АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК · 1980

УДК 591.538

Экологическая оценка энергетического баланса животных: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.— 142 с.

Сборник работ лаборатории энергетики биогеоценотических процессов посвящен новому направлению в экологии — энергетике животных. Оцениваются различные жизненные проявления, которые лежат в основе поддержания энергетического баланса животных. Рассмотрены энергетические проблемы экологии и материалы по энергетике насекомых, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Освещены результаты изучения энергетических потребностей чешуекрылых и комаров в лесотундре, данные о калорийности насекомых. У амфибий оценена энергетическая стоимость метаморфоза в зависимости от температуры и плотности популяций. Приведены данные по газообмену нескольких видов рептилий при различных температурах. Изучены особенности поддержания энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц в разных условиях, в том числе при низких температурах. Определены энергозатраты некоторых полевок в Субарктике.

Сборник рассчитан на зоологов, экологов, физиологов и студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор **Н. Н. Данилов**

© УНЦ АН СССР, 1980.

Э $\frac{21008-990}{055(02)7}$ 18—1980

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ · 1980

И. А. БОГАЧЕВА

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ НЕКОТОРЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ПРИОБСКОГО СЕВЕРА

Ранее (Богачева, 1974, 1977; Богачева, Дубешко, 1975) при изучении листогрызущих насекомых, повреждающих ивы в лесотундре Приобья, мы остановили свое внимание на массовых видах — пилильщике *Amauronematus harpicola* sp. n. и листоеде *Phytodecta pallidus* L. Были установлены биологические особенности и особенности энергетического обмена, позволившие этим видам регулярно достигать высокой численности в условиях Субарктики. Судя по литературным данным, сходными приспособлениями к условиям Севера обладают и другие обычные здесь виды.

Вместе с тем известно, что чешуекрылые, представленные на Севере большим разнообразием видов, обычно немногочисленны. Хотя отдельные массовые размножения чешуекрылых на Севере известны (Tenow, 1963, 1972), основными зеленоядами являются там пилильщики и листоеды (Медведев, Чернов, 1969; Богачева, 1977; Hippa, Koponen, 1975; Haukioja, Iso-Iivari, 1976). В связи с этим возникает несколько интересных вопросов: имеются ли существенные отличия биологии и энергетики чешуекрылых от пилильщиков и листоедов, которые препятствовали бы их продвижению на Север, и в чем заключаются приспособления чешуекрылых к условиям Севера.

Работы проводились в июле — августе 1978 г. в пос. Лабытнанги (66° 43′ с. ш., зона лесотундры Нижнего Приобья). Нами было взято три вида чешуекрылых: *Oporinia autumnata*; пяденица ночная смородинная *Lygris prunata* L. и брюквенница *Pieris nari* L. Все эти виды — обычные обитатели средней полосы (Ламперт, 1913). В низовьях Оби они обычно редки, в отдельные годы встречаются чаще, но никогда не достигают здесь высокой численности.

Материал и методика

При изучении энергетических потребностей гусениц поодиночке содержали в небольших стеклянных или полиэтиленовых садках, закрытых мельничным газом. Садки держали в лаборатории при температуре 12—14°. В садок помещали один или несколько листьев кормового растения. Для поддержания влажности на дно садка помещали кусочек ваты или фильтровальной бумаги, который ежедневно смачивали. Раз в день (обычно утром) взвешивали гусениц, меняли корм и, накладывая удаленные из садков листья на миллиметровую бумагу, измеряли площадь выеденных отверстий. Регистрировали также линьку гусениц и все замеченные изменения в их поведении.

Для экспериментов брали гусениц весом не менее 2—3 *мг* и продолжали эксперимент до тех пор, пока гусеница не прекращала питаться и не проявляла явных признаков подготовки к окукливанию. После этого ограничивались ежедневным осторожным увлажнением содержимого садков вплоть до отрождения бабочек; их умерщвляли и взвешивали. Эксперимент на каждом виде проводился в 10 повторностях.

