

УДК 57.047+57.055

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ПОТРЕБЛЕНИЯ КОРМА НАСЕКОМЫМИ-ФИЛЛОФАГАМИ: ОПТИМИЗАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ

© 2015 г. О. В. Тарасова, И. И. Калашникова, В. В. Кузнецова

*Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79*

E-mail: olvitarasova2010@yandex.ru, luffy_kyn@mail.ru, vika-dragon@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.03.2015 г.

Рассмотрена модель оптимального потребления корма насекомыми-филлофагами, в которой метаболические затраты представлены в виде двух компонентов – затрат на усвоение корма и на собственно метаболизм особи. Для оценки эффективности потребления корма гусеницей введены два показателя – цена усвоения корма и цена синтеза биомассы особи. Предложенный подход к описанию процесса потребления корма насекомыми-филлофагами позволяет получить точные решения балансового уравнения энергетики потребления корма, определить эффективность потребления и риск гибели особи. Для верификации модели проводили эксперименты по выкармливанию гусениц в лабораторных условиях. Объектом исследований были гусеницы боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae). По данным экспериментов по выкармливанию гусениц для каждой особи определен баланс потребления, рассчитаны величины экологических цен потребления и эффективность потребления корма. Выявлено, что плодовитость самок не зависит от массы потребленного ею корма, но линейно зависит от показателя эффективности его потребления: чем он выше, тем выше ее плодовитость. Данные, полученные в ходе экспериментов, сопоставляли с данными, приведенными в работах других авторов и пересчитанными по предложенной модели потребления. Расчеты позволяют оценить критическое значение цены усвоения корма, ниже которой энергетический баланс становится отрицательным и существование особи невозможно. С точки зрения модели оптимального потребления объясняется наблюдаемая в экспериментах других авторов 100%-я смертность гусениц сибирского шелкопряда старших возрастов, питавшихся хвоей сосны обыкновенной.

Ключевые слова: насекомые-филлофаги, корм, потребление, модели, эффективность, цены потребления.

DOI: 10.15372/SJFS20150308

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших факторов, влияющих на динамику численности лесных насекомых, является плодовитость особей, которая, в свою очередь, определяется массой имаго и тесно коррелирующей с ней массой куколок или гусениц старших возрастов перед окукливанием. Так, у самок непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. и сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. число яиц линейно зависит от массы гусениц старших возрастов (Исаев и др., 2001). В конце этой причинной цепочки возникает зависимость между

массой особей, количеством доступного корма и его биохимическими характеристиками.

Существование этих связей подтверждается многочисленными экспериментами по выкармливанию гусениц в лабораторных условиях (Баранчиков, 1987; Кириченко, Баранчиков, 2007; Пономарев и др., 2008; Ansari et al., 2012; Bauerfeind, Fischer, 2013; Kula et al., 2014; Kumbasli et al., 2011; Low et al., 2014). В этих экспериментах оценены балансовые соотношения между количеством потребленного корма и массой потребляющей корм гусеницы. Энергия, потребленная особью с пищей, расходуется на прирост ее биомассы, на

покрытие метаболических расходов и выделяется с экскрементами (Баранчиков, 1987):

$$E = M + R + H, \quad (1)$$

где E – энергия, полученная с потребленным кормом; M – прирост биомассы особи; R – метаболические расходы; H – энергия, выделенная с экскрементами.

Для описания энергетического баланса потребления корма используют такие показатели, как коэффициент утилизации $KУ = \frac{E - H}{E}$, эффективность использования усвоенного корма $ЭИУ = \frac{M}{E - H}$ и эффективность использования потребленного корма $ЭИП = \frac{M}{E}$, характеризующие экологическую эффективность питания фитофага (Slansky, Scriber, 1985). Заметим, что три введенных показателя потребления корма насекомыми не независимы и $ЭИП = KУ \cdot ЭИУ$.

Однако эти соотношения сами по себе не определяют полностью закономерности потребления корма гусеницами насекомых. Для фиксированного значения E балансовое уравнение (1) характеризуется наличием двух независимых переменных (любая пара из трех переменных M , R и H). Следовательно, однозначного решения уравнения (1) не существует и значения показателей потребления корма могут быть произвольными.

Рассмотрен модифицированный подход к описанию процесса потребления корма насекомыми-филлофагами, позволяющий получить точные решения балансового уравнения энергетики потребления корма.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для описания закономерностей потребления корма насекомыми-филлофагами ранее предложена модель оптимального потребления корма (Суховольский и др., 2000, 2008; Исхаков и др., 2007). На рис. 1 приведена предложенная в этой модели схема распределения энергии E , получаемой гусеницей при потреблении корма.

