ISSN 0367—0597

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

5

СЕНТЯБРЬ—ОКТЯБРЬ

1982

Издательство «Наука»

УДК 591.543.1

ЭНЕРГЕТИКА РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ СЕВЕРА ПРИ РАЗНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

И. А. Богачева

Изучалась энергетика развития личинок трех видов пилильщиков и пяденицы *Oporinia autumnata*, питающихся листьями березы. Выявлены особенности энергетического баланса при низких (9—12°) и высоких (17—19°) температурах. Показано, что высокая интенсивность потребления корма, резко возрастающая при повышении температуры,—характерная особенность северных видов листогрызущих насекомых. Коэффициент использования съеденной пищи на рост P/C не зависит от температуры; обсуждается его зависимость от качества корма.

Изучая приспособления насекомых к условиям жизни в Субарктике, исследователи уделяли значительное внимание приспособлениям к ведущему экстремальному фактору — низким температурам. При этом они проявляли интерес в первую очередь к морфологическим, биологическим и поведенческим особенностям (Фридолин, 1936; Стрельников, 1940; Штакельберг, 1944; Сдобников, 1957; Городков, 1972; Downes,

1964, 1965) северных насекомых, оставляя в стороне их энергетику. Между тем энергетические особенности северных насекомых представляют значительный интерес, так как помогают глубже понять адаптации видов к росту и развитию в условиях короткого и прохладного северного лета.

Работы по изучению энергетики развития некоторых обычных на Севере видов листогрызущих насекомых начаты нами в 1971 г. Обнаружен и описан ряд особенностей энергетики — высокий коэффициент использования съеденной пищи на рост *P/C*, высокая скорость роста и большая интенсивность потребления корма, которые были интерпретированы как адаптивные для северных видов (Богачева, Дубешко, 1975; Богачева, 1977, 1980). Однако эксперименты проводились в условиях довольно высоких температур (15—22° С), тогда как в природе личинкам зачастую приходится развиваться при более низких температурах. Несмотря на это, они не просто успевают завершить свое развитие в течение сезона, но и явно процветают, год от года поддерживая сравнительно высокую численность. Какие же особенности энергетики регулярно обеспечивают им успешное прохождение личиночной стадии в благоприятные для них сроки? Чтобы ответить на вопрос, необходимо было изучить развитие листогрызущих насекомых при низких температурах.

Исследования проводились в июле—августе 1980 г. в г. Лабытнанги (66°43′ с. ш., зона лесотундры). Для экспериментов были выбраны три вида пилильщиков из сем. *Tenthredinidae* (все—групповые) и пяденица *Oporinia autumnata* Bkh. Все они питаются листвой березы *Betula tortuosa*, но пяденица является видом с весенне-летней фенологией развития личиночной фазы, а пилильщики — с летне-осенней.

Личинок весом не менее 2—3 мг рассаживали поодиночке в стеклянные или полиэтиленовые садки объемом 30—50 мл. Часть садков держали в лаборатории при температуре 17—19°, часть при 9—12°. В садок помещали один или несколько листьев березы; 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 и, накладывая удаленные из садков листья на миллиметровую бумагу, измеряли площадь выеденных отверстий. Регистрировали также линьку личинок и изменения в их поведении. Эксперименты продолжали до тех пор, пока личинки не прекращали питаться.

Вес личинок, определяемый на живых особях, необходимо было выразить также в миллиграммах сухого вещества. Для этого личинок предпоследнего и последнего возрастов поодиночке взвешивали, усыпляли, высушивали и взвешивали повторно. Известно, что процентное содержание сухого вещества (как и калорийность) меняется по возрастам, однако из-за нехватки материала пришлось ограничиться усредненными данными для двух последних возрастов.

