АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК 1985

УДК 591.53 : 591.134.6

Энергетика роста и развития животных: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Представлены результаты исследований энергетических особенностей роста и развития животных. Обсуждаются энергетический обмен в связи с дифференциацией размеров тела животных и биоэнергетика красных полевок. Рассматриваются особенности энергетики роста и развития воробьиных птиц, регуляция энергетического обмена в процессе роста амфибий, биоэнергетика наземных моллюсков и энергетика питания насекомых.

Сборник предназначен для зоологов и экологов, интересующихся энергетической оценкой процессов роста и развития животных.

Ответственные редакторы
доктор биологических наук **Н. Н. Данилов,**
кандидат биологических наук **С. Н. Постников**

Э $\frac{21001-1309-220(83)}{055(02)7}$ 24—1985

© УНЦ АН СССР, 1985

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

И. А. БОГАЧЕВА, Л. В. КУЛАКОВА

ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РОСТА И ЭНЕРГЕТИКИ ПИТАНИЯ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ СЕВЕРА ПРИ РАЗНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

Изучая приспособление насекомых к условиям жизни в Субарктике, исследователи уделяли основное внимание ведущему экстремальному фактору — низким температурам. При этом рассматривались прежде всего морфологические, биологические и поведенческие адаптации насекомых [10, 8, 6, 13, 14], а рост, питание, энергетические особенности, требующие длительного экспериментального изучения, оставались обычно в стороне. Между тем такие данные представляют значительный интерес, так как помогают глубже понять приспособление видов к развитию в условиях короткого и прохладного северного лета.

Работы по изучению питания и роста некоторых обычных на Севере видов листогрызущих насекомых начаты нами в 1971 г. Однако до 1980 г. эксперименты с каждым видом проводили только в условиях одной температуры, обычно комнатной (18—20 °С), что позволило выделить некоторые общие особенности роста и энергетики северных видов листогрызущих насекомых [5, 2, 3], но не давало возможности в полной мере оценить адаптивность этих характеристик. С 1980 г. начали проводить эксперименты по энергетике листогрызущих насекомых при разных температурах. К настоящему времени накоплен довольно большой экспериментальный материал по росту и питанию листогрызущих насекомых Севера с точки зрения их адаптивности в условиях Субарктики.

Материал и методика

Исследования проводили в июле — августе 1978—1981 гг. в г. Лабытнанги (66°43′ с. ш., зона лесотундры). Для экспериментов использовались те виды листогрызущих насекомых (пилильщиков и чешуекрылых), по которым в окрестностях Лабытнанги можно было собрать достаточно массовый материал. Девять видов (два вида чешуекрылых и семь пилильщиков) питались листьями деревьев и кустарников, и только два вида чешуекры-

Таблица 1

Содержание сухого вещества в теле личинок и их корме

Объект исследования	Кормовое растение	Год	Сроки эксперимента	Содержание сух. вещества, %	
				в личинках	в корме
Pieris napi L. (Lep., Pieridae)	*Hesperis* sp.	1978	6—24.VIII	19,8	26,5
Celerio gallii Rott. (Lep., Sphingidae)	*Chamaenerium angustifolium*	1981	1—17.VIII	17,9	26,6
Oporinia autumnata Bkh. (Lep., Geometridae)	Betula tortuosa	1978(а) 1980(б) 1981(в)	8—15.VII 10.VII—2.VIII 3—12.VII	20,2 22,6 20,7	26,3 33,2 31,4
Lygris prunata L. (Lep., Geometridae)	*Ribes hispidulum*	1978	9—24.VII	24,4	25,0
Вид *N* (Hym., Tenthredinidae)	*Salix phylicifolia*	1981	27.VII—11.VIII	—	37,8
Amauronematus sp. (Hym., Tenthredinidae)	*S. lanata*	1981	15—29.VII	26,0	35,7
Croesus sp. (Hym.. Tenthredinidae)	*Betula tortuosa*	1980	5—17.VIII	21,4	34,4
Вид *A* (Hym., Tenthredinidae)	*Betula tortuosa*	1980	30.VII—5.VIII	—	34,8
Вид *t* (Hym., Tenthredinidae)	*Betula tortuosa*	1980	21—31.VII	25,2	35,7
Вид *TS* (Hym., Tenthredinidae)	*Alnus fruticosa*	1981	10—19.VIII	—	40,1
Pamphilius sp. (Hym., Pamphiliidae)	*Betula tortuosa* (A) *Alnus fruticosa* (B)	1981 1981	14.VII—1.VIII 9—19.VIII	22,1 —	36,4 39,7