$H = (1 - p_1)E$ – энергия, ушедшая с экскрементами, $S = p_1E$ – энергия, потребленная личинкой, $M = p_2S = p_2p_1E$ – энергия, трансформировавшаяся в биомассу гусеницы (включая

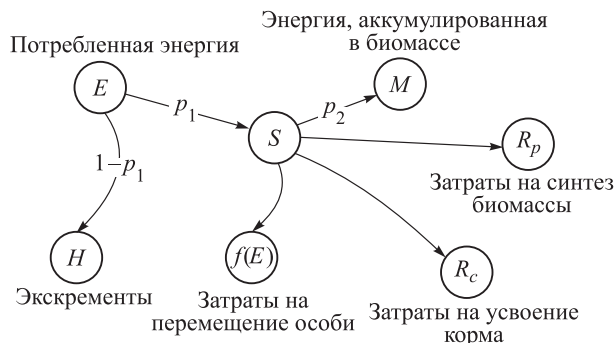


Рис. 1. Распределение энергии, полученной с кормом, в ходе роста гусеницы.

экзувий), R_p – метаболические затраты, R_c – затраты на усвоение корма; $f(E)$ – энергия, затраченная при перемещении особи в поисках корма.

Величина $\frac{p_1E}{E} = p_1$ – значение коэффициента утилизации $KУ$. Величина $\frac{E_2}{E} = \frac{p_1p_2E}{E} = p_1p_2$ – значение показателя $ЭИП$ эффективности использования потребленного корма; величина $\frac{p_1p_2E}{p_1E} = p_2$ – значение показателя $ЭИУ$ – эффективности использования усвоенного корма.

В модели оптимального потребления корма балансовое уравнение для распределения энергии E , получаемой особью с кормом, можно записать следующим образом:

$$E = (1 - p_1)E + ap_1^2E + p_1p_2E + bp_1p_2E + f(E), \quad (2)$$

где $(1 - p_1)E$ – энергия, выделенная с экскрементами; ap_1^2E – затраты на усвоение корма и трансформацию его в пригодный для потребления вид; p_1p_2E – энергия, трансформированная в биомассу особи; bp_1p_2E – метаболические затраты на рост особи; $f(E)$ – затраты на перемещение гусеницы в поисках корма.

Отличие балансового уравнения (2) от традиционно используемого уравнения (1) заключается в представлении метаболических расходов в виде двух независимых компонентов – затрат на усвоение корма и затрат на собственно метаболизм.

В экспериментах по выкармливанию гусеницы содержатся в небольших по объему садках и регулярно получают корм. В этих усло-

виях перемещение гусеницы в поисках корма сведено к минимуму и можно полагать, что $f(E) \rightarrow 0$. В этом случае из уравнения (2) после простых преобразований получим:

$$1 = ap_1 + (b + 1)p_2. \quad (3)$$

Уравнение (3) характеризует энергетический баланс личинки в относительных единицах. В плоскости $\{p_1, p_2\}$ уравнение (3) описывает прямую, пересекающую ось абсцисс в точке $1/a$, а ось ординат – в точке $1/(b + 1)$. Можно говорить, что прямая (3) есть геометрическое место всех возможных по энергетическим соображениям значений p_1 и p_2 . Прямую (3) можно рассматривать как уравнение «бюджетных» ограничений на значения p_1 и p_2 . Однако из (3) невозможно вычислить оба значения p_1 и p_2 : нельзя найти значения двух неизвестных, если известно только одно уравнение, связывающее эти величины, и для определения этих показателей необходимо дополнительное уравнение.

Предположим, что процесс потребления корма гусеницами насекомых оптимален в том смысле, что в ходе этого процесса обеспечивается (при прочих равных условиях) максимальная эффективность q потребления корма:

$$q = \frac{p_1 p_2 E}{E} = p_1 p_2 \rightarrow \max. \quad (4)$$

Произведение $p_2 p_1$ есть доля от общей энергии E , потраченная на синтез биомассы личинки. В плоскости $\{p_1, p_2\}$ геометрическим местом всех возможных по экологическим соображениям значений p_1 и p_2 является гипербола $p_2 = \frac{q}{p_1}$. Из уравнения (4) следует, что величины p_1 и p_2 должны быть такими, чтобы произведение $p_2 p_1$ было максимальным при учете бюджетного ограничения (3) на значения p_1 и p_2 .

Величина q имеет смысл, если выполняются условия

$$p_1 > 0; p_2 > 0. \quad (5)$$

Выразим из уравнения (3) значение p_2 :

