

Эффективность питания олиго- и политрофных чешуекрылых (Lepidoptera)

С.И. Денисова

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

В данной статье рассматриваются актуальные вопросы сопряженной эволюции насекомых-фитофагов и кормовых растений. Исследование влияния биохимического состава растения на процессы питания насекомых-фитофагов имеет практическое и теоретическое значение.

Цель работы – изучение влияния трофической специализации дендрофильных чешуекрылых на эффективность питания ряда чешуекрылых, что может служить методологической основой для разработки новых методов борьбы с насекомыми-вредителями и рационального использования полезных насекомых.

Материал и методы. Исследования по теме проводились на базе биологических стационаров «Придвинье» и «Щитовка» ВГУ имени П.М. Машерова в период с 2000 по 2013 год. В качестве объектов использовались китайский дубовый шелкопряд, непарный шелкопряд, березовый шелкопряд. Кормовые растения: дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.), ива корзиночная (*Salix viminalis* L.). Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом.

Результаты и их обсуждение. Установлено, что дубовый и березовый шелкопряды как специализированные виды достигают более высокой скорости прироста массы тела, чем полифаг – непарный шелкопряд: во-первых, за счет улучшения использования потребленной пищи, что подтверждается увеличением ЭИП; во-вторых, за счет увеличения утилизации потребленного корма; в-третьих, за счет снижения затрат энергии на детоксификацию вторичных веществ растений путем выведения их из организма с экскрементами.

Заключение. Дубовый и березовый шелкопряды, как специализированные виды, достигают более высокой скорости прироста массы тела, чем полифаги, во-первых, за счет улучшения использования потребленной пищи, что подтверждается увеличением ЭИП; во-вторых, за счет увеличения утилизации потребленного корма; в-третьих, за счет снижения затрат энергии на детоксификацию вторичных веществ растений путем выведения их из организма с экскрементами.

Ключевые слова: олигофаг, полифаг, кормовое растение, индексы питания, первичные метаболиты, вторичные метаболиты, насекомые-фитофаги.

Efficiency of Olygotrophic and Polytrophic Lepidoptera Nutrition

S.I. Denisova

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

Topical issues of conjugated evolution of phytophagous insects and fodder plants are considered in the article. Study of the impact of biochemical composition of the plant on the processes of nutrition of phytophagous insects is of practical and theoretical significance.

The purpose of the work is to study the impact of trophic specialization of dendrofilous Lepidoptera on nutrition efficiency of a number of Lepidoptera, which can be the methodological basis for the development of new methods of fight with insect pests as well as rational application of useful insects.

Material and methods. Studies on this topic were conducted on the biological stationary bases of Pridvinye and Shchitovka of Vitebsk State P.M. Masherov University between 2000 and 2013. As objects Chinese oak silkworm, non pair silkworm, birch tree silkworms were used. The fodder plants were *Quercus robur* L., *Betula pendula* Roth., *Salix viminalis* L. Nutrition indicators were identified by gravimetric balance method.

Findings and their discussion. It was found out that oak and birch silkworms, as specialized species, reach higher rate of growth of the body mass than polyphagous non pair silkworms: firstly, due to the improvement of the use of fodder, which is confirmed by the increase in EIP; secondly, due to the increase of the utilization of the consumed fodder; thirdly, due to the decrease in energy consumption on the detoxification of secondary substances of plants by removing them from the organism with excrements.

Conclusion. Oak and birch silkworms, as specialized species, reach higher rate of growth of the body mass than polyphagan silkworms: firstly, due to the improvement of the use of fodder, which is confirmed by the increase in EIP; secondly, due to the increase of the utilization of the consumed fodder; thirdly, due to the decrease in energy consumption on the detoxification of secondary substances of plants by removing them from the organism with excrements.

Key words: oligophagan, polyphagan, fodder plant, nutrition index, primary metabolites, phitophagan insects.

Вопросы пищевой специализации насекомых связаны с потреблением растительных ресурсов, имеющих ценность для человека, – в этом их практическое значение. Но данные вопросы связаны также с проблемами эволюции, такими, как видовое разнообразие, эволюция поведения животных, эволюция пищевых стратегий животных, последнее опять сталкивается с практикой. В настоящее время совместными усилиями ученых многих стран начинает разрабатываться теория сопряженной эволюции системы фитофаг–кормовое растение на основе принципа оптимизации пищевой стратегии.

Важно подчеркнуть, что в основе эволюционных процессов насекомых лежат пищевые стратегии. Поэтому изучение факторов, определяющих качество пищи, – питательности, калорийности, наличия токсических, репеллентных и аттрактантных веществ, т.е. факторов, определяющих степень связи жизненного цикла фитофага с кормовым растением, его способность к миграциям, степень его полифагии, весьма актуально и имеет важное теоретическое значение.

Целью настоящей работы является изучение влияния трофической специализации дендрофильных чешуекрылых на эффективность питания ряда чешуекрылых, что может служить методологической основой для разработки новых методов борьбы с насекомыми-вредителями и рационального использования полезных насекомых.

Материал и методы. Исследования проводились на базе биологических стационаров «Придвинье», «Щитовка» и в лабораториях биофака Витебского государственного университета имени П.М. Машерова в период с 2000 по 2013 г. В качестве объекта исследований использовались:

– *китайский дубовый шелкопряд* – *Antheraea pernyi* G.-M. (Attacidae) – восточно-палеарктический вид; распространен в Приморье, Северном Китае. В XVIII веке завезен в Европу, где акклиматизировался и натурализовался на Пиренейском полуострове и Балеарских островах. В Китае введен в культуру на протяжении последних 300 лет.

В ВГУ имени П.М. Машерова также разводят культуру этого шелкопряда на протяжении последних 30 лет [1].

Специализированный вид. Гусеницы питаются преимущественно листом дуба, бука, граба. Могут питаться листом некоторых видов берез. Имеются данные о питании гусениц китайского дубового шелкопряда листом некоторых видов ив [2], малины, лещины.

