



## Індекси питання дендрофільних чешуекрилих на експериментально ослабленних растенях

С.І. Денисова

Учреждение образования «Витебский государственный университет  
имени П.М. Машерова»

Изучены процессы потребления, утилизации и использования пищи на прирост массы гусеницами непарного, дубового шелкопрядов и лунки серебристой в зависимости от специфики биохимического состава кормовых растений при их физиологическом ослаблении путем выдержки срезанных ветвей в течение 3-х суток в условиях темноты и 90–100% влажности. Установлено, что лист 24–48-часовой выдержки характеризуется увеличением концентрации первичных метаболитов, незначительным повышением содержания вторичных и наиболее эффективно используется гусеницами на прирост массы независимо от вида растения и насекомого. При увеличении срока хранения корма до 72 часов наблюдается снижение значений индексов питания вследствие падения в листьях концентрации свободных аминокислот и углеводов, значительного увеличения содержания фенолов и танинов. Наиболее оптимальный для насекомых биохимический состав корма (24 часа выдержки) лучше всего используется полифагом – непарным шелкопрядом, так как он получает наибольший энергетический выигрыш при питании растениями «очагового состояния», моделью которого может служить химизм растений 24-часовой выдержки.

**Ключевые слова:** индексы питания, насекомые-фитофаги, кормовые растения, трофический фактор, олигофаги, полифаги.

## Nourishment indexes of the dendrophilous moths on experimentally weakened plants

С.І. Denissova

Educational establishment «Vitebsk State University named after P.M. Masherov»

We have studied processes of consumption, utilization and use of fodder on the increase of mass by caterpillars of non pair, oak silkworms as well as *Phalera Busephala* depending on the specificity of the biochemical composition of nourishing plants at their physiological weakening by means of seasoning cut branches during 3 days in the conditions of darkness and 90–100% dampness. It was found out that a 24–48 hour seasoned leaf is characterized by the increase of the concentration of primary metabolites, insignificant increase of the content of secondary ones and is most efficiently used by caterpillars for the increase of mass irrespectively of the type of the plant and insect. When fodder is kept 72 hours nourishment indexes reduce due to the decrease of the concentration of free amino acids and carbohydrates in leaves and considerable increase of the content of phenols and tannins. Most optimal for insects biochemical composition of fodder (24 hour exposition) is best used by polyphagus – non pair silkworm, since it gets largest energy prize when fed with plants of «hotbed state», the model of which can be chemistry of 24 hour exposition plants.

**Key words:** nourishment indexes, phytophagous insects, fodder plants, trophy factor, olygophagus, polyphagus.

Существует несколько концепций динамики численности лесных насекомых: паразитарная теория [1], климатическая теория [2], трофоклиматическая теория [3], трофическая теория [4], синтетическая теория [5] и феноменологическая теория [6].

Вышеуказанным теориям противопоставляется биоценотическая теория популяционной динамики насекомых [7]. В ее основе также находится многофакторность динамики, однако ее существенным отличием от названных выше теорий яв-

ляется признание условий питания ведущим фактором этой динамики. В понятие условий питания вкладываются питательная ценность корма, наличие в нем вторичных веществ.

Вопрос о роли и значении качества корма для развития насекомых и их популяционной динамики в настоящее время широко обсуждается, его изучением занимаются многие исследователи, однако полученные результаты пока не дают основания считать его близким к решению.

Дискуссия происходит главным образом вокруг вопроса о возможности признания корма регулирующим фактором динамики численности насекомых, и тогда трофическая теория Д.Ф. Руднева [4] становится основной, объясняющей причины колебаний численности насекомых и возникновения вспышек их массовых размножений.

С.А. Бахвалов и соавт. [8], изучая влияние состояния лесонасаждений на популяционную динамику шелкопряда-моношенки, непарного шелкопряда и их пораженность патогенами и паразитоидами, пришел к выводу, что растения – начальное звено трофической цепи. Состояние этого звена в его качественном аспекте определяет физиологическое состояние и жизнеспособность следующего звена трофической цепи – насекомого-фитофага. В свою очередь, уровень жизнеспособности насекомого определяет чувствительность фитофага к патогенам и паразитоидам.