$$p_2 = \frac{1}{1+b} \cdot (1 - ap_1). \quad (6)$$

Так как $p_2 > 0$, то должно выполняться условие

$$(1 - ap_1) > 0. \quad (7)$$

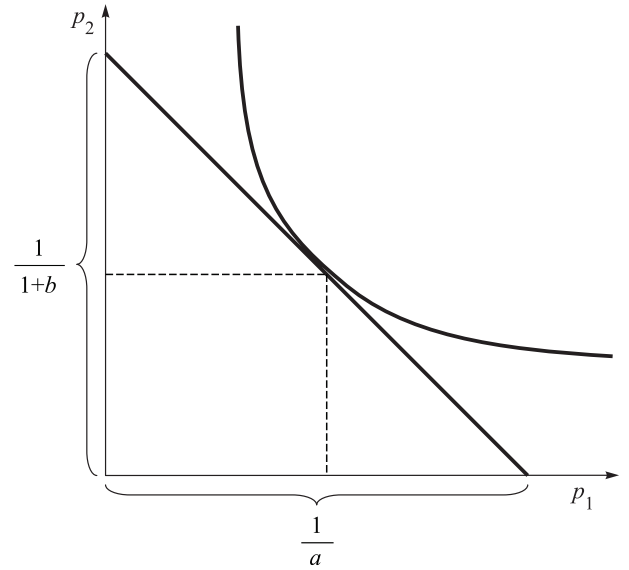


Рис. 2. Соотношения переменных в модели (8).

Выразим уравнение (4) с учетом выражения (6), если выполняется условие (7):

$$q = p_1 p_2 = \frac{1}{1+b} \cdot p_1 (1 - ap_1) \rightarrow \max. \quad (8)$$

Оптимальные значения \hat{p}_1 и \hat{p}_2 , при которых значение q максимально, легко находятся из условий $\frac{dq}{dp_1} = 0$ и $\frac{d^2q}{dp_1^2} < 0$:

$$\hat{p}_1 = \frac{1}{2a}; \quad \hat{p}_2 = \frac{1}{2(1+b)}. \quad (9)$$

Если из результатов экспериментов по выкармливанию гусениц можно рассчитать величины p_1 и p_2 , то можно определить экологическую цену $a = \frac{1}{2\hat{p}_1}$ усвоения корма и экологическую цену $(1 + b)$ синтеза биомассы особи $b + 1 = \frac{1}{2\hat{p}_2}$ (рис. 2).

Если экологическая цена усвоения корма велика, то возможна ситуация, когда условие (7) перестанет выполняться. Это означает, что затраты на усвоение корма превосходят энергию, поступающую с кормом. Невыполнение условия (7) ведет (как это будет показано далее) к гибели особи – потребителя корма.

Таким образом, модель оптимального потребления (2)–(4) позволяет оценить экологические цены потребления корма, определить эффективность потребления и риск гибели особи.

Заметим, что изложенная модель потребления корма насекомыми формально полностью совпадает с моделями потребления в экономической теории. В экономике прямую (3) называют прямой бюджетных ограничений для системы, потребляющей два продукта, коэффициенты a и $(1 + b)$ отождествляются с ценами этих продуктов, аналогом уравнения (8) является так называемая кривая безразличия, а значение q отражает полезность выбора определенных значений цен (Ланкастер, 1972; Хикс, 1993).

Для верификации модели (2)–(4) провели эксперименты по выкармливанию гусениц в лабораторных условиях. Объектом исследований была боярышница *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae). Гусеница боярышницы длиной до 4.5 см, пепельно-серого или синевато-серого цвета, с темной головой, на черной спине две широкие оранжевые или буроватые продольные полосы и негустой покров из мелких светлых волосков (Коршунов, 2002). Гусеницы младших возрастов живут и питаются вместе выводком, гусеницы пятого возраста ведут одиночный образ жизни (Золотарев, 1950).

Весной во время распускания почек гусеницы боярышницы выходят из укрытий, вначале выгрызают почки, а затем объедают листья и цветки растений. Позднее они скелетируют листья, оставляя на них только сетку жилок. Гусеницы боярышницы объедают листья боярышника *Crataegus sanguinea* Pall., черемухи *Prunus padus* L. и рябины *Sorbus sibirica* Kryl., а также различных культурных плодовых деревьев (Васильев, Лившиц, 1984; Корчагин, 1971; Некрутенко, 1974). В годы массовых размножений могут полностью оголять деревья.

В условиях пригородных насаждений г. Красноярска боярышница повреждает черемуху, произрастающую по берегам рек и ручьев, а также дефолирует искусственные насаждения яблони, ирги и других видов плодовых растений.

Для лабораторного эксперимента по исследованию у насекомых энергетического баланса при потреблении пищевых ресурсов гусеницы боярышницы собраны в мае 2013 г. в зарослях черемухи обыкновенной, произрастающей на территории Емельяновского района, расположенного к западу от Красноярска.

Собранных гусениц (50 особей в основном четвертого–пятого возрастов, лишь несколько гусениц третьего возраста) поместили (каждую отдельно) в чашки Петри, где выкармливали до окукливания и вылета имаго. После вылета самок вскрывали и определяли число яиц в яйцеводах. В течение эксперимента 1 раз в день каждая гусеница получала корм (свежий лист черемухи), при этом недоеденный в предыдущий день корм и экскременты изымали. Потребление корма и его усвоение гусеницами всех возрастов определяли «гравиметрическим» балансовым методом (Waldbauer, 1968; Schroder, Malmer, 1980; Вшивкова, 1989). При этом каждый день на торсионных весах определяли массу каждой гусеницы, свежего и несъеденного корма и экскрементов.

