

Таким образом, в безрасплодный период активность пищеварения у клеща достаточно высокая, поскольку снизившаяся в это время активность амилазы частично компенсируется за счет повышения инвертазной активности, т. е. в диете клеща в это время увеличивается доля дисахаридов. Довольно значительно снижается активность пищеварения у клеща к концу безрасплодного периода, однако секреция ферментов при этом полностью не прекращается. В период активации клеща, которая происходит накануне появления первого пчелиного расплода, активность пищеварения в целом не увеличивается, хоть и возрастает инвертазная активность. Видимо, в диете клеща в это время



Влияние температуры на активность пищеварительных ферментов клеща:

1 — амилаза; 2 — инвертаза; 3 — протеазы.

преобладают дисахарины, поскольку содержание белков и липидов в гемолимфе пчелы к концу зимовки значительно снижается (Foti et al., 1969; Tomaszewska, Czernichowska, 1976). Кроме того, это подтверждается увеличением количества липидов в теле самок клеща при относительно высоком и сравнительно стабильном уровне в нем гликогена (Барбанова, 1987).

Следовательно, если клещи и не пытаются в безрасплодный период, то непродолжительное время.

- Барбанова В. В. Пищеварительные ферменты *Varroa jacobsoni* // Вестн. зоологии.— 1983.— № 3.— С. 81—83.
- Барбанова В. В. Сезонные изменения содержания запасных питательных веществ у самок *Varroa jacobsoni* // Там же.— 1987.— № 6.— С. 74—78.
- Жеребкин М. В., Шагун Я. Л. Морфологические и физиологические исследования летних и осенних пчел // Тр. НИИ пчеловодства.— Рязань, 1969.— С. 25—35.
- Ланге А. Б., Нацкий К. В., Тацый В. М. Оценка препаратов против варроатоза пчел // Ветеринар.— 1977.— № 9.— С. 73—77.
- Петрова А. Д., Бызова Ю. Б., Тацый В. М., Емельянова О. Ю. Траты на обмен клеща *Varroa jacobsoni* Oudemans, 1904 (*Mesostigmata, Varroidae*) — эктопаразита медоносной пчелы // Докл. АН СССР.— 1982.— 262, № 2.— С. 499—502.
- Полтев В. И., Садов А. В. Развитие клеща *Varroa jacobsoni* Oud. в пчелиной семье // Технология пр-ва продуктов пчеловодства.— М.: Колос, 1980.— С. 165—170.
- Рямова А. М. Различие в метаморфозе летних и осенних пчел // Пчеловодство.— 1978б.— № 12.— С. 7—8.
- Смирнов А. М. Современные достижения науки в СССР по вопросам этиологии, патогенеза, эпизоотологии, диагностики и борьбы с варроатозом пчел // Апиакта.— 1978.— 13, № 41.— С. 149—163.
- Филиппович Ю. Б., Кутузова Н. М. Гормональная регуляция обмена веществ у насекомых // Итоги науки и техн. Сер. биол. хим.— М., 1985.— 226 с.
- Харченко Г. И. Экологическая устойчивость пчел разного происхождения к охлаждению // Разведение и содержание пчел в Сибири.— Новосибирск, 1985.— С. 41—52.
- Foti N., Popa L., Crisan J. Variability of the protein components of the hemolymph in bees in accordance with age, season and activity // Apiculture.— 1969.— 22, № 8.— P. 11—17.
- Hänel H., Koeniger N. Possible regulation of the reproduction of the honey bee *Varroa jacobsoni* (*Mesostigmata: Acari*) by host's hormone: jvenil hormone III // Insect. Physiol.— 1986.— 32, N 9.— P. 791—798.
- Tomaszewska B., Czernichowska A. Badania nad poziarem glukozy i lipidów całkowitych w hemolimfie zymiących pszczół // Pszczol. zesz. nauk.— 1976.— N 20. S. 203—208.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 29.12.87

УДК 595.733

С. Н. Борисов

СУТОЧНАЯ РИТМИКА АКТИВНОСТИ *CROCOTHEMIS SERVILIA* (ODONATA, LIBELLULIDAE) В АРИДНОЙ ЗОНЕ ТАДЖИКИСТАНА

Суточная ритмика активности стрекоз в аридной зоне изучена слабо. Отдельные сведения имеются лишь по трем видам (Борисов, 1985, 1987). Выяснение же особенностей суточных ритмов активности этих насекомых имеет как практическое значение, например, при оценке их роли в истреблении гнуса, так представляет и теоретический интерес, в частности, в познании адаптивных механизмов в экстремальных для стрекоз условиях аридного климата. В настоящей работе приводятся данные по суточной активности *Crocothemis servilia* Дгигу.

Наблюдения проводили в 1980—1982 и частично в 1986—1987 гг. на юго-западе Таджикистана в заповеднике «Тигровая Балка» и близлежащей территории. Стрекозы этого вида, многочисленные на исследуемой территории, эвритермы и при благоприят-