Следовательно, данный вид подходит по классификации Р. Кригера к уровню трофической специализации: питается растениями 2–10 семейств – олигофаг [3];

– *непарный шелкопряд* – *Lymantria dispar* L. (Lymantriidae) – транспалеарктический вид, завезенный в конце XIX века в Северную Америку, где в настоящее время натурализовался и стремительно расширяет свой ареал. Полифаг, потребляющий более 600 видов растений из разных порядков. Биология отдельных популяций вида детально описана в литературе [4].

В наших экспериментах были задействованы гусеницы из ряда популяций, обитающих на юго-западе Беларуси. В год, предшествующий сбору гусениц, все популяции находились в латентном состоянии;

– *березовый шелкопряд* – *Endromis versicolora* L. (Endromidae) – транспалеарктический вид, населяющий бореальную зону Евразии. Специализированный вид, олигофаг [3]. В качестве кормовых растений указаны береза, ива, липа, лещина, граб. Биология вида описана [5]. Мы вывели гусениц из гусениц, собранной с побегов поросли *Betula pendula* Roth. близ г. Бреста Республики Беларусь сотрудниками кафедры зоологии и генетики Брестского госуниверситета.

Кормовыми растениями вышеуказанных видов служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.), ива корзиночная (*Salix viminalis* L.).

Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом [6]. Гусениц одного возраста содержали в садках по 25 экз. в каждом, в трех повторностях, при температуре 21–23 °С. Повышенную влажность поддерживали ежедневным смачиванием ветвей корма.

После линьки у каждой группы гусениц ежедневно учитывали количество потребленного корма (С) и выделенных экскрементов (F), а также определяли величину прироста биомассы на-

секомого (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 особей, воспитывавшихся в режиме опыта. Полученные данные применяли для расчета эколого-физиологических показателей питания и роста [7]:

– коэффициент утилизации корма:

$$КУ = A \cdot C^{-1} \cdot 100\%;$$

– эффективность использования потребленного корма:

$$ЭИП = P \cdot C^{-1} \cdot 100\%;$$

– эффективность использования усвоенного корма:

$$ЭИУ = P \cdot A^{-1} \cdot 100\%.$$

Экскременты гусениц взвешивали и высушивали до постоянного веса при температуре 65°C.

Образцы листьев для химического анализа заготавливали следующим образом: 300 г листа,

собранного со всех сторон кроны дерева, запаривали на водяной бане до исчезновения зеленого цвета, затем высушивали в темноте и размалывали на мельнице ЛЗМ.

В навесках листьев и экскрементов определялись первоначальная и гигроскопическая влага, зола, общий азот и белковый по Кьельдалю, растворимые сахара по Бертрону, содержание общих липидов по Соклету, содержание аминокислот методом бумажной хроматографии [8]. В листьях и экскрементах устанавливалось содержание гидролизуемых и конденсируемых таннинов, алкалоидов, фенолов, пирогаллола, пирокатехина [9], цианогенных глюкозидов [10].

Результаты и их обсуждение. Согласно взглядам многих исследователей эффективность утилизации и использования корма на рост тела насекомых зависит от обводнения растительных тканей, соотношения основных групп питательных веществ [11]. Некоторые считают, что высокая питательная ценность листьев компенсирует любые отрицательные эффекты, связанные с присутствием вторичных метаболитов [12].

Нами было проведено определение содержания основных питательных веществ в кормовых растениях шелкопрядов на протяжении вегетации (рис. 1–3).

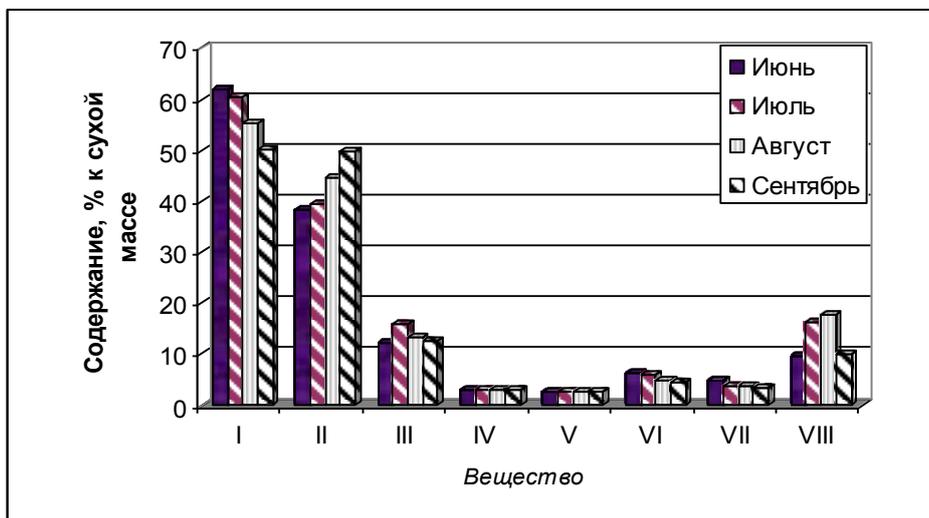


Рис. 1. Содержание первичных метаболитов в листьях дуба черешчатого на протяжении вегетации: I – вода, II – сухое вещество, III – растворимые углеводы, IV – общий азот, V – белковый азот, VI – зола, VII – жиры, VIII – свободные аминокислоты.