Обычно в балансовых экспериментах для расчетов используют показатели сухой массы гусениц, корма и экскрементов (Баранчиков, 1987). Однако в наших экспериментах для расчетов эффективности потребления корма использовали показатели массы гусениц, корма и экскрементов, включая содержащуюся в них воду. Такой выбор обусловлен тем, что оценки эффективности потребления, рассчитанные по данным о сырой и сухой массе корма и гусениц, мало отличаются. Действительно, пусть $(1 - \alpha)$ – доля воды в единице массы гусеницы, а $(1 - \beta)$ – доля воды в единице массы корма ($0 < \alpha, \beta < 1$). Тогда разность показателей q и q_d эффективности потребления корма при расчетах в сырой и сухой массе соответственно составит

$$q - q_d = \frac{M}{E} - \frac{\alpha M}{\beta E} = \frac{M}{E} \left(1 - \frac{\alpha}{\beta} \right).$$

Различий между q и q_d нет, если выражение

$$\left(1 - \frac{\alpha}{\beta} \right) \rightarrow 0 \text{ или } \frac{\alpha}{\beta} \rightarrow 1. \text{ Пусть } \alpha - \beta = \Delta.$$

Тогда отношение $\frac{\alpha}{\beta}$ можно представить как

$$\frac{\beta + \Delta}{\beta} = 1 + \frac{\Delta}{\beta}.$$

Доли воды в листьях хвойных и лиственных пород и в гусеницах (в частности в гусеницах боярышницы) близки – 65–70 % от общей массы (Крамер, Козловский, 1983; Ли, Захариассен, 2006), поэтому $\Delta \ll \beta$ и отношение $\frac{\Delta}{\beta}$ порядка 0.1, т. е. показатели эффективности потребления корма при различных способах измерения массы различаются в пределах 10 %, что вполне приемлемо в по-

левых экспериментах, особенно если учесть, что при измерениях сухой массы гусениц в динамическом эксперименте используются показатели содержания воды у гусениц в контрольной группе. Но тогда при оценке сухой массы гусениц в динамическом эксперименте возникает неизвестная по величине расчетная ошибка, связанная с тем, что сухая масса гусениц в эксперименте определяется по средним показателям содержания воды в гусеницах контрольной группы, безусловно не совпадающим с показателями содержания воды у отдельной гусеницы в эксперименте.

В связи с этим абсолютно сухую массу гусениц в эксперименте не определяли. Естественно, в ситуации, когда сухая масса гусениц не измерялась, нет смысла оценивать сухую массу корма и экскрементов. Для верификации модели оптимального потребления корма насекомыми мы использовали данные о массе гусениц, корма, экскрементов, включавшие массу воды в образцах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным экспериментов по выкармливанию гусениц для каждой особи определили баланс потребления, вычислили значения p_1 и p_2 ,

а по ним рассчитали величины экологических цен a и $(1 + b)$ и эффективность q потребления корма для отдельных гусениц. На рис. 3, a и b в плоскости $\{p_1, p_2\}$ приведены соответствующие значения для самок и самцов боярышницы, а в табл. 1 – соотношения коэффициентов p_1 и p_2 потребления корма для самцов и самок.

Как видно из рис. 3, произведение $q = p_1 p_2$ для всех особей одного пола – величина постоянная. Это означает, что связь между коэффициентами p_1 и p_2 описывается уравнением гиперболы (4).

Оценка эффективности потребления корма важна при оценке риска изъятия фитомассы деревьев насекомыми и определении плодовитости самок. Так как эффективность потребления корма гусеницей определяют две цены – цена a усвоения корма и цена $(1 + b)$ синтеза биомассы особи, то возможны две предельные стратегии потребления корма насекомыми. Первая состоит в использовании корма с высокой ценой усвоения, но низкой ценой синтеза биомассы гусениц. Если насекомые используют первую стратегию, при этом выделяется большое количество экскрементов. Подобный эффект наблюдается, в частности, в ходе вспышек массового размножения сибирского шелкопряда (Баранчиков и др., 2002; Конда-

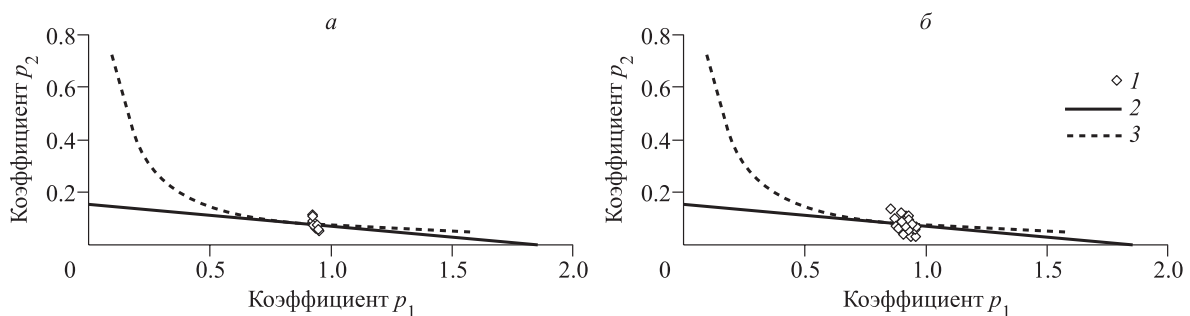


Рис. 3. Соотношение коэффициентов p_1 и p_2 потребления корма: a – у самок боярышницы, b – у самцов. Данные вычислены: 1 – из эксперимента, 2 – из уравнения бюджетных ограничений, 3 – из уравнения эффективности потребления.