лых — травянистыми растениями (табл. 1). Во время экспериментов личинок воспитывали на том кормовом растении, с которого они были собраны в природе. На пяденице *Oporinia autumnata* Bkh. эксперименты проводили в течение трех лет (а, б, в); пилильщика *Pamphilius* sp. содержали на разных кормовых растениях (А, Б).

Личинок весом не менее 2—3 мг рассаживали поодиночке в стеклянные или полиэтиленовые садки (стаканчики) объемом 30—50 мл. В садок помещали один, для личинок последнего возраста — два листа кормового растения; для поддержания влажности на дно садка клали небольшой кусочек ваты, который ежедневно смачивали. Каждый день, в одно и то же время, личинок взвешивали, меняли корм, собирали экскременты. Регистрировали также линьку личинок и все изменения в их поведении. Эксперименты продолжали до тех пор, пока личинка не прекращала питаться.

Для определения количества съеденного личинками корма применяли «графический» метод: количество потребленного корма первоначально выражали в единицах площади, измеряя выеденные отверстия на миллиметровой бумаге. Чтобы перевести полученные данные в единицы сырого веса, через каждые четыре — пять дней взвешивали высечки заранее известной площади. Для определения содержания сухого вещества в листьях параллельно взвешивали десять образцов по четыре листа, которые затем высушивали и взвешивали повторно. На основании полученных данных были построены кривые, по которым потом находили средние значения показателей для каждого дня.

Такая методика была принята для всех видов, кроме бражника *Celerio gallii* Rott; его крупные гусеницы содержались в сосудах объемом 0,5 л, а «графический» метод определения количества съеденного корма заменен весовым. Порцию корма, предлагаемую гусенице, предварительно взвешивали; сухой вес этого корма определяли согласно описанной выше процедуре. Несъеденный корм убирали из садка, высушивали и вновь взвешивали; таким образом, количество съеденного корма вычисляли сразу в сухом весе как разность между сухим весом предложенного и оставшегося корма.

Вес личинки, измеряемый каждый день на живых особях, также необходимо было перевести в миллиграммы сухого вещества. Для этого личинок предпоследнего и последнего возрастов поодиночке взвешивали, усыпляли, высушивали и взвешивали повторно. У ряда видов содержание сухого вещества в теле экспериментально не определяли, а брали литературные данные. Экскременты взвешивали уже в высушенном виде.

Часть садков с личинками каждого вида содержали в лаборатории при комнатной температуре (18—25 °С), другую часть — в неотапливаемом помещении, где температура была

Таблица 2

Основные количественные характеристики питания личинок северных видов, мг/мг сух. вещ. в сутки ×100 %