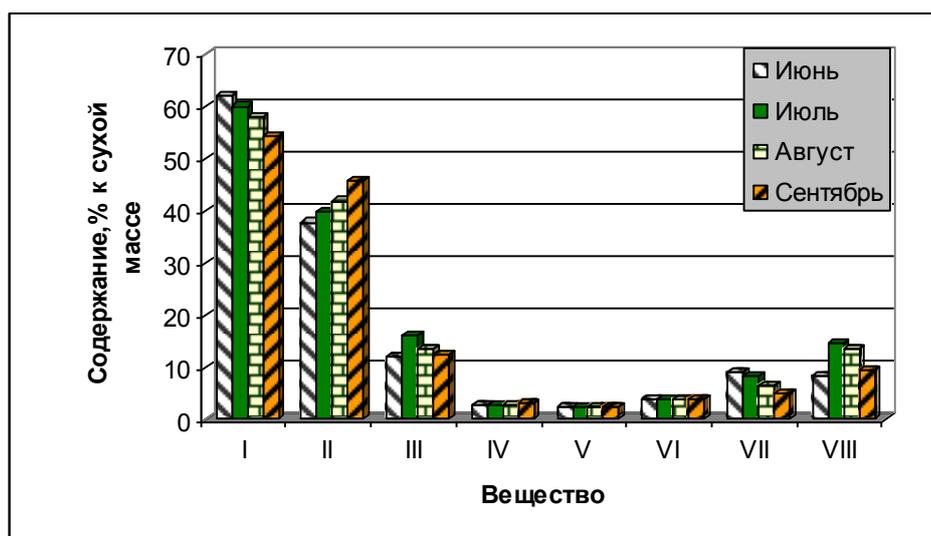


Рис. 2. Содержание первичных метаболитов в листьях березы бородавчатой на протяжении вегетации: I – вода, II – сухое вещество, III – растворимые углеводы, IV – общий азот, V – белковый азот, VI – зола, VII – жиры, VIII – свободные аминокислоты.

Исходя из данных рис. 1–3 следует отметить, что в начале и конце вегетационного периода концентрация растворимых углеводов, свободных аминокислот, жиров и воды в листьях всех растений характеризуется минимальными значениями, количество общего и белкового азота в листьях дуба и березы практически не изменяется, а в листьях ивы к концу вегетации несколько возрастает. Зольность листьев всех растений к концу вегетации незначительно понижается.

Таким образом, установлено, что к концу вегетации в листьях дуба, березы и ивы накапливаются алкалоиды, фенолы и танины, но у дуба этот процесс протекает на более высоком уровне и более быстрыми темпами, чем у березы и ивы. Лист всех кормовых растений имеет тенденцию уменьшения концентрации воды, растворимых углеводов, жиров и свободных аминокислот к концу вегетации, лист березы содержит больше жиров по сравнению с листом дуба и ивы, а лист дуба достоверно превышает лист березы и ивы по содержанию свободных аминокислот. Выявленная нами динамика химических соединений листа кормовых растений дубового шелкопряда в течение вегетации имеет значение для изучения влияния вторичных и первичных метаболитов на процессы питания дендрофильных чешуекрылых.

Нами проведено экспериментальное сравнение показателей питания гусениц дубового, непарного и березового шелкопряда за весь период развития при питании листом разных кормовых растений (табл. 1).

Гусеницы полифага – непарного шелкопряда полностью трансформируют алкалоиды, гидролизуемые танины, цианогенные глюкозиды: в экскрементах не обнаружено даже следов этих соединений. Другие аллелохемики трансформируются непарным шелкопрядом почти полностью: с экскрементами выделяется незначительное количество вторичных соединений в пределах 5,0–10,0% (рис. 8–11).

Следовательно, приведенные результаты служат убедительным доказательством того, что неспециализированные фитофаги тратят значительную часть энергии пищи на детоксикацию вторичных соединений кормового растения, и это снижает экологическую эффективность питания полифагов, но повышает их конкурентоспособность и возможности в расширении ареала за счет освоения новых видов корма.

Дальнейший анализ данных табл. 1 показал, что, несмотря на самое высокое содержание вторичных метаболитов в листьях дуба черешчатого, непарный шелкопряд имеет самые лучшие показатели питания и использования усвоенной пищи на рост и развитие именно при питании листом дуба черешчатого по сравнению с другими вариантами кормления.

Согласно данным, приведенным на рис. 1–3, содержание воды, растворимых углеводов, общего и белкового азота, жиров и свободных аминокислот у всех кормовых растений колеблется на протяжении вегетации, но находится в сопоставимых пределах, т.е. сильно друг от друга не отличается. Или иначе: все изученные кормовые

породы имеют сходный биохимический состав по основным первичным метаболитам.

Но лист дуба характеризуется наиболее оптимальными значениями углеводно-белкового баланса (табл. 2), более высоким содержанием свободных аминокислот (рис. 1) и, возможно, еще какими-то не установленными факторами, делающими данный вид корма самым привлекательным для непарного шелкопряда.

Итоговые данные, приведенные в табл. 1, показывают, что олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды – имеют несомненный, достоверный выигрыш в эффективности использования потребленного корма (ЭИП). Причина кроется почти в 1,5 раза более интенсивных затратах массы гусениц непарного шелкопряда на метаболизм, нашедших отражение в низкой эффективности использования усвоенной пищи (ЭИУ).

Результаты параллельно проведенного сравнения судьбы таких важных вторичных соединений растений, как фенолы, алкалоиды, таннины, пирогаллол и пирокатехин, в организме шелкопрядов свидетельствуют об идущем в гусеницах процессе детоксикации, однако интенсивность этого процесса у специализированного и неспециализированного фитофагов различна.

Гусеницы олигофагов – дубового и березового шелкопрядов, несколько трансформируя, все же выводят с экскрементами значительное (от 30,0 до 50,0%) количество аллелохимиков (рис. 4–7; 12–15).

Продолжая анализ данных табл. 1, следует отметить, что дубовый шелкопряд лучше всего усваивает и использует усвоенную энергию пищи на процессы метаболизма при питании листом дуба, а березовый шелкопряд – при питании листом дуба и березы. На детоксикацию вторичных метаболитов листа дуба и березы у них тратится меньше энергии, чем на детоксикацию вторичных соединений ивы, на это указывают значения индекса ЭИУ.