Таблица 1. Показатели потребления корма гусеницами боярышницы

Показатель потребления корма	Самцы		Самки	
	Среднее	Ошибка среднего	Среднее	Ошибка среднего
p_1 – коэффициент усвоения корма	0.908	0.004	0.934	0.003
p_2 – коэффициент использования усвоенного корма	0.084	0.005	0.079	0.006
Цена усвоения корма a	0.551	0.003	0.535	0.002
Цена синтеза биомассы гусеницы $(1 + b)$	6.750	0.504	6.713	0.517
Эффективность потребления корма q	0.076	0.004	0.074	0.006

Таблица 2. Зависимость плодовитости самок боярышницы от величины эффективности потребления корма

Номер гусеницы	Масса E потребленного корма за эксперимент, г	Эффективность q потребления корма	Масса ML гусеницы в конце эксперимента, г	Масса M куколки, г	Плодовитость F , яиц
6	3.44	0.06	0.25	0.22	83
12	2.09	0.09	0.29	0.27	86
13	3.05	0.10	0.30	0.32	97
21	3.19	0.07	0.25	0.24	86
26	2.37	0.07	0.31	0.29	82
27	2.31	0.07	0.26	0.22	84
28	2.26	0.10	0.30	0.29	94
29	2.64	0.07	0.26	0.25	86
46	2.7	0.05	0.20	0.18	80
48	2.6	0.06	0.30	0.25	89

ков, 1974). Вторая, противоположная, стратегия потребления состоит в использовании корма с низкой ценой его усвоения насекомым, но высокой ценой синтеза биомассы особей.

В связи с двумя типами стратегии потребления корма насекомыми возможны и два типа вспышек массового размножения: вызванные уменьшением массы особей в популяции в процессе развития вспышки и вызванные увеличением их массы (Исаев и др., 2001).

Использование понятий цен потребления корма дает возможность определить реакцию

насекомых на изменения характеристик кормовых растений. Так, известно, что развитие антибиозных реакций в листьях в ответ на их повреждения насекомыми приводит к увеличению цены усвоения корма при сохранении неизменного значения цены синтеза биомассы гусеницы (Тарасова и др., 2004). А это ведет к соответствующему уменьшению величины эффективности потребления корма, к уменьшению относительной биомассы особей и плодовитости самок.

Как связаны показатели плодовитости самок с массой куколок, массой потребленного корма и эффективностью потребления корма? Данные о связи этих показателей приведены в табл. 2.

Известно, что плодовитость самок линейно связана с массой куколок (Исаев и др., 2001). Данные табл. 2 подтверждают это (рис. 4).

На рис. 5 и 6 отражена связь плодовитости F самки с массой E потребленного особью корма и эффективностью q потребления корма.

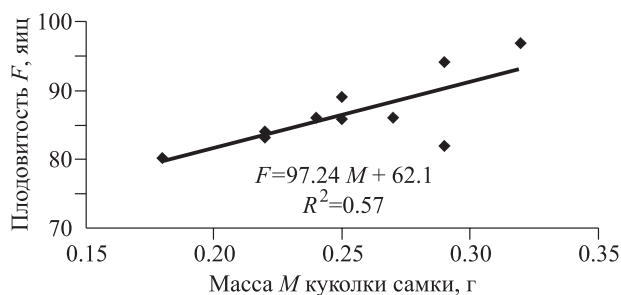


Рис. 4. Связь массы куколки боярышницы с плодовитостью F имаго.

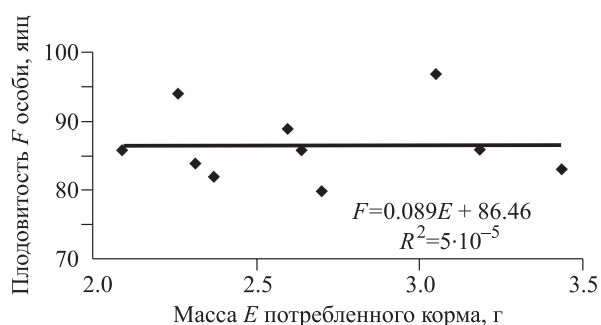


Рис. 5. Связь массы E потребленного гусеницами боярышницы корма и плодовитости F имаго.