Вес гусениц, определяемый на живых особях, необходимо было выразить также в миллиграммах сухого вещества. Для этого поступали следующим образом: собирали или воспитывали в общем большом садке 10—15 гусениц последнего возраста, взвешивали их поодиночке, умерщвляли, высушивали и снова взвешивали. Таким образом, полученная цифра представляла усредненные данные для последнего возраста.

Потребление корма, первоначально определявшееся в единицах площади, затем также выражалось в сухом весе. Для этого раз в 5 дней взвешивали образцы листьев заранее известной площади для определения сырого веса 1 *см*^{2} листа. Кроме того, навески листьев высушивали и взвешивали повторно для определения содержания сухого вещества в листьях. На основании полученных данных были построены кривые, по которым потом определяли средние значения показателей для каждого дня. Как для этих измерений, так и для кормления гусениц в экспериментах все время брали листья со средней части побегов березы и смородины. Что же касается *Pieris napi*, то гусениц этого вида кормили только самыми молодыми листьями вечерницы (гесперис). Вес единицы площади таких листьев и процент содержания в них сухого вещества был определен только один раз, в середине срока экспериментов.

Некоторые биологические особенности изученных видов

Oporinia autumnata. Гусениц этого вида почти каждый год находили на березе извилистой *Betula tortuosa* в окрестностях Лабытнанги; несколько экземпляров было найдено также на

ольхе кустарниковой *Alnus fruticosa* на Полярном Урале (Красный Камень). В опытах их выкармливали листьями березы. Гусеницы были собраны 7 июля 1978 г.; несмотря на то, что листья берез полностью развернулись в этом году всего за неделю до этого срока, большинство найденных гусениц относилось уже к предпоследнему возрасту. Только одна гусеница прошла в эксперименте еще два возраста, от линьки до линьки; предпоследний возраст продолжался у нее 3 дня. Окраска гусениц в этом возрасте зеленая, с продольными многочисленными узкими желтыми полосами. Перелиняв последний раз, гусеница меняет цвет на более интенсивный; заметней становится желтая боковая полоса. Весь последний возраст длится в среднем 9 дней. В течение первых 3—4 дней гусеница активно питается и наращивает вес, затем снижает питание и через день-два начинает плести колыбельку в листьях на дне садка; в природе окукливание, видимо, происходит в почве. Стадия куколки длится 27—36 дней (в среднем 32,5 дня; $n=6$). Части куколок для продолжения развития необходимо промораживание, так что основная масса бабочек отрождается осенью и некоторое количество — весной.

Lygris prunata L. Гусеницы были собраны на смородине шершавой *Ribes hispidulum*; на других видах растений их не встречали. Любопытно, что они отказались питаться близким видом — интродуцированной на территории Салехардского стационара черной смородиной *Ribes nigrum*. В день сбора гусениц, 8 июля, большинство их также было в предпоследнем возрасте. От линьки до линьки он был прослежен только у двух экземпляров; он длился у них 5 и 7 дней. Окраска гусениц — светлая, зеленовато-серая, с более темной линией вдоль спины — резко меняется после линьки на последний возраст, когда гусеница приобретает заметный коричневый оттенок и рисунок из темных треугольников на спине. Последний возраст продолжается от 8 до 15 дней (в среднем 10,2; $n=9$), из которых 6 дней гусеница активно питается и увеличивается в весе. Окукливается она в листьях на дне садка; судя по куколке, в природе окукливание происходит в листьях на растении. Стадия куколки длится всего 13—16 дней, после чего в конце июля — начале августа отрождаются бабочки.