Таким образом, в результате исследования вопросов трансформации аллелохимиков в организме олиго- и политрофных чешуекрылых установлено, что олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды – выводят значительную часть вторичных соединений растений с экскрементами, и поэтому тратят меньше энергии на их детоксикацию и получают энергетический выигрыш, используемый на прирост биомассы.

Полифаг – непарный шелкопряд – тратит много энергии на детоксикацию вторичных метаболитов растений, перерабатывая их почти полностью, и это снижает экологическую эффективность его питания: большая часть энергии тратится на процессы дыхания, меньшая – на создание биомассы. Но выигрыш в большей подвижности и возможности выживания на любом корме компенсирует эти энергопотери и повышает конкурентоспособность политрофных насекомых с широким спектром пищевой специализации.

Следует обратить внимание еще на один аспект питания насекомых олигофагов и полифагов – утилизацию поглощенного корма.

Согласно данным табл. 1, лист одних и тех же кормовых растений в один и тот же период времени утилизировался по-разному в зависимости от трофической специализации используемых в опыте чешуекрылых. Олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды – усваивали лист корма более эффективно, чем полифаг – непарный шелкопряд: примерно в 1,5–2 раза.

Заключение. Изучение эффективности питания, потребления и роста гусениц шелкопрядов различной трофической специализации позволило установить следующее: дубовый и березовый шелкопряды как специализированные виды достигают более высокой скорости прироста массы тела, чем полифаги, во-первых, за счет улучшения использования потребленной пищи, что подтверждается увеличением ЭИП; во-вторых, за счет увеличения утилизации потребленного корма; в-третьих, за счет снижения затрат энергии на детоксификацию вторичных веществ растений путем выведения их из организма с экскрементами.

Полифаг – непарный шелкопряд – достигает оптимальной для жизнедеятельности скорости прироста биомассы тела путем повышения скорости потребления корма, чем увеличивает приток энергии в организм, необходимый для роста и покрытия расходов на почти полную детоксикацию защитных веществ растений. Он проигрывает олигофагам в эффективности использования корма на прирост массы, но получает определенное преимущество при смене пищевых условий, так как корм для него не является лимитирующим фактором внешней среды, он способен подавлять механизмы защиты растений против насекомых у многих видов растений.

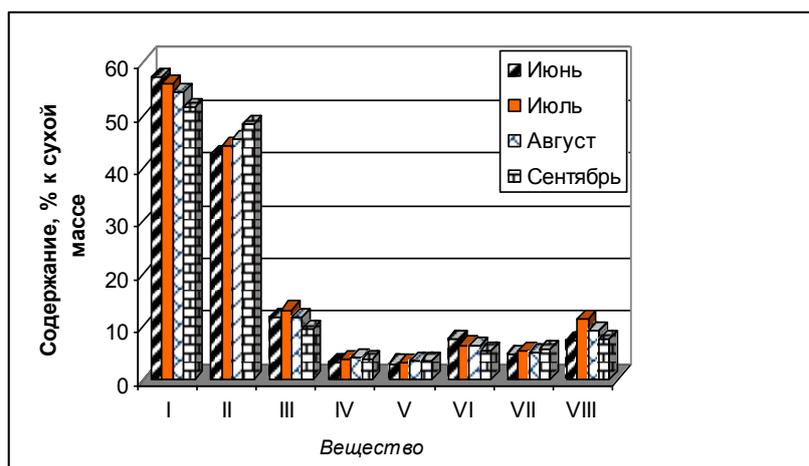


Рис. 3. Содержание первичных метаболитов в листьях ивы корзиночной на протяжении вегетации: I – вода, II – сухое вещество, III – растворимые углеводы, IV – общий азот, V – белковый азот, VI – зола, VII – жиры, VIII – свободные аминокислоты.

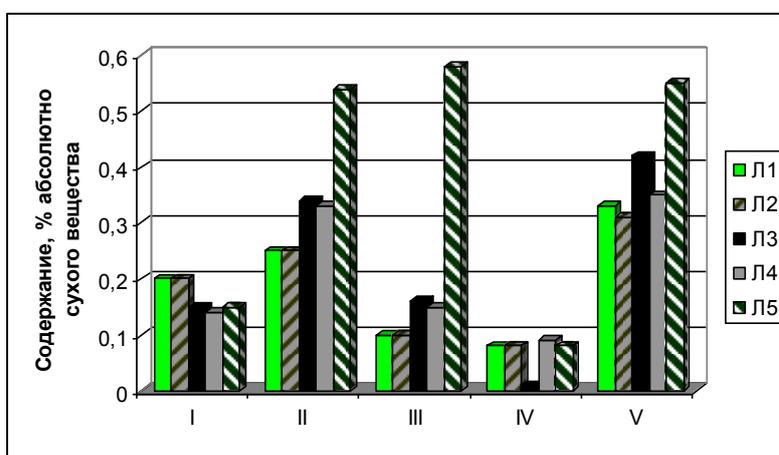


Рис. 4. Содержание вторичных метаболитов в экскрементах гусениц дубового шелкопряда в зависимости от их возраста (L_1 – L_5) при питании листом дуба черешчатого: I – фенолы, II – гидролизуемые танины, III – пирогаллол, IV – пирокатехин, V – конденсированные танины.