В свете вышеизложенного целью нашей работы является показ зависимости питания насекомых-фитофагов от физиологического состояния кормовых растений при их искусственном ослаблении, что может служить еще одним аргументом в пользу трофической теории динамики численности лесных насекомых-фитофагов.

**Материал и методы.** Исследования по теме проводились на базе биологических стационаров «Придвинье» и «Щитовка» Витебского государственного университета имени П.М. Машерова в течение 1990–2011 гг. В качестве экспериментального материала использовались китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) и лунка серебристая (*Phalera bucephala* L.). Кормовыми растениями служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.) и яблоня (*Malus palustris* L.).

Облистственные ветви этих растений приготавливались по способу, разработанному на кафедре зоологии Витебского государственного пединститута имени С.М. Кирова [9]. Гусениц выкармливали срезанными ветвями, выдержанными в условиях темноты и 90–100% влажности в течение 24, 48 и 72 часов, контроль (свежий лист).

Показатели питания определяли гравиметрическим балансовым методом [10]. Гусениц одного возраста содержали в садках по 25 экз. в каждом в трех повторностях при температуре 21–23°C. Повышенную влажность поддерживали ежедневным смачиванием ветвей.

У каждой группы гусениц ежедневно учитывали количество потребленного корма (C) и выделенных экскрементов (F), а также определяли величину прироста биомассы насекомого (P). Количество усвоенной пищи (A) находили из уравнения  $A = C - F$ , а массу усвоенного корма, потраченную организмом на метаболизм (R), – из уравнения  $R = A - P$ .

Взвешивание проводили на торзионных и аналитических весах. Все величины выражали в абсолютно сухой массе. Сухую массу тела гусениц определяли на контрольной группе особы, воспитывающихся в режиме опыта. Полученные данные использовали для расчета эколого-физиологических показателей питания и роста [11]:

- коэффициент утилизации корма:  

$$КУ = A \cdot C^{-1} \cdot 100\%;$$
- эффективность использования потребленного корма:  

$$\text{ЭИП} = P \cdot C^{-1} \cdot 100\%;$$
- эффективность использования усвоенного корма:  

$$\text{ЭИУ} = R \cdot A^{-1} \cdot 100\%.$$

В листьях определялось содержание фенолов и танинов [12].

**Результаты и их обсуждение.** Согласно сводке Ф. Слански и М. Скрайбера, дендрофильным чешуекрылым свойственны следующие границы изменчивости основных показателей питания: для КУ – от 12 до 84%, для ЭИП – от 4 до 31%, для ЭИУ – от 5 до 93%. С другой стороны, для чешуекрылых известны и гораздо более высокие показатели. Так, ЭИП у гусениц павлиноглазки (*Hemileuca olivia*) равен 41%, у гусениц *Earias vittella* на коробочках хлопчатника – 62,5%.

В литературе имеются сведения о потреблении листа дуба и березы гусеницами китайского дубового шелкопряда. Обширна информация о питании хвойными и лиственными породами гусениц непарного шелкопряда. Сведения о питании лунки серебристой очень немногочисленны.

Нами были изучены процессы потребления, утилизации и использования пищи на прирост массы в зависимости от специфики ее биохимического состава при искусственном физиологическом ослаблении. Данные о потреблении и утилизации корма гусеницами вышеуказанных филлофагов приведены в табл. 2–4. Согласно данным упомянутых таблиц, количество поглощаемой пищи гусеницами насекомых-фитофагов возрастает при увеличении срока выдерки срезанных ветвей кормовых расте-

ний. Но сведения по среднесуточным рационам почти нивелируют эти различия, так как с увеличением срока выдержки корма уменьшается период активного питания гусениц в вариантах опыта «24 часа» и возрастает период питания в варианте «72 часа» по сравнению с контролем. Гусеницы при питании кормом трехсуточной выдержки за более длительный период развития поглощают больше пищи. Процессы усвоения корма претерпевают следующие изменения. Лист дуба, березы, яблони и ивы 24-часовой выдержки усваивается наиболее успешно, на что указывают значения коэффициента утилизации (табл. 2–4).

Затем, по мере увеличения срока выдержки, усвояемость корма уменьшается. Так как питательная ценность листа 24-часовой выдержки самая высокая за счет увеличения концентрации свободных аминокислот и растворимых углеводов (табл. 1), очевидно, такой высокопитательный корм гусеницы усваивают с наибольшей эффективностью.