Pieris napi L. В первой декаде июля в окрестностях Лабытнанги мы наблюдали, как самки откладывали яйца на многие обычные здесь крестоцветные растения — сердечник луговой *Cardamine pratensis*, жеруху лекарственную *Nasturtium officinale*, вечерницу *Hesperis matronalis*. Первых гусениц весом 3—5 *мг* мы, однако, смогли взять для экспериментов только в первых числах августа. Стадия яйца длится, таким образом, несколько недель. Вылупление гусениц продолжалось до середины августа. Как было установлено, гусеницы потребляют листья всех названных видов крестоцветных и капусту; в экспе-

риментах гусениц выкармливали гесперисом. Предпоследний возраст продолжается в среднем 6 дней, последний — 12 дней. В течение 7,5 дней последнего возраста гусеница активно питается, после чего прикрепляется пояском к стенке или крышке садка и окукливается. Для дальнейшего развития необходимо промораживание, поэтому бабочки выводятся из куколок только на следующий год.

Особенности энергетического баланса

Потребление корма (общие данные). Потребление корма гусеницами всех трех видов по дням приводится на рис. 1. Из приведенных кривых видно, что потребление весьма равномерно растет от первого к третьему-четвертому дню возраста, после чего несколько дней держится приблизительно на одном и том же уровне. В конце возраста потребление резко падает.

В среднем в течение последнего возраста гусеница *Pieris napi* ежедневно потребляет количество корма, по весу соответствующее приблизительно 48% веса тела, *Lygris prunata* — около 60%, *Oporinia autumnata* sp. — около 80%. Чем короче период развития гусениц, тем выше интенсивность их питания. Другие авторы приводят данные, близкие к нашим. Так, Райхл и Кроссли (цит. по Haukioja, Niemelä, 1974) указывают, что дневное потребление пищи у гусениц пядениц составляет 56% их веса. Долгоносик *Odontopus calceatus* при питании листьями *Liriodendron tulipifera* ежедневно потребляет 97% от своего веса (VanHook, Dodson, 1974). Качмарек (Kaczmarek, 1967) считает, что потребление активных грызущих фитофагов приближенно можно описать формулой $c=0{,}75P$. Изученные нами виды в общем довольно хорошо соответствуют этой формуле.

Кривая потребления корма на единицу веса тела обнаруживает ту же тенденцию изменения в течение возраста, что и кривая потребления корма в расчете на особь. Однако колеблется этот показатель меньше, составляя в последнем возрасте 0,4—1,4 *г/г* веса тела у *Oporinia autumnata*, 0,5—0,8 *г* у *Lygris prunata* и 0,2—0,6 *г* у *Pieris napi* (см. рис. 1). Снова проявляется та же закономерность: чем короче период развития гусениц, тем большее количество корма потребляют они ежедневно.

Изменение веса. Наиболее детально его удалось проследить в последнем личиночном возрасте (рис. 2); по предпоследнему возрасту данных меньше. За предпоследний возраст вес гусеницы каждого из изученных видов увеличивается приблизительно втрое. В течение последнего возраста вес гусениц *Oporinia autumnata* вырос в три с половиной раза, *Lygris prunata* и *Pieris nari* — почти в пять раз (табл. 1).

В период линьки гусеница не питается или слабо питается; ее вес в это время стабилизируется, у отдельных особей даже падает. Наибольшего веса достигает гусеница в последнем

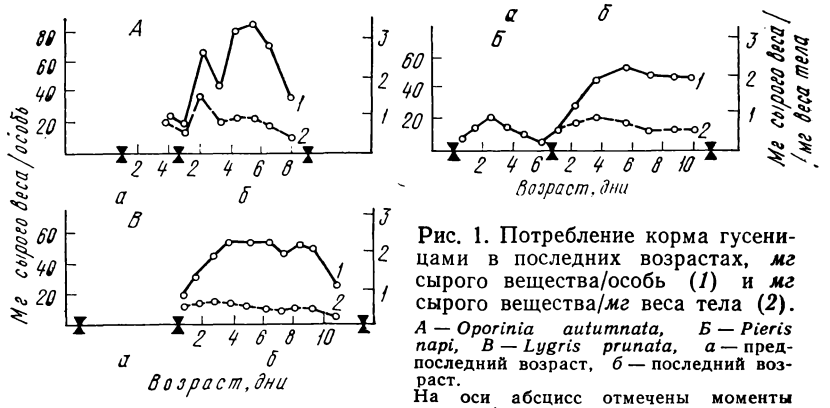

Рис. 1. Потребление корма гусеницами в последних возрастах, *мг* сырого вещества/особь (*1*) и *мг* сырого вещества/*мг* веса тела (*2*).