Потребление корма первоначально находили в единицах площади и затем выражали в сыром и сухом весе. Для того чтобы получить данные по сырому весу единицы площади листовой пластинки, через каждые 4—5 дней взвешивали высечки заранее известной площади. Для определения содержания сухого вещества в листьях параллельно взвешивали 10 образцов по 4 листа, которые затем высушивали и взвешивали повторно. На основании полученных данных были построены кривые, по которым потом находили средние значения показателей для каждого дня. Для измерения и кормления личинок листья в течение всего сезона брали с одних и тех же деревьев березы.

Высушенные листья березы и личинки были использованы для оценки калорийности. Калорийность экскрементов личинок, содержащихся при разных температурах, была определена отдельно.

Рост личинок северных видов листогрызущих насекомых, особенности их энергетического баланса и влияние на них температурных условий подробно прослежены на одном виде — пилильщике *Croesus* sp., по которому получено наибольшее количество данных. Два других вида пилильщиков были редки, и эксперименты удалось провести лишь в 3—5 повторностях по каждому варианту опыта. Пригодных для анализа данных по *O. autumnata* также получено мало, так как значительная часть гусениц, взятых для опыта, оказалась заражена паразитами. Однако там, где речь пойдет о закономерностях развития северных видов насекомых при низких температурах и об общих особенностях их энергетики, будет привлечен материал по всем изучавшимся видам.

Изменения веса личинок в процессе их индивидуального развития (табл. 1). У личинок *Croesus* изменения веса были прослежены с III возраста. *Croesus* sp.—довольно крупный вид; максимальный сырой вес личинок в среднем составляет около 260 мг. В III—V возрастах вес личинки увеличивался за возраст приблизительно втрое, в VI возрасте — вдвое.

Таблица 1

Рост и особенности энергетики личинок пилильщика *Croesus* sp. по возрастам при разных температурах

T°, C	Возраст	Его продолжительность, дни	Вес в день линьки, мг сух. в-ва	Потребление корма, мг сух. веса		Прирост, % к весу тела/сут.	$\frac{P+R}{C}\times 100\%$	$\frac{P}{C}\times 100\%$	$\frac{P}{P+R}\times 100\%$	$\frac{R}{C}\times 100\%$
				за возраст	на 1 мг сух. веса тела/сут.					
9,1	III	4,3	0,8	7,7	0,96	23,7	—	32,8	—	—
	IV	5,0	2,5	19,3	0,95	25,3	35,0	32,0	91,4	3,0
	V	7,0	8,4	78,2	0,72	18,4	33,1	29,3	88,5	3,8
	VI	—	28,7	—	0,89	10,8	26,7	14,1	52,7	12,6
17,8	III	2,3	1,1	9,2	2,04	53,8	—	26,0	—	—
	IV	2,0	2,8	22,5	3,28	56,5	45,2	28,4	62,8	16,8
	V	3,5	9,1	97,6	2,17	50,3	45,3	26,8	59,1	18,5
	VI	8,5	29,7	286,9	1,62	19,4	43,4	12,9	29,8	30,5

Ранее, при изучении чешуекрылых — пядениц *O. autumnata, Lygris prunata* L., брюквенницы *Pieris napi* L. (Богачева, 1980), было установлено, что в периоды линек вес гусениц, как правило, стабилизируется или падает. У пилильщиков период прекращения питания, связанный с линькой, составляет всего 5—6 ч, в связи с чем ни у одного из трех изучавшихся видов уменьшения веса в это время не отмечалось, только приросты в дни линек были наименьшими. Максимальные приросты (до 70—80% от веса тела в предыдущий день) наблюдались на следующий день после линьки, в то время как средние за возраст показатели были много ниже.

Приросты личинок держатся примерно на одном уровне в III—V возрастах и резко падают в последнем возрасте. Это обусловлено как снижением интенсивности питания личинки, так и возрастанием ее двигательной активности, в результате чего только малая часть съеденной пищи направляется на создание новых тканей тела. Подробнее это будет рассмотрено ниже.