Уменьшение пищевой ценности листа кормовых растений дубового шелкопряда при увеличении срока выдержки корма до 72 часов ухудшает его усвоение почти на 28% по сравнению с вариантом опыта «24 часа» и на 10% по сравнению с контролем (вариант «свежий лист») (табл. 2). Сходные данные получены при изучении индексов питания непарного шелкопряда и лунки серебристой (табл. 3–4). Итак, питание насекомых-фитофагов экспериментально ослабленным кормом разной видовой принадлежности выявило некоторое возрастание кормовых рационов и ухудшение утилизации пищи после 3-суточной выдержки, что согласуется с данными других исследователей. К примеру, Кришнан и Динакаран сравнивали индексы усвоения пищи самками *Mylabris rustulata* при питании свежими и увядшими цветками и установили, что уровень метabolизма и потребление пищи повышались при питании увядшими цветками, тогда как усвоемость пищи снижалась.

Определенная степень физиологического ослабления растения, а именно 24–48-часовая выдержка его срезанных ветвей, улучшает питательную ценность такого корма за счет возрастания количества первичных метаболитов и стимулирует процессы усвоения и использования пищи на прирост массы, на что указывают значения индексов питания ЭИП и ЭИУ (табл. 2–4). Эффективность превращения пищи в собственную массу тела возрастает на 6–8% в ва-

рианте выдержки «24 часа» по сравнению с контролем (вариант «свежий лист») и на 10–15% превышает эффективность использования потребленного корма на прирост массы (ЭИП) по сравнению с вариантом «72 часа».

По мнению многих ученых, биодоступность пищи блокируется вторичными метаболитами, такими, как фенолы, цианогенные глюкозиды и танины.

Существует и другая точка зрения на ведущие факторы в процессах потребления и усвоения пищи насекомыми. Суть ее в том, что первичные метаболиты, их балансовые отношения играют ведущую роль в пищевой привлекательности корма для фитофагов.

Так, Робертс и Ольсон, резюмируя собственные данные о питании насекомых и данные своих коллег, считают, что высокая питательная ценность листьев компенсирует любые отрицательные эффекты, связанные с присутствием вторичных метаболитов. Иначе оптимальные значения первичных метаболитов в пище дают организму насекомого дополнительную энергию для детоксикации аллехохемиков и повышения уровня процессов биосинтеза. Полученные данные о повышении содержания фенолов в листьях дуба, березы и яблони при физиологическом ослаблении растений также указывают на то, что количество первичных метаболитов в листьях кормовых растений насекомых-фитофагов является ведущим фактором, определяющим пищевую ценность растения для насекомых-фитофагов (рис.).

Лист 72-часовой выдержки имеет максимальную концентрацию аллехохемиков фенольного комплекса и он усваивается гусеницами хуже, чем лист всех других вариантов кормления, так как кроме этого характеризуется недостаточным содержанием растворимых углеводов и аминокислот.

Лист 24-часовой выдержки имеет кратковременное, но наиболее оптимальное соотношение содержания первичных и вторичных метаболитов, что способствует его наиболее эффективному перевариванию, усвоению и использованию на прирост массы.

Вариант «свежий лист» – лист, не подвергшийся экспериментальному ослаблению, характеризуется пониженней по сравнению с вариантом «24 часа» концентрацией первичных метаболитов, что снижает уровень метаболической активности насекомых, питающихся таким листом, и не позволяет им достигать максимально возможной биомассы и численности.