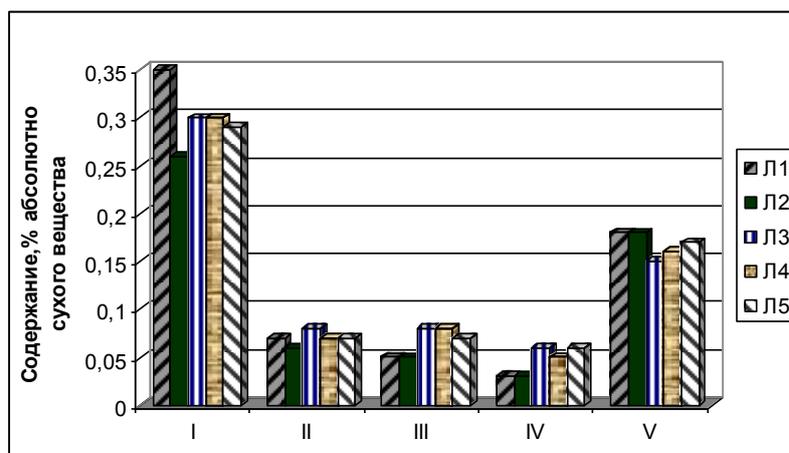


Рис. 5. Содержание вторичных метаболитов в экскрементах гусениц дубового шелкопряда в зависимости от их возраста (L_1 – L_5) при питании листом березы бородавчатой: I – фенолы, II – гидролизуемые танины, III – пирогаллол, IV – пирокатехин, V – конденсированные танины.

Таблица 1

Индексы питания гусениц дубового, непарного и березового шелкопрядов на разных кормовых растениях

Кормовое растение	Период активного питания	Прирост, г сухой массы/особь	Кормовой рацион, г/экз.		Усвоено корма, г сухой массы/экз.	Коэффициент утилизации, % (КУ)	Эффективность использования на прирост массы, %	
			сырая масса	сухая масса			потребленного корма (ЭИП)	усвоенного корма (ЭИУ)
Дубовый шелкопряд								
Дуб	28,5±0,6	5,6±0,2	77,6±1,9	41,3±0,3	17,1±0,1	39,6±0,4	12,6±0,2	32,8±0,1
Береза	33,1±0,2	6,1±0,1	109,3±1,2	56,7±0,5	24,5±0,1	42,3±0,6	10,8±0,1	24,9±0,2
Ива	39,6±0,5	3,6±0,1	84,2±0,8	42,1±0,2	14,6±0,1	34,7±0,4	8,6±0,6	24,7±0,1
Непарный шелкопряд								
Дуб	30,2±0,2	0,85±0,01	27,5±0,2	12,5±0,1	4,2±0,1	33,6±0,2	6,8±0,1	20,2±0,1
Береза	33,2±0,7	0,80±0,01	37,2±0,4	16,9±0,2	5,1±0,1	30,2±0,3	4,7±0,3	15,7±0,1
Ива	35,9±0,3	0,80±0,01	33,2±0,1	18,1±0,1	4,6±0,1	25,4±0,6	4,4±0,1	17,4±0,1
Березовый шелкопряд								
Дуб	19,6±0,2	1,8±0,3	16,7±0,2	7,6±0,1	4,7±0,2	61,8±1,0	23,7±0,2	38,3±0,4
Береза	22,3±0,1	1,7±0,1	23,8±0,7	10,8±0,1	5,8±0,1	53,7±0,7	15,7±0,1	29,3±0,2
Ива	23,9±0,1	1,2±0,1	20,9±0,3	9,5±0,7	4,6±0,1	48,4±0,4	12,6±0,1	26,1±0,1

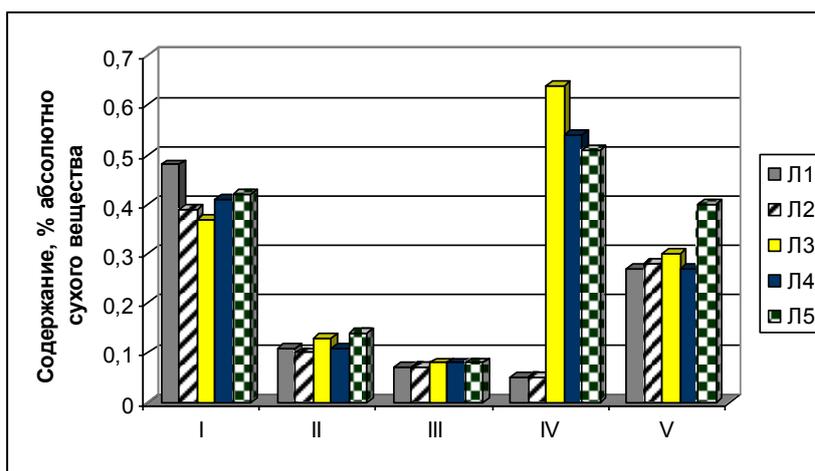


Рис. 6. Содержание вторичных метаболитов в экскрементах гусениц дубового шелкопряда в зависимости от их возраста (Л₁–Л₅) при питании листом ивы корзиночной: I – фенолы, II – гидролизуемые танины, III – пирогаллол, IV – пирокатехин, V – конденсированные танины.

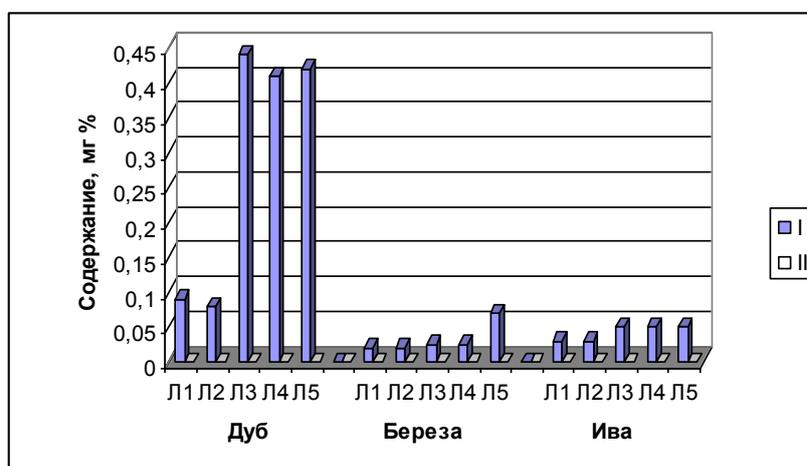


Рис. 7. Содержание алкалоидов (I) и цианогенных глюкозидов (II) в экскрементах гусениц дубового шелкопряда в зависимости от их возраста и вида кормового растения.