Говоря о развитии личинок при разных температурах, следует отметить, что вес их при 9° С во всех возрастах был меньше, чем при 18° (см. табл. 1). Однако различия эти уменьшались от III к VI возрасту, составляя соответственно 27,3—10,7—7,7—3,4%, тогда как в случае влияния температуры естественно было бы ожидать их увеличения. Вероятно, они обусловлены не температурой, а другими причинами.

Отчетливо выявляется влияние температуры на рост личинок и соответственно на продолжительность их развития. Суточные приросты при 9° у личинок III—V возрастов составляют примерно 20—25% от веса тела, а при 18°—50—55%. Примерно в 2 раза увеличивается и продолжительность каждого личиночного возраста. (Данные для VI возраста при 9° в табл. 1 отсутствуют, так как большая часть личинок при этой температуре не успела завершить свое развитие до конца эксперимента.)

Потребление корма. Одновременно с изменением веса личинок прослежено потребление ими корма. От возраста к возрасту общий вес

потребленного корма увеличивался в 2,5—4,3 раза (см. табл. 1), достигая максимума в VI возрасте, когда личинки потребляют более 65% от общего количества корма, съеденного ими в течение жизни.

Интересно, что, достигая примерно одного и того же веса, личинки за каждый возраст при 18° потребляют на 20—25% корма больше, чем при 9°. Интенсивность питания при 18° в любом личиночном возрасте в 2,0—3,5 раза больше, чем при 9°.

Энергетические коэффициенты. Дальнейшая судьба съеденного корма в организме может быть выражена через энергетические коэффициенты. Энергетика личинок описывается обычным уравнением $C=P+R+F$, где C — потребление, P — прирост (увеличение веса), R — затраты на дыхание, F — экскременты. Экспериментально определяли три величины, четвертую (R) вычисляли из уравнения.

Первоначально все величины подставляли в уравнение в калориях. Поэтому первичные данные выражали сначала в единицах сухого веса, а затем в калориях. Установлено, что у личинок пилильщика сухое вещество в среднем составляет 21,4±0,3% от сырого веса (взвешено 36 личинок), в листьях березы — 35,0%. Калорийность листьев березы равна 4,85 ккал/г сухого вещества, личинок — 5,60 ккал/г, а калорийность экскрементов личинок, содержавшихся при 9 и 18°, соответственно 4,81 и 4,02 ккал/г. Затем все величины, стоящие в правой части уравнения, были выражены в процентах от потребления (C).

Процесс усвоения пищи характеризуется коэффициентом ассимиляции $(P+R)/C$, или A/C. Он несколько снижается от младших возрастов к старшим (см. табл. 1). Интересно, что при 18° личинки усваивают бóльшую долю (43—45%) от потребленной пищи, чем при 9°, хотя при более высокой температуре пища продвигается по кишечнику значительно быстрее.

Энергия, усвоенная из пищи, расходуется в первую очередь на нужды самого организма — на дыхание (R). Эти расходы отчасти определяются двигательной активностью личинки. Известно, что она растет от возраста к возрасту и особенно увеличивается к концу последнего возраста (Crossley, 1966). И в природе, и еще в большей мере — в садках, где повышение активности может быть вызвано также условиями опыта (небольшой объем садка, сравнительно небольшое количество корма и т. д.), в VI возрасте по сравнению с предыдущим заметно повышаются активность и расход энергии на дыхание. Резко возрастают они и при увеличении температуры, что также можно объяснить увеличением подвижности личинок с ростом температуры, интенсификацией процессов питания и т. д.