А — Oporinia autumnata, Б — Pieris napi, В — Lygris prunata, а — предпоследний возраст, *б* — последний возраст.

На оси абсцисс отмечены моменты линьки (*треугольники*).

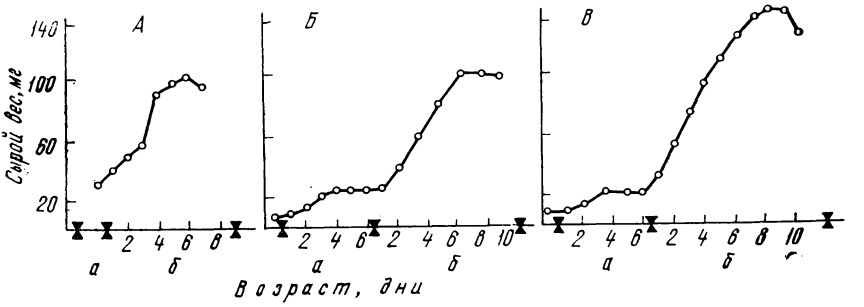

Рис. 2. Изменение веса гусениц по дням.

Усл. обозначения те же, что на рис. 1.

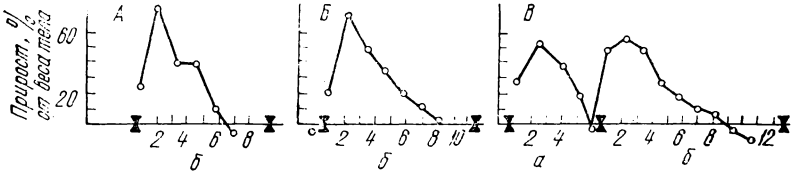

Рис. 3. Прирост гусениц.

Усл. обозначения те же, что на рис. 1.

Рис. 4. Изменение содержания сухого вещества в листьях (*А*) и сырого веса 1 *см*² листовой пластинки (*Б*) в течение сезона.

1 — береза извилистая, *2* — смородина шершавая.

Таблица 1

Сырой вес чешуекрылых на разных стадиях развития, *мг*

Показатель	Пол	*Oporinia autumnata*			*Lygris prunata*		
		n	lim	$\bar{x}$	*n*	lim	$\bar{x}$
Максимальный вес гусеницы предпоследнего возраста	♂	1	—	27,0	3	20,5—21,0	20,7
	♀	4	22,5—39,5	32,2	5	19,0—25,0	21,8
	♂♀	7	22,5—39,5	31,6	9	19,0—25,0	21,4
гусеницы последнего возраста	♂	1	—	103,0	3	85,0—108,5	98,5
	♀	5	82,5—128,0	109,0	5	103,0—129,0	114,9
	♂♀	9	82,5—128,0	109,6	9	85,0—129,0	106,6
Вес бабочки в день отрождения	♂	1	—	30,0	6	32,0—38,0	35,0
	♀	5	33,0—64,0	48,6	6	50,0—63,0	54,7
	♂♀	6	30,0—64,0	45,5	12	32,0—63,0	44,8
Вес экзувия	♂♀	3	—	3,0	6	3,0—6,0	4,2

возрасте, в конце периода питания. Затем ее вес начинает уменьшаться; до ухода в подстилку эта убыль веса составляет 8—10% в день. Расход резервных питательных веществ продолжается и у куколки, хотя более медленными темпами; в итоге вес отродившейся бабочки у пядениц обоих видов составляет только 42% от максимального веса. Конечно, эта убыль веса происходит также за счет сброшенного экзувия, линочной жидкости и других продуктов.