Вид	Возраст	Среднесуточная температура экспериментов t, °С	n	Коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$	Интенсивность питания C/P	Интенсивность роста $\Delta P/P$
Pieris napi	ПП*	18—22	6	29,1	122,7	22,8
	П	18—22	7	25,0	86,9	15,7
Celerio gallii	П	25,4	7	27,4	219,2	61,7
	П	18,0	6	23,0	91,9	17,3
Oporinia autumnata (*а*)	ПП	18—22	6	30,2	217,4	55,7
	П	18—22	9	26,5	150,6	36,8
O. autumnata (*б*)	ПП	19,9	3	29,7	152,8	48,4
	П	17,5	8	22,3	130,6	23,0
	П	12,6	4	35,1	76,9	16,2
O. autumnata (*в*)	ПП	19,0	5	38,2	190,0	38,8
	П	19,6	5	19,2	175,0	26,6
	П	12,6	5	25,4	104,7	19,4
Lygris prunata	ПП	18—22	9	45,7	107,3	38,1
	П	18—22	9	36,3	96,8	32,5
Пилильщик, вид *N*	П	25,2	9	8,9	352,7	28,8
	П	19,0	8	11,4	210,0	18,6
Amauronematus sp.	ПП	22,4	11	15,1	202,3	35,5
	П	21,4	8	15,0	156,7	17,3
	ПП	14,6	6	17,6	95,7	23,9
	П	13,1	6	18,9	93,2	11,2
Croesus sp.	ПП	17,6	8	24,7	217,4	53,3
	П	18,0	9	13,5	181,4	18,2
	ПП	8,9	7	27,4	72,0	19,6
	П	9,2	8	13,0	88,8	10,3
Пилильщик, вид *A*	П	17,9	3	15,8	259,5	27,0
	П	9,9	4	10,4	140,9	12,4
Пилильщик, вид *t*	ПП	21,3	7	18,9	159,6	28,2
	ПП	15,0	6	15,9	101,0	14,6

Вид	Возраст	Среднесуточная температура экспериментов t, °С	n	Коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$	Интенсивность питания C/P	Интенсивность роста $\Delta P/P$
Пилильщик, вид *TS*	ПП	24,8	3	14,4	325,0	37,9
	П	23,0	8	11,2	241,0	21,8
	ПП	17,8	3	18,1	277,3	47,5
	П	17,6	9	13,0	145,0	11,4
Pamphilius sp., А	ПП	20,4	9	20,2	195,1	39,8
	П	21,8	10	13,0	146,2	14,6
	ПП	13,9	9	20,1	84,2	18,5
	П	16,0	9	14,8	95,7	10,2
Pamphilius sp., Б	ПП	23,7	3	15,3	169,2	49,8
	П	24,2	3	10,5	195,4	8,8
	ПП	17,8	3	22,5	127,5	38,3
	П	18,0	3	13,0	97,0	12,5

* ПП — предпоследний возраст, П — последний. Буквенные обозначения те же, что в табл. 1.

обычно на 6—10° ниже (8—16 °С). Суточные колебания температуры в лаборатории составляли обычно 3—4°, тогда как в неотапливаемом помещении не превышали 1—2°. Подробные сведения о температуре приведены в табл. 2.

Результаты и обсуждение

Содержание сухого вещества в листьях кормовых растений подвержено значительным сезонным колебаниям (см. табл. 1). На Севере, где листья древесных растений раскрываются в первых числах июля, происходит сначала быстрое, затем более постепенное нарастание содержания сухого вещества в листьях; максимум его приходится на двадцатые числа июля, после чего оно стабилизируется и к концу сезона несколько снижается. Сухой вес единицы листовой площади вначале растет очень заметно, и с этим необходимо считаться при проведении экспериментов. В табл. 1 приведено среднее за время экспериментов содержание сухого вещества в листьях кормовых растений.

Содержание сухого вещества в теле личинок. На большом материале [9, 11, 16, 19] показано, что содержание сухого вещества в теле личинок увеличивается с их возрастом. С этим фактором следовало бы считаться и определять содержание

сухого вещества отдельно для личинок разных возрастов. К сожалению, из-за недостаточного количества материала в табл. 1 приведены усредненные данные для двух последних возрастов. Принято считать, что у личинок фитофагов сухое вещество составляет 20—25 % от веса тела [1, 12, 18]; наши данные соответствуют этим представлениям.