Основным энергетическим коэффициентом является коэффициент использования съеденной пищи на рост P/C, так как именно он определяет темпы роста личинок. В то же время рост (продукция) представляет собой последний этап использования вещества (и энергии) в организме: то, что ассимилировано, но не израсходовано на дыхание тканей организма, идет на создание новых тканей. С повышением двигательной активности личинок в VI возрасте увеличиваются метаболические расходы, а коэффициент $P/(P+R)$ — использование усвоенной пищи на рост — соответственно падает. Именно это, а также некоторое уменьшение ассимиляции по мере роста личинки приводит к тому, что коэффициент P/C в VI возрасте по сравнению с V снижается вдвое. В целом за период развития он составляет у пилильщика *Croesus* приблизительно 18% (в табл. 2 для сравнения с другими видами, калорийность которых мы не определяли, P/C выражен в г/г сухого веса ×100%).

Влияние температуры на рост и энергетику личинок. Как уже указывалось выше, вес личинок, по-видимому, не зависит от температуры, при которой они развиваются; не указывают на такую зависимость и

другие исследователи. Пожалуй, только Хаукиойа и Изо-Иивари (Haukioja, Iso-Iivari, 1976), изучая развитие пилильщика *Dineura viridi-dorsata* на севере Финляндии, объясняют разницу в среднем весе личинок в 1972 и 1973 гг. температурными условиями летних сезонов. Однако они неизбежно должны были отразиться и на кормовом растении (березе), в том числе на химизме ее листьев; а тот факт, что вес личинок зависит от состава корма, общеизвестен.

Таблица 2

Наиболее важные характеристики питания личинок некоторых северных видов листогрызущих насекомых при разных температурах (1980 г.)

Систематическая принадлежность объекта	Сроки эксперимента	Среднесут. т-ра периода, °С	Число суточных данных	Интенсивность потребления корма, г/г веса тела (сух. вес)/сут.	P/C, г/г·100%
Tenthredinidae, Croesus sp.	4.VIII—16.VIII 4.VIII—17.VIII	9,1 17,8	100 83	0,86±0,03 2,09±0,07	16,0 16,3
Tenthredinidae, sp. 2	29.VII—4.VIII 29.VII—1.VIII	11,5 18,1	28 12	1,44±0,10 2,42±0,22	11,7 13,6
Tenthredinidae, sp. 3	30.VII—17.VIII 30.VII—11.VIII	9,4 17,9	19 32	1,50±0,08 2,22±0,15	15,2 14,1
Geometridae, O. autumnata	11.VII—21.VII 9.VII—1.VIII 8.VII—17.VII (1978 г.)	12,0 18,5 22,0	9 56 52	0,85±0,14 1,32±0,10 1,60±0,13	27,7 19,7 23,2

Расход энергии в организме личинок происходит по-разному при разной температуре: с ее ростом увеличиваются ассимиляция и расходы на дыхание. Так как оба эти процесса происходят одновременно, то коэффициент *P/C* остается почти постоянным (табл. 2). Наблюдаемое повышение скорости роста личинок при высоких температурах объясняется не возрастанием доли энергии пищи, идущей на построение тела личинок, а интенсификацией их питания. Это — единственный или, во всяком случае, наиболее важный путь увеличения приростов и сокращения сроков развития личинок при наступлении коротких периодов относительно высоких температур.

Особенности энергетики северных видов листогрызущих насекомых. Одной из таких особенностей мы (Богачева, Дубешко, 1975; Богачева, 1977, 1980) считали высокий коэффициент *P/C*. В связи с работами 1980 г. наше представление об этом несколько изменилось.

У видов весенне-летней группы (пилильщик *Amauronematus harpicola* Zhel., листоед *Phytodecta pallidus*, чешуекрылые *O. autumnata, Lygris prunata* L.) ранее были обнаружены высокие коэффициенты *P/C* (от 20 до 30%). Аналогичные данные получены и другими авторами. Так, у листоеда (*Melasoma collaris* в альпийских местообитаниях южной Норвегии на иве этот коэффициент колеблется от 20 до 26% (Hagvar, 1975), у листоеда *Ph. pallidus* в Швеции он доходит до 29% (Axelsson et al., 1974). Однако в 1980 г. для группы летне-осенних видов пилильщиков мы получили более низкие значения коэффициента *P/C* (12—16%, см. табл. 2). Возможны и меньшие величины этого показателя. Описан пилильщик *Dineura viridi-dorsata* (Haukioja, Niemelä, 1974) с коэффициентом *P/C* всего 9%. В условиях стационара Кево данный вид заканчивает развитие к середине сентября.