Таблиця 1

## Біохіміческа характеристика листа кормових растений различного строка висиджки

Варian-ty	Вода M±m	Сухое вещество M±m	Содержание, % к сухой массе						Жиры	Свободные аминокислоты t		
			Растворимые углеводы		Общий азот		Зола					
			M±m	t	M±m	t	M±m	t				
<b>Береза</b>												
Контроль (св. лист)	62,23±1,65	-	37,77±0,64	-	12,14±0,22	-	2,71±0,02	-	2,42±0,01	-		
24 часа	60,03±1,12	1,1	39,97±0,81	2,09	16,18±0,45	8,24	2,72±0,06	0,16	2,39±0,04	0,75		
48 часов	58,15±0,35	2,43	41,85±1,08	3,21	13,45±0,36	3,19	2,84±0,08	1,75	2,53±0,11	1,0		
72 часа	54,35±1,03	4,06	45,65±1,32	5,32	18,36±0,51	6,87	3,02±0,25	1,24	2,61±0,15	1,26		
									3,97±0,09	1,22		
									5,12±0,05	12,6		
									9,58±0,2	2,72		
<b>Дуб черешчатый</b>												
Контроль (св. лист)	61,77±1,2	-	38,23±0,37	-	12,01±0,9	-	2,97±0,01	-	2,47±0,03	-		
24 часа	60,45±1,2	0,85	39,55±0,12	2,02	15,75±0,58	7,43	2,78±0,01	1,16	2,5±0,04	1,6		
48 часов	55,44±0,32	2,5	44,56±1,2	3,1	13,34±0,25	3,2	2,83±0,02	0,27	2,45±0,01	1,3		
72 часа	50,14±1,3	3,91	49,86±1,35	4,92	12,57±0,35	1,3	3,01±0,01	0,51	2,43±0,02	1,45		
									6,23±0,1	4,15		
									3,18±0,01	7,9		
									10,06±0,27	0,9		
<b>Яблоня</b>												
Контроль (св. лист)	75,12±1,4	-	24,88±0,9	-	7,09±0,15	-	2,82±0,04	-	2,67±0,02	-		
24 часа	74,48±1,5	0,31	25,52±0,31	1,3	10,11±0,25	6,53	2,79±0,03	0,65	2,7±0,01	-		
48 часов	70,67±1,6	3,25	29,33±0,6	7,4	10,01±0,14	6,19	2,61±0,02	1,01	2,69±0,01	-		
72 часа	63,48±0,9	4,13	36,51±0,8	9,6	15,88±0,12	2,79	3,01±0,06	1,15	2,77±0,05	-		
									6,67±0,03	2,95		
									2,24±0,02	3,25		
									8,75±0,13	5,65		

Таблица 2

**Індекси пітання гусениць дубового шелкопряда в залежності від строкових держки корма**

Срок одержки корма	Среднесуточний рацион, г/ЭКЗ.		Період активного питання, сут.	Кормової рацион, г/ЭКЗ.		Усвоєно корма, г сухої мас- си/ЭКЗ.	Коєфіци- єнт утили- зации, %	КУ	Коєфіци- єнт утили- зации на прирост мас- са, %	Ефективність исполь- зования на прирост массы, %
	сирова масса	сухая масса		сирова масса	сухая масса					
<b>Дуб</b>										
св. лист	1,1	0,43	42,5	46,7±0,19	18,3±0,03	7,5±0,01	40,8±1,1	31,0±0,8	60,2±0,6	
24 часа	1,3	0,52	37,1	49,2±0,15	19,5±0,1	11,1±0,01*	56,9±0,5*	37,1±0,17*	68,0±0,4*	
48 часов	1,2	0,45	40,3	48,4±0,4	18,2±0,25	9,2±0,002*	50,6±0,3*	33,4±0,31	59,2±0,10	
72 часа	1,3	0,47	47,3	59,7±0,9*	20,4±0,3	6,6±0,01*	29,4±0,25*	23,0±0,7*	47,3±0,2*	
<b>Береза</b>										
св. лист	1,37	0,49	45,2	62,0±0,25	22,1±0,2	9,9±0,12	45,0±0,6	25,3±0,36	60,0±2,4	
24 часа	1,66	0,60	40,1	66,8±0,8	24,1±0,18	12,9±0,15*	53,7±09*	33,5±0,42*	69,0±1,0*	
48 часов	1,24	0,56	46,1	67,6±1,6	25,8±0,64	10,3±0,41	40,0±1,1	31,0±0,8*	64,1±1,5	
72 часа	1,5	0,56	54,3	78,7±1,3*	30,2±0,6	7,7±0,53*	25,7±0,8*	28,1±0,66	50,4±1,3*	

Примечание: \* – P &lt; 0,05.