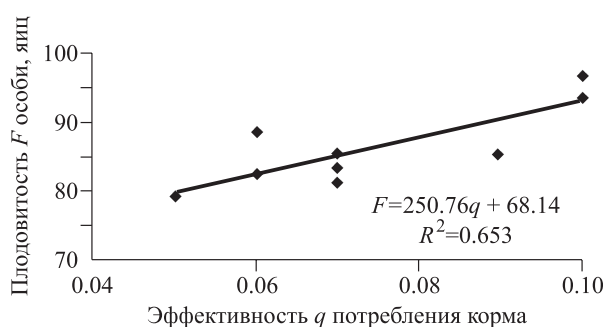


Рис. 6. Зависимость плодовитости F особей от эффективности q потребления корма у гусениц боярышницы.

Таблица 3. Характеристики потребления корма гусеницами сибирского шелкопряда при питании на различных породах деревьев

Возраст гусениц	Вид корма / раса гусениц			
	Хвоя лиственницы / ЛП	Хвоя лиственницы / ПП	Хвоя сосны / ЛП	Хвоя сосны / ПП
1	0.76/3.68	0.74/3.57	1.61/4.90	1.71/6.58
2	0.81/4.43	0.81/4.95	1.77/6.25	1.89/7.46
3	0.88/4.39	0.88/4.63	1.91/5.62	–
4	0.96/4.63	0.95/5.26	2.14/5.32	–
5	1.18/4.17	1.22/4.90	2.43/4.72	–
6	0.91/3.18	0.94/3.36	1.61/6.76	–

Примечание. В числителе – значения цены a усвоения корма, в знаменателе – значения $(1 + b)$ цены синтеза биомассы особи.

Как следует из рис. 5, плодовитость F особи не зависит от массы E потребленного ею корма, однако показатели эффективности потребления корма линейно связаны с плодовитостью особи, и чем выше эффективность q потребления корма особью, тем больше ее плодовитость (см. рис. 6).

Если в процессе роста гусеницы выполняется условие $(1 - ap_1) < 0$, она будет получать энергию, необходимую для ее роста. Если же цена усвоения корма возрастет и будет выполняться условие $(1 - ap_1) < 0$, то в этом случае энергетические затраты на усвоение корма будут превышать энергию, которую особь затем смогла бы использовать. Тогда энергетический баланс потребления корма станет отрицательным и гусеница может погибнуть, несмотря на наличие корма.

В частности, подобный эффект описан в работе (Кириченко, Баранчиков, 2007), где гусеницы сибирского шелкопряда двух рас – лиственничной (ЛП) и пихтовой (ПП) выкармливались хвоей лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. или пихты *Abies sibirica* Ledeb., успешно проходили все стадии развития и окукливались. Однако гусеницы пихтовой расы погибали к третьему возрасту, если их кормили хвоей сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. По данным работы (Кириченко, Баранчиков, 2007) нами произведены расчеты характеристик эффективности и цен потребления корма гусеницами сибирского шелкопряда лиственничной и пихтовой рас при потреблении разных видов корма (табл. 3).

Как видно из табл. 3, цены a усвоения корма для гусениц лиственничной расы, питающихся хвоей лиственницы, почти в 2 раза меньше, чем цены усвоения корма для гусениц

той же расы, питающихся хвоей сосны. Эффективность потребления корма $q = \frac{1}{4a(1+b)}$, составляющая для гусениц шестого возраста лиственничной расы, питающихся хвоей лиственницы сибирской, 0.087, уменьшается при переходе гусениц этой расы к потреблению хвои сосны до величины 0.023 (рис. 7).

У гусениц пихтовой расы эффективность потребления хвои лиственницы $q = 0.079$, что несколько ниже, чем у гусениц лиственничной расы. При питании хвоей сосны у гусениц пихтовой расы уже во втором возрасте эффективность потребления снижается до величины $q = 0.018$, и эти гусеницы в третьем возрасте погибают (рис. 7).

Можно предположить, что гибель гусениц пихтовой расы, питающихся хвоей сосны, связана с тем, что уже к третьему возрасту цена a усвоения корма достигает такого значения, когда условие (6) перестает выполняться

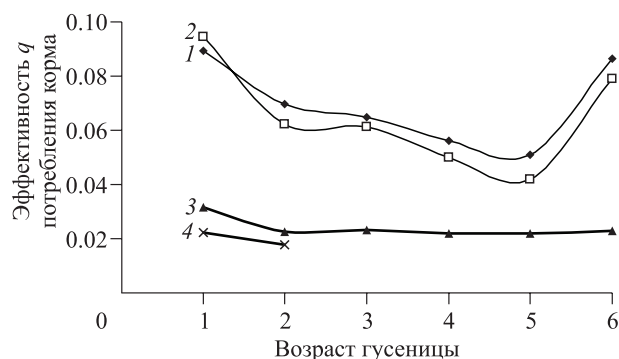


Рис. 7. Эффективность потребления корма гусеницами сибирского шелкопряда. 1 – лиственничная раса, хвоя лиственницы сибирской; 2 – пихтовая раса, хвоя лиственницы сибирской; 3 – лиственничная раса, хвоя сосны обыкновенной; 4 – пихтовая раса, хвоя сосны обыкновенной.