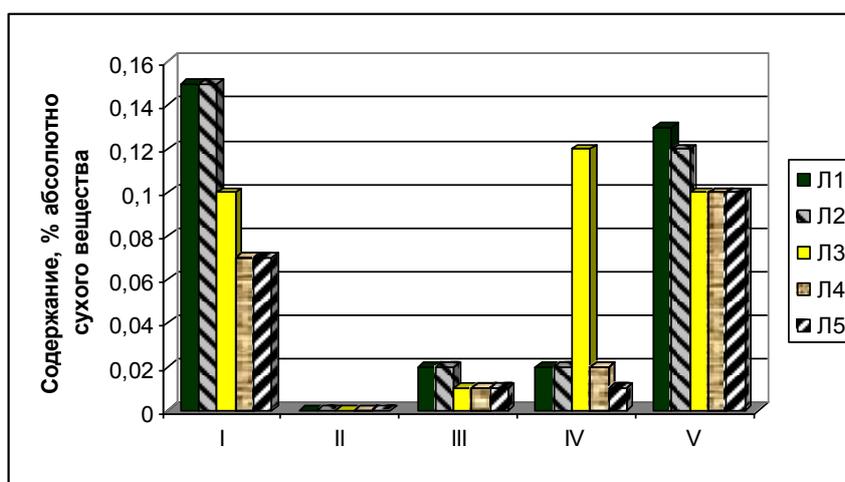


Рис. 8. Содержание вторичных метаболитов в экскрементах гусениц непарного шелкопряда в зависимости от их возраста (Л₁–Л₅) при питании листом дуба черешчатого: I – фенолы, II – гидролизуемые танины, III – пирогаллол, IV – пирокатехин, V – конденсированные танины.

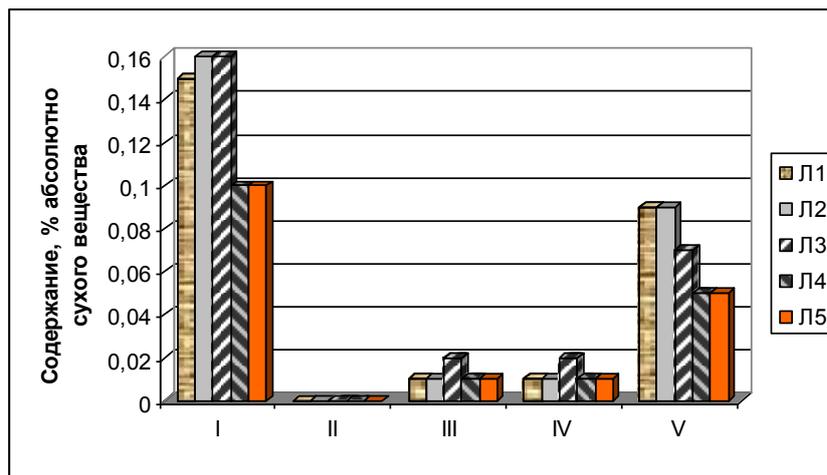


Рис. 9. Содержание вторичных метаболитов в экскрементах гусениц непарного шелкопряда в зависимости от их возраста (Л₁–Л₅) при питании листом березы бородавчатой: I – фенолы, II – гидролизуемые танины, III – пирогаллол, IV – пирокатехин, V – конденсированные танины.

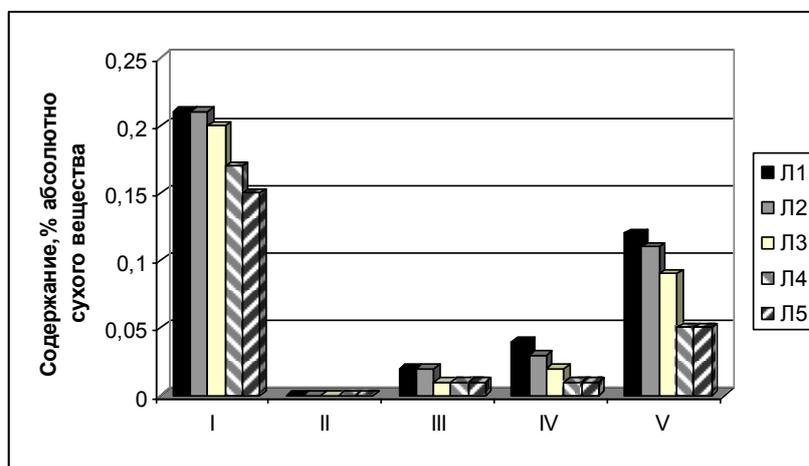


Рис. 10. Содержание вторичных метаболитов в экскрементах гусениц непарного шелкопряда в зависимости от их возраста (Л₁–Л₅) при питании листом ивы корзиночной: I – фенолы, II – гидролизуемые танины, III – пирогаллол, IV – пирокатехин, V – конденсированные танины.

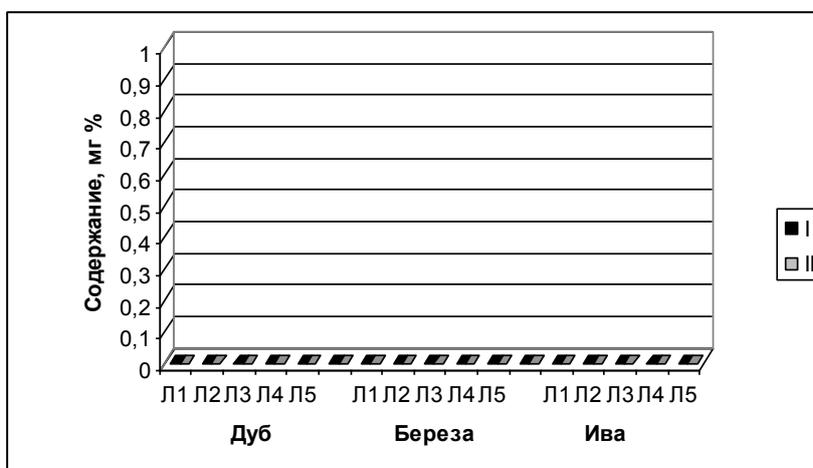


Рис. 11. Содержание алкалоидов (I) и цианогенных глюкозидов (II) в экскрементах гусениц непарного шелкопряда в зависимости от их возраста (Л₁–Л₅) и вида кормового растения.