Таблица 3

**Індекси питання гусениць непарного шелкопряда в залежності від строків відержки корма**

Срок відержки корма	Среднесуточний рацион, г/екз.		Період активного питання, сут.	Кормової раций, г/екз.		Усвоєно корма, г сухої маси/екз.	Коефіцієнт утилізації, % КУ	Ефективність усвоєння на прирост маси, %
	сирова масса	суха масса		сирова масса	суха масса			
<b>Луб</b>								
св. лист	1,26	0,10	39,2	10,3±0,2	4,1±0,01	1,37±0,001	33,6±0,5	8,6±0,5
24 часа	1,31	0,13	36,1	11,8±0,17	4,7±0,02	1,93±0,01*	41,2±0,4*	13,1±0,1*
48 часов	1,32	0,13	38,4	12,5±0,15	4,9±0,01	1,44±0,02*	29,5±0,5*	9,0±0,3
72 часа	1,28	0,12	46,5	13,4±0,61*	5,6±0,03*	1,08±0,01	19,4±0,3*	5,7±0,03*
<b>Яблоня</b>								
св. лист	0,28	0,11	40,5	11,5±0,15	4,6±0,15	0,85±0,02	18,6±0,1	5,7±0,02
24 часа	0,36	0,15	38,2	13,7±0,12	5,9±0,01	1,62±0,01*	27,5±0,4*	9,5±0,1*
48 часов	0,34	0,15	41,8	14,2±0,7	6,3±0,05	1,13±0,03*	17,9±0,7	7,7±0,3*
72 часа	0,33	0,15	50,6	16,8±0,4*	7,8±0,1*	0,94±0,01*	12,1±1,1*	5,0±0,15*

Примечание: \* –  $P < 0,05$ .

Таблица 4

## Індекси питання гусениць лунки серебристої в залежності від строків відержки корма

Сроки відержки корма	Среднесуточний рацион, г/экз.	Період активного питання, сут.	Кормової рациона, г/экз.		Усвоєно корма, г сухої маси	Коефіцієнт утилізації, % КУ	Ефективність використання на прирост маси потребленого усвоенного корма (ЭИУ) (ЭИУ)
			сировата	суха маса			
<b>Дуб</b>							
св. лист	0,30	0,12	23,8	7,4±0,15	3,0±0,01	1,6±0,001	55,2±1,1
24 часа	0,42	0,18	21,6	9,2±0,06	3,8±0,03	2,84±0,03*	74,5±0,7*
48 часов	0,38	0,14	22,1	8,4±0,19	2,4±0,02	2,10±0,01*	61,6±0,5*
72 часа	0,40	0,18	27,5	11,0±0,22*	4,8±0,05*	1,94±0,02*	40,5±0,2*
<b>Береза</b>							
св. лист	0,38	0,16	27,4	10,4±0,05	4,2±0,08	2,08±0,09	49,6±0,3
24 часа	0,54	0,22	24,3	13,0±0,13	5,4±0,04	2,42±0,07*	63,4±0,8*
48 часов	0,42	0,16	28,6	11,8±0,31	4,8±0,02	2,82±0,11*	58,7±0,2*
72 часа	0,44	0,20	31,7	14,2±0,08*	6,2±0,01*	2,04±0,04	32,9±0,3*
Примечание: * – $P < 0,05$ .							

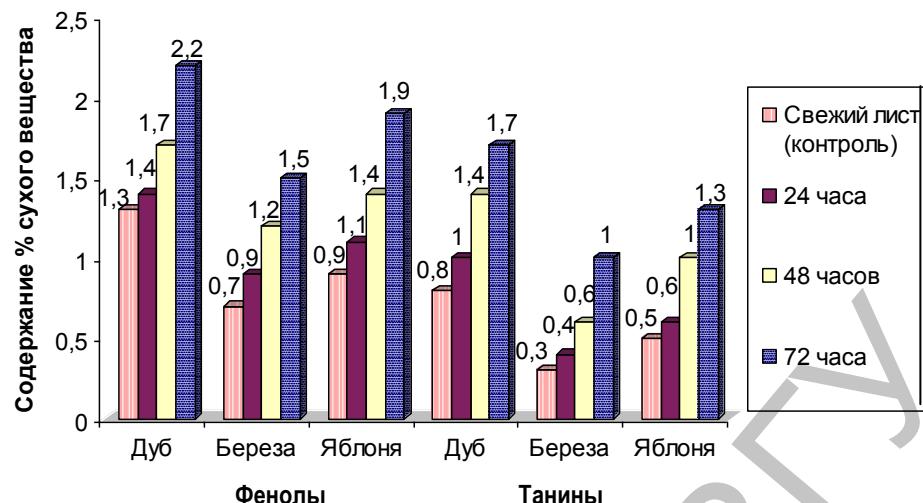


Рис. Динамика содержания вторичных метаболитов в листьях срезанных ветвей различных сроков выдержки.