ся. Таким образом, граница между жизнью и смертью у гусениц сибирского шелкопряда проходит между значениями эффективности потребления $q = 0.02$ и $q = 0.03$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенную модель можно использовать для анализа как энергетического баланса гусеницы за весь период ее развития, так и энергетики питания в отдельных возрастах гусениц. Отличие предложенной модели от стандартных балансовых расчетов потребления корма насекомыми заключается всего лишь в разделении затрат на метаболизм на два компонента. Однако именно это позволяет уйти от чисто «бухгалтерских» расчетов энергетического баланса питания, ввести представление об оптимизации потребления корма и перейти к изучению особенностей экологических процессов, связанных с выбором корма и кормовых объектов насекомыми.

Рассмотренный подход позволяет по-новому подойти к описанию процессов потребления корма насекомыми и объяснению результатов экспериментов по выкармливанию их гусениц. Простота пересчета данных многочисленных экспериментов по выкармливанию гусениц насекомых-филлофагов на показатели экологических цен и эффективности потребления корма позволит существенно увеличить объем имеющейся информации об экологической экономике насекомых.

Насколько корректны измерения в показателях «сырой» массы? Как показано выше, закономерности потребления корма, описываемые моделью (2)–(4), выполняются при любом способе измерения массы гусениц, корма и экскрементов (собственно, данные о содержании воды в экскрементах и не нужны при расчетах эффективности потребления корма). Однако использование показателей сухой массы (особенно при проведении динамических экспериментов) малоперспективно при оценке качества корма в задачах энтомологического мониторинга, особенно при низкой плотности популяции, когда трудно собрать достаточное для эксперимента и контроля число гусениц.

Отдельной проблемой при анализе процесса потребления корма насекомыми является анализ регуляции содержания воды в организме в связи с ее поступлением вместе с кор-

мом. Если регуляция содержания воды в теле гусеницы связана с затратами энергии, то балансовое уравнение (2) необходимо модифицировать и ввести дополнительное условие на оптимизацию содержания воды в гусеницы, подобное условию (4). По всей видимости, при подобных исследованиях для определения содержания воды в теле насекомых следует использовать бесконтактные неразрушающие методы СВЧ-спектроскопии (Мищенко, Малков, 2003). В настоящее время промышленностью выпускаются СВЧ-влажномеры различных конструкций, предназначенные, в частности, для измерений влажности древесины (например, СВЧ-влажномеры МГ4Д и LMA-200PM). При переходе к таким методам измерения можно будет определить содержание воды в биологическом объекте без его уничтожения и дилемма «сушить – не сушить», возникающая в ходе исследований потребления корма насекомыми, снимется.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 15-04-01192). Авторы благодарят В. Г. Суховольского за консультации по вопросам СВЧ-метрии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранчиков Ю. Н. Трофическая специализация чешуекрылых. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1987. 171 с.
- Баранчиков Ю. Н., Перевозникова В. Д., Кондаков Ю. П., Кириченко Н. И. Зоогенный вклад в эмиссии углерода в очагах массового размножения сибирского шелкопряда // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 117–123.
- Васильев В. П., Лившиц И. З. Вредители плодовых культур. М.: Колос, 1984. 399 с.
- Вшивкова Т. А. Энергетика питания и роста гусениц непарного шелкопряда разных возрастов // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 1. С. 108–115.
- Золотарев Е. X. О развитии гусениц боярышницы (*Aporia crataegi*) в период зимовки // Зоол. журн. 1950. Т. XXIX. Вып. 2. С. 152–159.
- Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В., Кондаков Ю. П., Киселев В. В., Суховоль-