Самцы весят меньше самок, и разница в весе между самцом и самкой последовательно увеличивается от стадии к стадии. Так, у пяденицы *Lygris prunata* вес гусениц самцов в предпоследнем возрасте составляет 98% веса самок, в последнем возрасте — 86%, у имаго — лишь 64%. Это не является неожиданным: у многих насекомых самки весят больше самцов. При этом они потребляют и усваивают больше энергии, чем самцы (Gillon, 1968; Muthukrishnan, Delvi, 1973). Интересно то, что за время пребывания в стадии куколки самцы теряют заметно бо́льшую долю веса, чем самки. У того же вида — *Lygris prunata* — самки теряют в среднем 48,5% веса тела, в то время как самцы 64,5%. Видимо, это объясняется общим повышенным уровнем метаболизма у самцов, не связанным в это время непосредственно с более подвижным поведением.

Прирост (прибавка в весе). Удобнее всего этот показатель выражать в относительных единицах — в процентах от веса тела гусеницы в предыдущий день. Прирост достигает у гусениц весьма высоких величин — более 100% (рис. 3), т. е. вес за сутки может увеличиваться более чем в два раза. Однако в среднем в течение возраста ежедневные приросты составляют лишь 20—30%. Прирост наиболее высок в течение первых суток после линьки. Видимо, большое увеличение веса гусеницы в это время обусловлено не только действительным ее ростом и отложением резервных питательных веществ, но также об-

Pieris napi		
n	lim	$\bar{x}$
—	—	—
—	—	—
6	21,5—37,5	29,4
—	—	—
—	—	—
6	129,0—173,0	146,8
—	—	—
—	—	—
—	—	—
—	—	—

воднением тканей и наполнением кишечника. (Напомним, что во время линьки гусеница потребляет очень небольшое количество корма либо совсем не питается.) После первых суток приросты последовательно и равномерно снижаются, достигая к концу возраста отрицательной величины.

Количество корма, необходимое для создания 1 *г* веса тела. Один из самых простых показателей, для вычисления которого необходимо знать только две величины, наиболее легко определяемые в эксперименте: прирост и количество съеденного корма. В то же время очень важный показатель, по которому проще всего оценить экономическую важность вида или его роль в биогеоценозе, если знать обилие особей и их средний вес. На создание 1 *г* веса тела у гусениц всех видов идет 3—4 *г* листьев (сырой вес). Это очень высокие цифры, характерные для самых активных грызущих фитофагов; подробнее этот вопрос будет рассматриваться в дальнейшем. Обращает на себя внимание тот факт, что в последнем возрасте на создание единицы веса тела требуется несколько больше корма, чем в предпоследнем:

	Возраст	
	предпоследний	последний
Oporinia autumnata	3,12	4,14
Lygris prunata	3,30	3,34
Pieris napi	3,12	3,50

Скорее всего, это обусловлено тем, что усвоение пищи в старших возрастах уменьшается (Гримальский, 1964; Chlodny и др., 1967).

Коэффициент использования съеденной пищи на рост. Для вычисления этого показателя все полученные нами данные были выражены в единицах сухого веса.

Определение сухого веса гусениц, как указывалось выше, проводилось на особях, достигших последнего личиночного возраста. По литературным данным (Андрианова, 1970; Srihari, 1970; Dermott, Patterson, 1974; Hagvar, 1975; Hofsvang, 1975), содержание воды в теле личинок уменьшается с возрастом, составляя $^4/_5$—$^3/_4$ веса тела. Данные, полученные нами, близки к литературным: 25% сухого веса для обоих видов пядениц и 20% для брюквенницы.