Лист 48-часовой выдержки по утилизации и использованию на прирост массы гусеницами листогрызущих насекомых (табл. 2–4) занимает промежуточное положение между вариантом «свежий лист» и «24 часа» и, следовательно, это дает дополнительные сведения для понимания возникновения и развития «вспышечного состояния» у насекомых-вредителей в очагах их массового размножения.

Срезанные ветви, по образному выражению В.А. Радкевича, являются физиологически ослабленными умирающими частями организма. Следовательно, растение из очага и срезанные с дерева ветви после 24-часовой выдержки находятся в состоянии аналогичного физиологического ослабления и оказывают одинаковое благоприятное влияние на состояние насекомых-фитофагов, но только при определенной степени ослабления, границы которой можно определить и спрогнозировать, используя предложенный нами метод выдержки срезанных ветвей.

Так как дубовый шелкопряд и лунка серебристая относятся к олигофагам, а непарный шелкопряд к полифагам, то следует дать сравнительный анализ процессам потребления и усвоения пищи гусеницами этих насекомых. Для олигофагов характерны наиболее высокие значения индексов питания, они лучше утилизируют и используют на прирост тела потребленную массу листа, чем полифаг – непарный шелкопряд. Причем дубовый шелкопряд имеет наиболее высокие значения ЭИП и ЭИУ, что, возможно, связано с необходимостью накапливать большое количество белка в шелкоотдели-

тельной железе для завивки кокона, в котором куколка зимует, чем лунка серебристая, куколка которой зимует в почве. Непарный шелкопряд использует потребленную биомассу корма (ЭИП) на прирост массы тела в 2 раза хуже, чем лунка серебристая, и почти в 3 раза хуже, чем дубовый шелкопряд при питании идентичными видами кормовых растений по всем вариантам опыта (табл. 2–4).

Аналогичные данные об эффективности питания насекомых – олигофагов и полифагов – получены рядом исследователей. О механизме более полной утилизации листвы растений олигофагами можно судить по результатам работ Н.И. Ковалевской. На ряде видов чешуекрылых-консументов березы ею показано, что с увеличением уровня трофической специализации у гусениц повышается суммарное количество форм гидролитических ферментов, это может служить приспособлением к более полной утилизации вторичных соединений.

Утилизация аминокислот достигает у насекомых-фитофагов, независимо от трофической специализации, 60–80%, утилизация углеводов корма – 80–90%.

Около 40% усвоенного корма у моно- и олигофагов чешуекрылых могут составлять трансформированные вторичные вещества. Но гусеницы олигофагов, несколько трансформируя, все же выводят основное количество аллелохемиков с экскрементами, а гусеницы полифагов полностью трансформируют вторичные метаболиты растения, в экскрементах не обнаружено даже следов этих соединений. Полифаги

имеют широкий спектр кормовых растений, но платят за это снижением экологической эффективности питания (ЭИП) за счеттраты энергии не на накопление биомассы, а на детоксикацию широкого набора вторичных соединений кормовых растений.

Олигофаги экономят энергию за счет уменьшения энергозатрат на полную детоксикацию аллехохемиков и, кроме этого, повышают значения ЭИП за счет увеличения утилизации потребленного корма. Значения КУ непарного шелкопряда в среднем на 10–15% меньше, чем у дубового шелкопряда и лунки серебристой, на одних и тех же растениях по всем вариантам опыта (табл. 2–4).

Таким образом, развитие «вспышечного состояния» у насекомых-вредителей будет корректироваться степенью их полифагии. Пищевой стратегией полифагов является адаптация к максимальному использованию растений в «очаговом состоянии», когда защитные свойства растения ослабевают, а его питательная ценность возрастает. Полифаги получают наибольший энергетический выигрыш за счет уменьшения затрат энергии на преодоление защитных механизмов растений и используют освободившуюся энергию пищи на процессы размножения, увеличение численности популяции за счет повышения плодовитости и выживаемости.