Для ряда видов из-за крайне ограниченного материала вообще не определено содержание сухого вещества. Например, данные по *Celerio gallii* взяты нами из работы В. Н. Ольшванга и С. Л. Янкина [7]. Для трех видов пилильщиков (виды *N*, *A* и *TS*) при расчетах мы принимали содержание сухого вещества равным 20 %.

Интенсивность роста, определяемая как увеличение веса тела личинки за единицу времени,— важная характеристика, от которой зависит время прохождения видом личиночной стадии развития. Изменения этого показателя по мере роста, а также его повозрастные различия обсуждались ранее [3, 4]. В настоящей работе рассматривается только зависимость интенсивности роста от температуры.

Из табл. 2 видно, что интенсивность роста (прирост личинки за сутки относительно ее веса в предыдущий день) увеличивается при повышении температуры. Видимо, зависимость интенсивности роста от температуры имеет видовую специфику; однако она различна и у одного вида в разных возрастах. Личинки предпоследнего возраста более резко реагируют на повышение температуры по сравнению с личинками последнего возраста. Так, среднее увеличение интенсивности роста, вычисленное для личинок последнего возраста, составляет 1,57 раза при увеличении температуры на 6,6° (для подсчетов взяты все виды, по которым имеется достаточное количество данных, т. е. вид *A* из подсчетов исключен); для личинок предпоследнего — 2,07 раза при почти таком же (на 7,2°) увеличении температуры.

В целом интенсивность роста личинок северных видов может быть охарактеризована как весьма высокая. При низких (8—13 °С) температурах вес личинок последних возрастов увеличивается в среднем на 14,6 % за сутки, при умеренных (13—18 °С) — на 16,4 %, при высоких (более 18 °С) — на 25,7 %. У личинок предпоследнего возраста эти показатели составляют соответственно 19,6; 32,7 и 39,5 %. Дж. М. Скрайбэр и П. Фини [17] для гусениц чешуекрылых-дендрофагов последнего возраста указывает среднее значение интенсивности роста 11 %, для предпоследнего возраста — 18 %; опыты проводились при 19—23 °С.

Приведенные нами данные по увеличению интенсивности роста личинок при возрастании температуры еще раз говорят о том, что личинки предпоследнего возраста более заметно реагируют на увеличение температуры. Резкое повышение ин-

тенсивности роста происходит у них уже при подъеме температуры до 13—18°, тогда как у личинок старшего возраста — лишь при подъеме ее выше 18°.

Высокая интенсивность роста личинок северных видов листогрызущих насекомых должна обеспечиваться особенностями их энергетики. Энергетика описывается обычным уравнением $C=\Delta P+R+F$, где C (consumption) — потребление, ΔP (production) — прирост, R (respiration) — метаболические расходы и F (feces) — экскременты. Из этого уравнения следует, что интенсивность роста будет тем выше, чем выше потребление корма C и (или) доля корма, идущая на увеличение веса личинки $\Delta P/C$. Рассмотрим в первую очередь потребление корма.

Потребление корма. Количество корма, потребленного личинкой за единицу времени, зависит прежде всего от ее размеров. Поэтому используют не абсолютное, а относительное потребление, выражаемое как отношение веса корма, съеденного личинкой за единицу времени (сутки), к весу ее тела в предыдущий день. Эта величина, называемая интенсивностью питания, и будет обсуждаться нами в дальнейшем.

Интенсивность питания, как и другие процессы жизнедеятельности у холоднокровных животных, увеличивается с повышением температуры (см. табл. 2). Зависит она и от возраста. Так, при повышении температуры на 6,6° потребление корма личинками последнего возраста увеличивается в 1,71 раза, а предпоследнего в 2,26 раза. В целом для интенсивности питания справедливы все основные положения, изложенные ранее для интенсивности роста. Интересно, что интенсивность питания при повышении температуры возрастает в большей мере, чем интенсивность роста, т. е. доля вновь образованной личинками биомассы от биомассы съеденного корма с ростом температуры несколько понижается. К этому мы еще вернемся, когда будем обсуждать энергетические коэффициенты.