- ский В. Г. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 373 с.
- Исхаков Т. Р., Суховольский В. Г., Овчинникова Т. М., Тарасова О. В. Популяционно-энергетическая модель вспышки массового размножения лесных насекомых // Биофизика. 2007. Т. 52. Вып. 4. С. 753–759.
- Кириченко Н. И., Баранчиков Ю. Н. Пригодность хвои кормовых растений для питания и роста гусениц двух популяций сибирского шелкопряда // Экология. 2007. № 3. С. 216–221.
- Кондаков Ю. П. Вспышки массового размножения сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 206–265.
- Корчагин В. Н. Вредители и болезни плодовых и ягодных культур. М.: Колос, 1971. 160 с.
- Коришонов Ю. П. Определители по флоре и фауне России // Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2002. Вып. 4. С. 36.
- Краммер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с.
- Ланкастер К. Математическая экономика. М.: Сов. радио, 1972. 464 с.
- Ли Н. Г., Захариассен К. Е. Водный баланс и стратегия адаптации насекомых Центральной Якутии к экстремальным климатическим условиям // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 5. С. 596–601.
- Мищенко С. В., Малков Н. А. Проектирование радиоволновых (СВЧ) приборов неразрушающего контроля материалов. Тамбов: Изд-во ТГТУ, 2003. 128 с.
- Некрутенко Ю. П. Семейство белянки Pieridae // Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. Киев: Урожай, 1974. Т. 2. С. 411–414.
- Пономарев В. И., Орозумбеков А. А., Андреева Е. М., Мамытов А. М. Непарный шелкопряд Южного Кыргызстана. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2008. 223 с.
- Суховольский В. Г., Овчинникова Т. М., Вишневская Т. А. Насекомое как потребитель: модель эффективного поведения // ДАН. 2000. Т. 373. № 3. С. 424–426.
- Суховольский В. Г., Исхаков Т. Р., Тарасова О. В. Оптимизационные модели межпопуляционных взаимодействий. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 162 с.
- Тарасова О. В., Ковалев А. В., Суховольский В. Г., Хлебонрос Р. Г. Насекомые-филлофаги зеленых насаждений городов: особенности структуры сообществ и динамики численности. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2004. 182 с.
- Хикс Дж. Р. Стоимость и капитал. М.: Прогресс, 1993. 488 с.
- Ansari M. S., Hasan F., Ahmad N. Influence of various host plants on the consumption and utilization of food by *Pieris brassicae* (Linn.) // Bull. Entomol. Res. 2012. V. 102. N. 2. P. 231–237.
- Bauerfeind S. S., Fischer K. Testing the plant stress hypothesis: stressed plants offer better food to an insect herbivore // Entomol. Exp. 2013. V. 149. N. 2. P. 148–158.
- Kula E., Peslova A., Martinek P. Effects of nitrogen on bionomics and food consumption of *Cabera pusaria* (Lepidoptera: Geometridae) // Entomol. Fenn. 2014. V. 25. N. 1. P. 6–15.
- Kumbasli M., Bause E., Rochefort S. Effects of tree age and stand thinning related variations in balsam fir secondary compounds on spruce budworm *Choristoneura fumiferana* development, growth and food utilization // Agr. For. Entomol. 2011. V. 13. N. 2. P. 131–141.
- Low P. A., McArthur C., Fisher K. Elevated volatile concentrations in high-nutrient plants: do insect herbivores pay a high price for good food? // Ecol. Entomol. 2014. V. 39. N. 4. P. 480–491.
- Schroder L. A., Malmer M. Dry matter, energy and nitrogen conversion by Lepidoptera and Hymenoptera larvae fed leaves of Black Cherry // Oecologia. 1980. V. 45. N. 1. P. 63–71.
- Slansky F., Scriber J. M. Food consumption and utilization // Compar. Insect Physiol. Biochem. Pharm. 1985. V. 4. P. 87–164.
- Soukhovolsky V., Tarasova O. Simulation modeling of fixed outbreak of insects (on the example of moth *Phyllonorycter populifoliella* Tr.) // Population dynamics, biological control, and integrated management of forest insects. Eberswalde, Germany, 2010. P. 94.
- Waldbauer G. P. The consumption and utilization of food by insects // Adv. Insect Physiol. 1968. V. 5. P. 229–288.

Energy Balance of Forage Consumption by Phyllophagous Insects: Optimization Model

O. V. Tarasova, I. I. Kalashnikova, V. V. Kuznecsova

Siberian Federal University

Prospekt Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

E-mail: olvitarasova2010@yandex.ru, luffy_kyn@mail.ru, vika-dragon@yandex.ru

The model of optimal food consumption by phytophagous insects proposed, in which the metabolic costs are presented in the form of two components – the cost of food utilization and costs for proper metabolism of the individuals. Two measures were introduced – the «price» of food conversion and the «price» of biomass synthesis of individuals to assess the effectiveness of food consumption by caterpillars. The proposed approach to the description of food consumption by insects provides the exact solutions of the equation of energy balance of food consumption and determining the effectiveness of consumption and the risk of death of the individual. Experiments on larvae's feeding in laboratory conditions were carried out to verify the model. Caterpillars of *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) were the research subjects. Supply-demand balance, calculated value of the environmental price of consumption and efficiency of food consumption for each individual were determined from experimental data. It was found that the fertility of the female does not depend on the weight of food consumed by it, but is linearly dependent on the food consumption efficiency index. The greater the efficiency of food consumption by an individual, the higher its fertility. The data obtained in the course of experiments on the feeding caterpillars *Aporia crataegi* were compared with the data presented in the works of other authors and counted in the proposed model of consumption. Calculations allowed estimation of the critical value of food conversion price below which the energy balance is negative and the existence of an individual is not possible.

Keywords: *phyllophagous insects, forage, consumption, models, efficiency, consumption costs.*

How to cite: *Tarasova O. V., Kalashnikova I. I., Kuznecsova V. V. Energy balance of forage consumption by phyllophagous insects: optimization model // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 3: 83–92 (in Russian with English abstract).*