Определение процентного содержания сухого вещества в листьях березы и смородины было проведено несколько раз с про-

Таблица 2

Некоторые энергетические показатели гусениц чешуекрылых

№ личинки	Колич. съеденного корма С	Прирост Р	Р/С, %
	мг сухого веса		
	Oporinia autumnata		
1	83,4	17,6	21,1
2	89,1	25,1	28,2
3	77,2	19,2	24,9
4	94,7	20,1	21,2
5	133,2	25,4	19,1
6	145,6	28,5	19,6
7	95,9	25,5	26,6
9	64,8	18,2	28,1
10	97,1	25,0	25,7
Всего . . .	881,0	204,6	23,2
	Lygris prunata		
11	76,2	23,2	30,4
12	109,4	27,2	24,9
13	67,6	22,8	33,7
14	87,9	28,1	32,0
15	80,7	20,8	25,8
16	88,2	30,2	34,2
17	94,9	21,0	22,1
18	83,1	24,6	29,6
19	57,3	25,1	43,8
Всего . . .	745,1	223,0	29,9
	Pieris napi		
21	115,2	26,0	14,1
22	137,3	25,6	18,6
24	134,1	30,2	22,5
26	127,5	24,7	19,4
28	74,6	19,4	26,0
29	110,1	23,5	21,3
30	133,0	27,4	20,6
Всего . . .	831,8	176,8	21,2

межутками в четыре — шесть дней. Как видно из рис. 4, содержание сухого вещества в листьях увеличивается от начала к концу вегетации, составляя у березы 24—36%, а у смородины

19—26%. Вместе с тем, хотя и более слабо, увеличивается и вес единицы площади листовой пластинки (см. рис. 4). У гесперис оба эти показателя были определены один раз в середине августа; сырой вес 1 *см*^{2} листа составлял 14,8 *мг*, а содержание сухого вещества в листьях — 26,5%. В табл. 2 приводятся данные по потреблению корма, приросту и значению коэффициента *P/C* для гусениц трех изученных нами видов. Данные приводятся по каждой гусенице, суммарно за все время эксперимента. Из табл. 2 видно, что коэффициент использования съеденной пищи на рост очень высок: у брюквенницы — в среднем 21,2%, у пяденицы *Oporinia autumnata* — 23,2%, у *Lygris prunata* — даже 29,9%. В литературе для чешуекрылых обычно указывают гораздо более низкие цифры: 11% для непарного шелкопряда (Ильинский, 1959); 14% для *Pachysphinx modesta* на канадском тополе (Schroeder, 1973); 14—16% для капустницы (Evans, 1939; цит. по Carne, 1966); 16% для *Platysamia cecropia* на сирени и *Danaus plexippus* на ваточнике (Schroeder, 1972, 1976); 17% у *Celerio euphorbiae* на молочае (New, 1971). С другой стороны, для чешуекрылых известны и гораздо более высокие цифры: 20—27% для различных пядениц на орешнике (Smith, 1972); 22% для *Malacosoma neustria* на иве, 28% для *Phalera bucephala* на грабе, 34% для того же вида на орешнике (Evans, 1939; цит. по Carne, 1966). Так что полученные нами цифры являются высокими, но не уникальными.

Все сказанное здесь относится и к обсуждавшемуся выше показателю — количеству корма, необходимому для создания 1 *г* веса тела. По существу это один и тот же показатель, только один выражен отношением *C/P*, другой — *P/C*. Кроме того, коэффициент использования съеденной пищи на рост *P/C* обычно вычисляется по количеству сухого вещества (*мг*) или по калорийности.

Обсуждение результатов

Ранее (Богачева, Дубешко, 1975; Богачева, 1977) на представителях других отрядов — пилильщиках и листоедах — нами были получены данные, которые позволили нам сделать вывод о высоком коэффициенте использования съеденной пищи на рост. Этот вывод подтверждается и литературными данными. Так, у листоеда *Melasoma collaris* на иве в альпийских местообитаниях Южной Норвегии этот коэффициент колеблется от 20 до 26% (Hagvar, 1975); у листоеда *Phytodecta pallidus* в Швеции он доходит до 29% (Axelsson и др., 1974). Новые данные, полученные на нескольких видах чешуекрылых, подтверждают общее правило.