Интенсивность питания личинок северных видов листогрызущих насекомых, как и интенсивность их роста, можно считать высокой. Приведем средние показатели по личинкам последнего возраста, для которых имеется достаточное количество данных: при 11,5° они потребляют в сутки в среднем 0,9 г корма на 1 г веса тела (сухой вес); при 16,7° — 1,23 г, при 21,5° — 1,84 г. Этот вопрос уже был подробно рассмотрен нами ранее [4], причем высказывалось предположение, что высокая интенсивность питания у личинок северных видов является их приспособлением к температурным условиям Субарктики. При этом адаптивность проявляется по двум направлениям.

Во-первых, у насекомых высоких широт питание отмечается при более низких температурах, чем это свойственно видам умеренных и южных широт. На Приобском Севере личинки некоторых видов начинают питаться при температуре около 3°, тогда как многие виды более низких широт — при 10—12° [15]. При

такой температуре северные виды уже питаются активно, потребляя такое же количество корма, которое виды умеренной и тропической зоны потребляют при 20—30°. Низкий порог активности питания является у северных видов приспособлением к низким средним температурам периода роста.

Во-вторых, северные виды насекомых-дендрофагов имеют более высокие максимальные значения интенсивности питания, чем виды средних и южных широт. Для чешуекрылых-дендрофагов средних широт Дж. М. Скрайбэр и П. Фини [17] приводят величину интенсивности потребления корма 1,2 г/г в сутки (последний возраст, средние данные по многим видам).

Таким образом, высокие абсолютные значения интенсивности питания личинок мы считаем приспособлением к коротким периодам наиболее благоприятных температур, во время которых насекомым необходимо завершить личиночную стадию развития. Высокая интенсивность питания, в свою очередь, обеспечивается рядом поведенческих особенностей. К ним следует отнести круглосуточное питание в теплые (с достаточно высокими ночными температурами) периоды, а также приспособления, направленные на то, чтобы питание личинок проходило в благоприятных температурных условиях (предпочтение нижней части и южной стороны кроны дерева, питание на освещенной солнцем части побега и стороне листа).

Коэффициент использования съеденной пищи на рост — важнейшая энергетическая характеристика питания личинок, показывающая, какую долю съеденного корма личинка превращает в ткани своего тела. Повышение коэффициента ведет к увеличению интенсивности роста. Посмотрим, как зависит этот показатель от температуры.

Вопросы энергетики вида при изменении температуры среды были подробно рассмотрены ранее [4] на одном виде — *Croesus* sp. Установлено, что с ростом температуры увеличивается коэффициент ассимиляции $(\Delta P+R)/C$, но возрастают также и метаболические траты R/C. Оба процесса идут одновременно и приводят к тому, что коэффициент $\Delta P/C$ остается почти неизменным.

У большинства видов (см. табл. 2) изменения энергетики небольшие, но однонаправленные: при повышении температуры коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$ несколько снижается. Однако величина снижения и разброс данных таковы, что ни в одном случае нам не удалось подтвердить достоверность этих результатов. Каких-либо литературных данных, которые бы указывали на возможность закономерного изменения коэффициента $\Delta P/C$ при изменении температуры, мы также не нашли.

Если мы теперь рассмотрим величину показателя $\Delta P/C$ в сравнительном плане не по температурам, а по видам, то увидим значительную изменчивость этого показателя. Есть виды,

у которых коэффициент $\Delta P/C$ равен 10 % и даже менее, в то время как у других более 30 % (см. табл. 2). Такие различия объясняются качеством корма и подробно рассматриваются в следующей статье настоящего сборника. Сейчас для нас важен лишь тот факт, что на Севере могут нормально существовать виды с резко различной величиной коэффициента $\Delta P/C$ и что от температуры величина этого коэффициента практически не зависит.