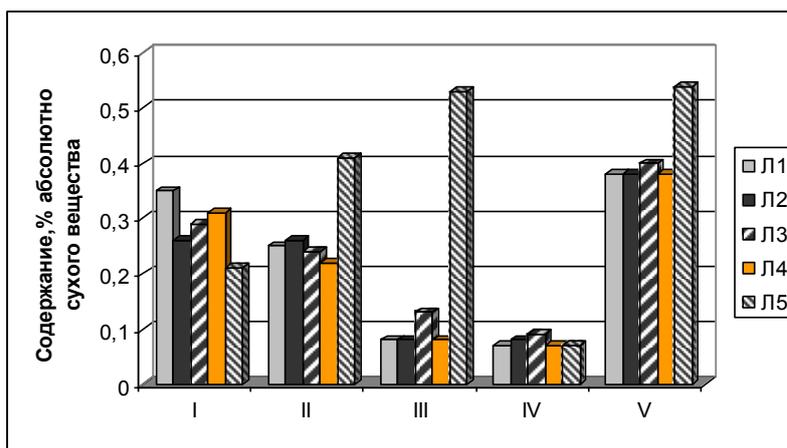


Рис. 12. Содержание вторичных метаболитов в экскрементах гусениц березового шелкопряда в зависимости от их возраста (Л₁–Л₅) при питании листом дуба черешчатого: I – фенолы, II – гидролизуемые танины, III – пирогаллол, IV – пирокатехин, V – конденсированные танины.

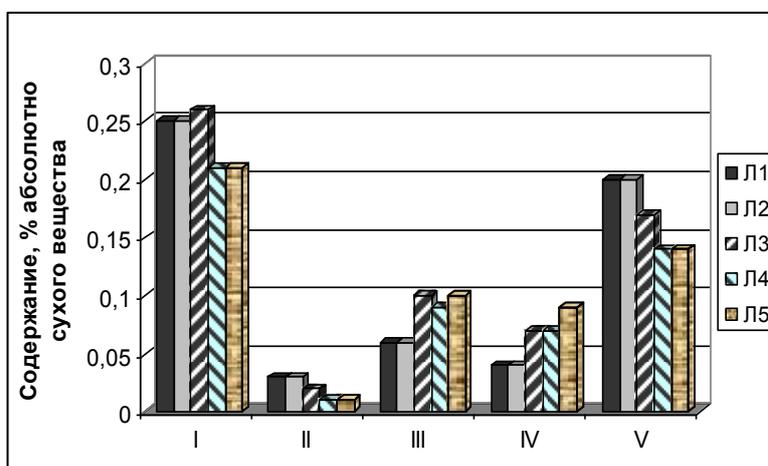


Рис. 13. Содержание вторичных метаболитов в экскрементах гусениц березового шелкопряда в зависимости от их возраста (Л₁–Л₅) при питании листом березы бородавчатой: I – фенолы, II – гидролизуемые танины, III – пирогаллол, IV – пирокатехин, V – конденсированные танины.

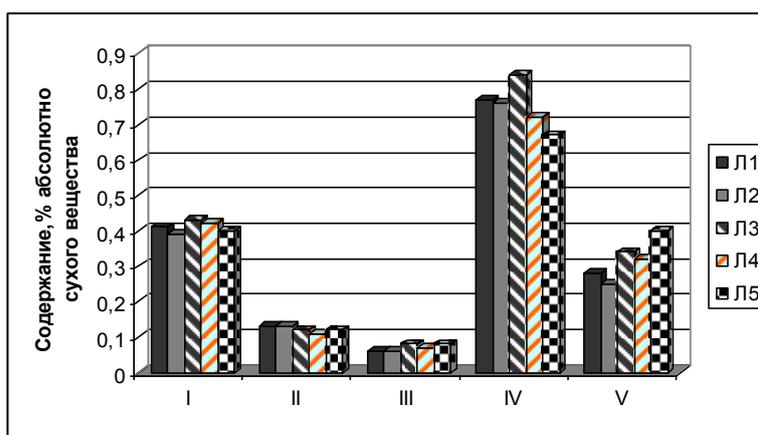


Рис. 14. Содержание вторичных метаболитов в экскрементах гусениц березового шелкопряда в зависимости от их возраста (Л₁–Л₅) при питании листом ивы корзиночной: I – фенолы, II – гидролизуемые танины, III – пирогаллол, IV – пирокатехин, V – конденсированные танины.

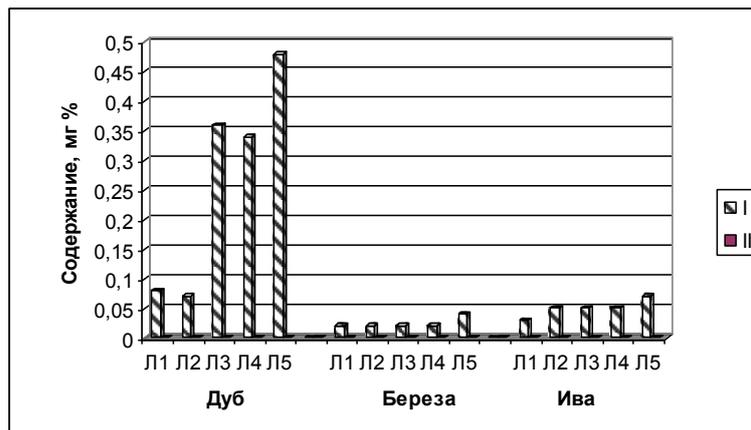


Рис. 15. Содержание алкалоидов (I) и цианогенных глюкозидов (II) в экскрементах гусениц березового шелкопряда в зависимости от их возраста (Л₁–Л₅) и вида кормового растения.