Судя по фенологии северных видов листогрызущих насекомых, они стремятся использовать для личиночного питания наиболее теплый период, который здесь очень непродолжителен.

Он захватывает обычно вторую половину июля, иногда и начало августа; именно на это время приходится на Севере у большинства видов листогрызущих насекомых развитие старших личиночных возрастов. В этот период преимущество получают виды, способные потреблять большое количество корма и эффективно превращать растительные вещества в ткани своего тела (высокий коэффициент *P/C*). Это обеспечивает им высокую скорость роста.

Не следует, однако, думать, что высокий показатель использования съеденной пищи на рост — непременная принадлежность северных насекомых. Как и другие энергетические показатели, он в высокой степени зависит от температуры (Hippa, Koponen, 1975; Mathavan, Pandian, 1975), уменьшаясь при ее понижении. У пилильщика *Dineura viridiдorsata* на березе коэффициент *P/C* равен всего лишь 9% (Haukioja, Niemelä, 1974); это убеждает нас в том, что на Севере могут благополучно существовать виды и с низкой эффективностью использования съеденной пищи на рост. К сожалению, не известно, при какой температуре проводились исследования.

Вопрос о том, почему же на Севере пилильщики и листоеды получили преимущества перед чешуекрылыми, остается нерешенным. Выскажем некоторые соображения, появившиеся у нас на этот счет.

Иногда за весь вегетационный сезон на Севере теплые дни длятся даже меньше 2—3 недель, минимально необходимых для завершения личиночной стадии у большинства видов. Для видов, которые не обладают способностью зимовать в любом личиночном возрасте, такие годы оказываются критическими. Таким был 1978 г., когда всю вторую половину июля и августа максимальные дневные температуры достигали лишь 8—10°. Брюквенницы, завершившие личиночное развитие в экспериментальных условиях, в природе к концу августа весили всего 20—25 *мг*. В то же время, все находившиеся под наблюдением мелкие виды пилильщиков и листоедов на березе, иве, ольхе благополучно закончили питание и ушли в подстилку на зимовку. В связи с этим можно предполагать следующее.

1. При низких температурах вегетационного сезона интенсивность питания и (или) коэффициент *P/C* падает у пилильщиков в меньшей степени, чем у чешуекрылых, что выражается в более или менее нормальной скорости роста у пилильщиков и крайне замедленном росте чешуекрылых.

2. Интенсивность питания и коэффициент *P/C*, а значит, и темп роста одинаково снижаются как у пилильщиков, так и у чешуекрылых. Однако мелкие виды, к которым относится большинство северных пилильщиков и листоедов (максимальный вес личинки 20—40 *мг*), в любом случае успевают завершить свое развитие, а более крупные чешуекрылые не успевают и, не имея возможности зимовать в стадии личинки, погибают.

Для подтверждения одного из этих предположений необходимы эксперименты с личинками пилильщиков и чешуекрылых, проделанные в разных температурных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Андрианова Н. С. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1970.

Богачева И. А. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах.— В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974, с. 155—157.

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

Гримальский В. И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. М.: Лесная промышленность, 1964. 151 с.

Ильинский А. И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним.— М.: Гослесбумиздат, 1959. 61 с.

Ламперт К. Атлас бабочек и гусениц Европы и отчасти Русско-Азиатских владений. С.-Пб., 1913.

Медведев Л. Н., Чернов Ю. И. Новый вид листоеда рода *Chrysomela* (Coleoptera, Chrysomelidae) — важный компонент биоценозов Таймыра.— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 4, с. 532—537.