Кейтс (Cates, 1980) считает, что питание молодым и зрелым листом представляет из себя две противоположные стратегии. Молодые листья более ценны в кормовом отношении, так как богаты белком; однако в

них содержатся вещества, нарушающие метаболические процессы растительноядных насекомых. Специализированные виды, которые смогли к ним приспособиться, имеют зато более ценный кормовой субстрат, и соответственно коэффициенты *P/C* у них выше. Виды, вынужденные питаться зрелой листвой, в которой этих веществ уже нет и питательная ценность ее невелика, имеют и низкий коэффициент *P/C*.

Таким образом, коэффициент *P*/C в большой мере зависит от качества корма. Поскольку на Севере есть виды и весенне-летней, и летне-осенней групп, то высокий коэффициент *P/C* нельзя считать обязательным для северных видов. Другое дело, что высокой численности на Севере достигают почти исключительно виды с весенне-летней фенологией личиночной фазы и, следовательно, высоким коэффициентом *P/C*.

Рассмотрим теперь интенсивность питания. Этот показатель в наибольшей степени зависит от температуры и в первую очередь отвечает за скорость роста личинок. При низких температурах (9—12°) интенсивность питания личинок северных видов оказывается уже довольно высокой (см. табл. 2); она соответствует уровню, наблюдаемому у видов умеренной и тропической зоны при 20—30° (Carne, 1966; Reichle, Crossley, 1967; цит. по Haukioja, Niemelä, 1974; VanHook, Dodson, 1974; Mathavan, Pandian, 1975; Scriber, 1977).

При температуре 18—22°, которая у северных видов, видимо, близка к оптимальной, потребление корма возрастает до 1,6—2,4 г/г сух. веса тела в сутки. Это весьма высокие цифры. Так, В. Качмарек (Kaczmarek, 1967) считает, что активные грызущие членистоногие (личинки жуков, перепончатокрылых и бабочек) потребляют в сутки количество корма, составляющее в среднем 0,75 от их собственного веса тела. По другим данным (Reichle, Crossley, 1967, цит. по Haukioja, Niemelä, 1974), все листогрызущие насекомые укладываются в рамки 0,5—1,5 г/г. Для чешуекрылых-дендрофагов указана средняя интенсивность потребления корма 1,3 г/г сух. веса тела/сутки (Scriber, Feeny, 1979). Только пилильщикам, питающимся хвоей — кормом с малым содержанием азота, свойственно более высокое потребление корма: до 3,6 г/г сух. веса тела в сутки в предпоследнем возрасте (Fogal, Kwain, 1972; Fogal, 1974; Larsson, Tenow, 1979; Wagner, 1980; цит. по Slansky, 1980). Вероятно, правильнее считать высокую интенсивность потребления корма, свойственную северным видам листогрызущих насекомых, приспособлением к развитию личинок при низких температурах вегетационного сезона, когда им очень важно с наибольшей выгодой использовать для роста короткие периоды благоприятных температур.

На основании изложенного можно сделать следующие выводы:

1. Температурные условия влияют на энергетику развития личинок. С повышением температуры увеличивается ассимиляция и одновременно метаболические траты личинок. Доля энергии корма, идущая на увеличение массы тела личинок, остается при этом примерно постоянной.

2. Коэффициент *P/C* у листогрызущих насекомых Субарктики, как и в других широтах, в значительно большей мере зависит от качества корма, чем от температуры.

3. Температурные условия не оказывают заметного влияния на вес личинок.