Выводы

1. Северные виды листогрызущих насекомых отличаются высокой интенсивностью роста: 25 % у личинок последнего возраста и 40 % у личинок предпоследнего возраста при температуре более 18 °С. У отдельных видов этот показатель даже в последнем возрасте может превышать 60 %.

2. Возрастание интенсивности роста личинок с повышением температуры объясняется увеличением интенсивности питания, а не увеличением доли корма, идущей на прирост личинок.

3. Личинки северных видов начинают питаться при температуре около 3 °С; при 8—12 °С они потребляют в сутки такое же количество пищи, как виды умеренных и тропических широт при 20—30 °С.

4. Максимальная интенсивность питания личинок северных видов, которой они достигают при температуре 18—22 °С, выше, чем у видов умеренных и тропических широт.

5. Изменений коэффициента использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$, связанных с изменениями температуры, не выявлено.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрианова Н. С. Экология насекомых: Курс лекций. М.: Изд-во МГУ, 1970. 158 с.

2. Богачева И. А. Пилильщики (Hymenoptera, Tenthredinoidea) и их роль в биогеоценозах Приобского Севера.— В сб.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 85—103.

3. Богачева И. А. Энергетические потребности некоторых чешуекрылых Приобского Севера.— В сб.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 7—18.

4. Богачева И. А. Энергетика развития некоторых листогрызущих насекомых Севера при разных температурах.— Экология, 1982, № 5, с. 55—61.

5. Богачева И. А., Дубешко Л. Н. Экология и энергетика питания листоеда *Gonioctena pallida* L. в тайге и лесотундре Сибири.— Экология, 1975, № 3, с. 94—96.

6. Городков К. Б. Методы энтомологической фаунистики при биогеоценологических исследованиях в тундре.— В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 89—96.

7. Ольшванг В. Н., Янкин С. Л. Питание гусениц подмаренникового бражника *Ceierio gallii* Rott. (Lepidoptera, Sphingidae) на Южном Ямале.— В сб.: Биоценотическая роль консументов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 8—10.

8. Стрельников И. Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых.— Зоол. ж., 1940, т. 19, вып. 3, с. 387—406.
9. Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 314 с.
10. Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин: Тр. Кольской базы АН СССР, вып. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1936. 295 с.
11. Carne P. B. Growth and food consumption during the larval stages of *Paropsis atomaria* (Col., Chrysomelidae).— Entomol. exp. et appl., 1966, vol. 9, N 1, p. 103—112.
12. Crossley D. A. Radioisotope measurements of food consumption by a leaf beetle species, *Chrysomela knabi* Brown.— Ecology, 1966, vol. 47, N 1, p. 1—8.
13. Downes J. A. Arctic insects and their environment.— Can. Entomol., 1964, vol. 96, p. 267—284.
14. Downes J. A. Adaptation of insects in the Arctic.— Ann. Rev. Entomol., 1965, vol. 10, p. 257—274.
15. Hoffmann K.-H. Wirkung von konstanten und tagesperiodisch alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*.— Oecologia, 1974, vol. 17, N 1, p. 39—54.
16. Klekowski R. S., Prus T., Zyromska-Rudzke H. Elements if energy budget of *Tribolium castaneum* (Hbst.) in its developmental cycle.— In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems/Ed. K. Petrusewicz. Warszawa; Krakow, 1967, v. 11, p. 859—879.
17. Scriber J. M., Feeny P. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form or their food plants.— Ecology, 1979, v. 60, N 4, p. 829—850.
18. Southwod T. R. E. The insect-plant repationship — an evolutionary perspective.— In: Inspect/Plant Relationships, Symp. London, 1971. Oxford e.a., 1972, p. 3—30.
19. Srihari T. Étude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de *Pieris brassicae* (Lep., Pieridae).— Ann. Soc. entomol. France, 1970, v. 6, N 4, p. 1003—1014.