Axelsson B., Bosatta E., Lohm U. и др. Energy flow through a larval population of *Phytodecta pallidus* L. (Col., Chrysomelidae) on *Corylus avellana* L., 1. Individual energy budget.— Zoon, 1974, vol. 2, N 1, p. 49—55.

Carne P. B. Growth and food consumption during the larval stages of *Paropsis atomaria* (Col., Chrysomelidae).— Entomologia experimentalis et applicata, 1966, vol. 9, N 1, p. 103—112.

Chlodny J., Gromadzka J., Trojan P. Energetic budget of development of the Colorado beetle — *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Col., Chrysomelidae).— Bull. LAcadèmie Polonaise Sci., Ser. Sci. Biol., 1967, vol. 15, N 12.

Dermott R. M., Paterson. Determining dry weight and percentage dry matter of chironomid larvae.— Can. J. Zool., 1974, vol. 52, N 10, p. 1243—1250.

Gillon J. Caractéristiques quantitatives du développement et de d'alimentation de *Rhabdoplea klaptoczi* (Karny 1915) (Orthoptera: Acrididae).— Ann. Univ. Abidjan, 1968, E 1, N 2, p. 101—112.

Hagvar S. Energy budget and growth during the development of *Melasoma collaris* (Coleoptera).— Oikos, 1975, vol. 26, N 2, p. 140—146.

Haukioja E., Iso-Iivari L. Local and annual variation in secondary production by *Dineura virididorsata* (Hym., Tenthredinidae).— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1976, vol. 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, 1974, N 11, p. 207—211.

Hippa H., Koponen S. On the damage caused by the species of *Galerucella* (Col., Chrysomelidae) on the cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) in Finland and northern Norway.— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1975, № 12, p. 54—59.

Hofsvang T. Life cycle and energy budget of *Tipula excisa.* (Schum) (Diptera, Tipulidae).— Ecol. Stud., 1975, vol. 17, p. 145—150.

Kaczmarek W. Elements of organisation in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes).— Secondary productivity terrestrical ecosystems, 1967, vol. 2, p. 663—678.

Mathavan S., Pandian T. J. Effect of temperature on food utilisation in the monarch butterfly *Danaus chrysippus*.— Oikos, 1975, vol. 26, N 1, p. 60—64.

Muthukrishnan J., Delvi M. R. Bioenergetics of a tropical grasshopper.— Indian J. Exp. Biol., 1973, vol. 11, N 6, p. 541—544.

New T. R. The consumption of *Euphorbia cyparissias* (Euphorbiaceae) by larvae of *Celerio euphorbiae* (Lepidoptera: Sphingidae).— Can. Entomol., 1971, vol. 103, N 1, p. 59—66.

Schroeder L. A. Energy budget of Cecropia moth, *Platysamia cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae), fed lilac leaves.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 2, p. 367—372.

Schroeder L. A. Energy budget of the larvae of the moth *Pathysphinx modesta*.— Oikos, 1973, vol. 24, N 2, p. 278—281.

Schroeder L. A. Energy, matter and nitrogen utilization by the larvae of the monarch butterfly *Danaus plexippus*.— Oikos, 1976, vol. 27, N 2, p. 259—264.

Smith P. H. The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice.— J. Anim. Ecol., 1972, vol. 41, N 3, p. 567—587.

Srihari T. Etude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de *Pieris brassicae* (Lep. Pieridae).— Ann. Soc. entomol. France, 1970, vol. 6, N 4, p. 1003—1014.

Tenow O. Leaf-eating insects on the mountain birch of Abisco (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites. Uppsala, 1963.

Tenow O. The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. and *Operophthera spp.* (Lep., Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and northern Finland 1862—1968.— Zool Bidr. Uppsala, Suppl., 1972, N 2, 1—107.

VanHook R. I., Dodson G. J. Food energy budget for the yellow-poplar weevil, *Odontopus calceatus* (Say).— Ecology, 1974, vol. 55, N 1, p. 205—207.