Таблица 2

Углеводно-белковое соотношение в листьях кормовых растений на протяжении вегетации

Растения	Углеводно-белковое соотношение			
	июнь	июль	август	сентябрь
Дуб	0,9:1	1,07:1	0,92:1	0,84:1
Береза	0,8:1	1,08:1	0,85:1	0,51:1
Ива	0,7:1	1,06:1	0,9:1	0,6:1

ЛИТЕРАТУРА

- Денисова, С.И. Теоретические основы разведения китайского дубового шелкопряда в Беларуси / С.И. Денисова. – Минск: УП Технопринт, 2002. – 234 с.
- Литвенков, А.А. Особенности развития гусениц дубового шелкопряда моновольтинной породы «Полесский тассар» на иве серой в условиях БССР / А.А. Литвенков // Научные труды УСХА. – Киев, 1981. – С. 66–68.
- Krieger, R.J. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? / R.J. Krieger, P.P. Feeny, C.F. Wilkinson // Science. – 1971. – Vol. 197. – P. 579–581.
- Падутов, А.Е. Динамика численности непарного шелкопряда и факторы его смертности на разных стадиях развития в Лоевском очаге вредителя / А.Е. Падутов, Г.М. Емельянич, Н.А. Падутова, О.В. Короцевич // Сб. науч. труд. / Ин-т леса НАН Беларуси. – 2001. – № 53. – С. 334–337.
- Гниненко, Ю.И. Биология березового шелкопряда в условиях Южного Зауралья / Ю.И. Гниненко // Вестн. зоол. – 1983. – Вып. 2. – С. 75–76.
- Waldbauer, G.P. The consumption and utilization of food by insects / G.P. Waldbauer // Adv. Insect Physiol. – 1968. – Vol. 5. – P. 254–288.
- Slansky, F. Food consumption and utilization / F. Slansky, J.M. Scriber // Compr. insect physiol. biochem. pharmacol. – Oxford: Plenum, 1985. – Vol. 4. – P. 86–184.
- Филиппович, Ю.Б. Практикум по общей биохимии / Ю.Б. Филиппович, Т.А. Егорова, Г.А. Севастьянов. – М.: Просвещение, 1985. – 318 с.
- Гринкевич, Н.И. Химический анализ лекарственных растений / Н.И. Гринкевич, Л.Н. Сафронич. – М.: Высшая школа, 1983. – 175 с.
- Ермаков, А.И. Методы биохимического исследования растений / А.И. Ермаков. – Л.: Колос, 1972. – 455 с.
- Шумаков, Е.М. Современные представления о специфике питания насекомых-фитофагов / Е.М. Шумаков, Н.М. Эдельман // Успехи современной биологии. – 1979. – Т. 88. – Вып. 2. – С. 277–291.
- Roberts, J.I. Effect of Euphorbia esula on growth and mortality of migratory grasshopper nymphs / J.I. Roberts, B.E. Olson // J. Agr. and Urb. Entomol. – 1999. – Vol. 16, № 2. – P. 97–106.

REFERENCES

- Denisova S.I. Teoreticheskiye osnovi razvedeniya kitaiskogo dubovogo shelkoprada v Belarusi [Theoretical Bases of Breeding Chinese Oak Silkworm in Belarus], Mn.: UP Tekhnoprint, 2002, 234 p.
- Litvenkov A.A. Nauchniye trudi USHA [Ukrainian Agricultural Academy Scientific Works], Kyiv, 1981, pp. 66–68.
- Krieger R.J., Feeny P.P., Wilkinson C.F. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? // Science. – 1971, 197, pp. 579–581.
- Padutov A.E. Sbornik nauchnikh trudov/ Institut lesa NAN Belarusi [Collection of Scientific Works/ Forest institute of the NASc of Belarus], 2001, 53, pp. 334–337.
- Gninenko Yu.I. Vestnik zoologii [Zoology Newsletter], 1983, 2, pp. 75–76.
- Waldbauer G.P. The consumption and utilization of food by insects // Adv. Insect Physiol, 1968, 5, pp.254–288.
- Slansky F., Scriber J.M. Food consumption and utilization // Compr. insect physiol. biochem. pharmacol. – Oxford: Plenum, 1985, 4, pp.86–184.
- Filippovich Yu.B., Yegorova T.A., Sevastianov G.A. Praktikum po obshchei biokhimii [Practical Book on General Biochemistry], M.:Prosveshcheniye, 1985, 318 p.
- Grinkevich N.I., Safronoich L.N. Khimicheski analiz lekarstvennikh rastenii [Chemical Analysis of Herb Plants], M.: Visschaya shkola, 1983, 175 p.
- Yermakov A.I. Metodi biokhimicheskogo issledovaniya rastenii [Methods of Biochemical Analysis of Plants], L.: Kolos, 1972, 455 p.
- Shumakov E.M., Edelman N.M. Uspekhi sovremennoi biologii [Successes of Modern Biology], 1979, 88(2), pp. 277–291.
- Roberts J.I., Olson B.E. Effect of Euphorbia esula on growth and mortality of migratory grasshopper nymphs // J. Agr. and Urb. Entomol, 1999, 16(2), pp. 97–106.

Поступила в редакцию 03.04.2014. Принята в печать 20.06.2014
 Адрес для корреспонденции: e-mail: kzoolog@vsu.by – Денисова С.И.