4. Северным видам листогрызущих насекомых даже при низких температурах (9—12°) свойственна довольно высокая интенсивность питания (0,8—1,4 г/г сух. веса тела в сутки), соответствующая уровню интенсивности питания насекомых-дендрофагов средних и южных широт при 20—30°.

5. С повышением температуры до 18—20° интенсивность потребления корма у северных видов насекомых возрастает в 2,0—2,5 раза. Со-

ответственно увеличивается скорость роста личинок и сокращаются сроки их развития.

6. Высокая интенсивность питания при низких температурах дает возможность личинкам завершить развитие даже в неблагоприятное лето, а при повышении температуры позволяет с наибольшей выгодой использовать короткие периоды наиболее благоприятных температур.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
2 октября 1981 г.

ЛИТЕРАТУРА

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

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

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.

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

Сдобников В. М. К характеристике жизненной формы у арктических животных.—Зоол. журнал, 1957, **36**, вып. 2, с. 161—173.

Стрельников И. Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых.—Зоол. журнал, 1940, **19**, вып. 3, с. 387—406.

Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин.—Тр. Кольской базы АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1936, вып. 3, 295 с.

Штакельберг А. А. Фауна двукрылых восточного сектора Арктической Сибири и ее происхождение.—Изв. АН СССР, сер. биол., 1944, № 5, с. 260—271.

Axelsson E., Bosatta B., Lohm U. Energy flow through a larval population of *Phytodecta pallidus* L. (Col., Chrysomelidae) on *Corylus avellana* L. 1. Individual energy budget.—Zoon, 1974, **2**, № 1, p. 49—55.

Carne P. B. Growth and food consumption during the larval stages of *Paropsis atomaria* (Col., Chrysomelidae).—Entomol. exp. et appl., 1966, **9**, № 1, p. 103—112.

Cates G. R. Feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insects herbivorous: the effect of resource abondance and plant chemistry.—Oecologia (Berl.), 1980, **46**, № 1, p. 22—31.

Crossley D. A. Radioisotope measurements of food consumption by a leaf beetle species, *Chrysomela knabi* Brown.—Ecology, 1966, **47**, № 1, p. 1—8.

Downes J. A. Arctic insects and their environment. — Can. Entomol., 1964, **96**, p. 267.

Downes J. A. Adaptations of insects in the Arctic.—Ann. Rev. Entomol., 1965, **10**, p. 257.

Hagvar S. Energy budget and growth during the development of *Melasoma collaris* (Coleoptera).—Oikos, 1975, **26**, № 2, p. 140—146.

Haukioja E., Iso-Iivari L. Lokal and annual variation in secondary productivity by *Dineura virididorsata* (Hym., Tenthredinidae).—Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1976, **13**, p. 26—32.

Haukioja E., Niemelä P. Growth and energy requirements of the larvae of *Dineura virididorsata* (Retz.) (Hym., Tenthredinidae) and *Oporinia autumnata* (Bkh.) (Lep., Geometridae) feeding on birch.—Ann. Zool. Fennici, **11**, p. 207—211.

Kaczmarek W. Elements of organisation in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes).—In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems, 1967, v. **2**, p. 663—678.

Mathavan S., Pandian T. J. Effect of temperature on food utilization in the monarch butterfly *Danaus chrysippus*.—Oikos, 1975, **26**, № 1, p. 60—64.

Scriber J. M. Limited effect of low-water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera, Saturniidae).—Oecologia, 1977, **28**, № 3, p. 269—287.

Scriber J. M., Feeny P. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants.—Ecology, 1979, **60**, № 4, p. 829—850.

Slansky F. J. High consumption rate by Neodiprion sertifer? A comment on a paper by Larsson and Tenow.—Oecologia, 1980, **46**, № 1, p. 133—134.

VanHook R. J., Dodson G. J. Food energy budget for the yellow-poplar Weevil, *Odontopus calceatus* (Say).— Ecology, 1974, **55**, № 1. p. 205—207.