Энергетический выигрыш насекомых-олигофагов при питании растениями «очагового состояния» несколько меньший, так как у них другой, менее затратный, механизм детоксикации аллехохемиков и более высокий уровень пищевой специализации. Они образуют очаги на меньшей территории, с меньшими размерами популяций, чем полифаги. Так, значения ЭИП у непарного шелкопряда в варианте опыта «24 часа» почти на 50% превышают контрольный показатель (вариант «свежий лист»), в то время как у дубового шелкопряда и лунки серебристой ЭИП увеличивается в аналогичном варианте опыта лишь на 20–30% по сравнению с контролем на всех кормовых растениях.

**Заключение.** Анализ индексов питания листогрызущих чешуекрылых в зависимости от сроков выдержки корма показал, что лист 24–48-часовой выдержки, характеризующийся увеличением концентрации первичных метаболи-

тов и незначительным повышением вторичных, наиболее эффективно используется гусеницами на прирост биомассы, независимо от вида растения и насекомого.

При увеличении срока хранения корма до 72 часов наблюдается снижение значений коэффициентов утилизации и использования пищи на рост массы гусениц вследствие падения концентрации основных питательных веществ: аминокислот и углеводов, увеличения содержания фенолов и танинов. Возникающий при физиологическом ослаблении кормовых растений особый наиболее оптимальный для насекомых биохимический состав корма лучше всего используется насекомыми-полифагами, так как они получают наибольший энергетический выигрыш при питании растениями «очагового состояния», моделью которого может служить биохимический состав растений 24-часовой выдержки.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Escherich, K. Die Fortinsecten Mitteleuropas / K. Escherich. – Berlin, 1914. – Bd. 1. – 613 s.
2. Zederbauer, E. Klima und Massenvermerung der Nonne / E. Zederbauer // Mitteilungen aus forstliche versuchswise Oesterreichs. – Wien, 1911. – H. 36. – S. 53–69.
3. Ильинский, А.И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / А.И. Ильинский, И.В. Тропин. – М.: Лесная промышленность, 1965. – 525 с.
4. Руднев, Д.Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса / Д.Ф. Руднев // Зоологический журнал. – 1962. – Т. 4. – Вып. 3. – С. 313–329.
5. Викторов, Г.А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых / Г.А. Викторов // Зоологический журнал. – 1971. – Т. 50. – Вып. 3. – С. 361–372.
6. Исаев, А.С. Динамика численности лесных насекомых / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 24 с.
7. Рафес, П.М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу / П.М. Рафес. – М.: Наука, 1968. – 234 с.
8. Бахвалов, С.А. Роль трофического фактора в динамике численности насекомых: анализ проблемы / С.А. Бахвалов, В.Н. Бахвалова, В.В. Мартемьянов // Успехи совр. биол. – 2006. – Т. 126, № 1. – С. 49–60.
9. Радкевич, В.А. Способ приготовления корма для дубового шелкопряда / В.А. Радкевич, Т.М. Роменко, С.И. Денисова, З.Н. Соболь // Авт. свид. СССР, кл. А.01 К 67/04, № 1015874, заявл. 27.10.81, № 3349456, опубл. 7 мая 1983 г.
10. Waldbauer, G.P. The consumption and utilization of food by insects / G.P. Waldbauer // Adv. insect physiol. – 1968. – Vol. 5. – P. 254–288.
11. Slansky, F. Food consumtion and utilization / F. Slansky, J.M. Scriber // Compr. insect physiol. biochem. pharmacol. – Oxford: Plenum. – 1985. – Vol. 4. – P. 86–184.
12. Гринкевич, Н.И. Химический анализ лекарственных растений / Н.И. Гринкевич, Л.Н. Сафонич. – М.: Высшая школа, 1983. – 175 с.

Поступила в редакцию 18.01.2013. Принята в печать 24.04.2013

Адрес для корреспонденции: 210001, г. Витебск, ул. Зеньковой, д. 18, кв. 3 – Денисова С.И.