АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1988

УДК 591.538

Экологическая энергетика животных: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Сборник работ сотрудников лаборатории энергетики биогеоценотических процессов посвящен новому актуальному направлению в экологии — энергетике животных. Сохранение энергетического баланса животными при влиянии факторов среды — основа адаптаций, познать закономерности развития и становления которых можно только изучая их у животных различных систематических групп — от простых к более сложным. Рассматриваются особенности поддержания энергетического баланса животными, приводятся количественные данные, выраженные в общепринятых единицах энергии, которые позволяют оценивать различные проявления жизнедеятельности организмов. Изучается влияние факторов среды на сохранение энергетического баланса у гомойотермных животных, у птиц в условиях Субарктики. Обсуждаются популяционные особенности поддержания энергетического баланса млекопитающими и птицами. Анализируются основные особенности возрастных изменений поддержания энергетического баланса птиц, рептилий, амфибий, рыб и беспозвоночных.

Сборник предназначен для зоологов и экологов, интересующихся энергетической интерпретацией адаптаций животных.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **С. Н. Постников**
Рецензент доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**

Э $\frac{21008-1517-155(86)}{055(02)7}$ 30—1988

© УрО АН СССР, 1988

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ · 1988

И. А. БОГАЧЕВА

ЭКОЛОГИЯ И ЭНЕРГЕТИКА ДВУХ ВИДОВ СЛОНИКОВ И ИХ РОЛЬ В НЕКОТОРЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРА

Редколесье, заросли кустарников по берегам водоемов и кустарниковая тундра — самые северные сообщества с выраженным ярусом древесной растительности; сочетание этих типов растительности характерно для лесотундровой зоны [6]. В этой зоне проходит и северная граница распространения многих групп насекомых [12, 13]. Если невозможность продвижения далее на Север для стрекоз, слепней, мошек, журчалок и других групп насекомых, не связанных напрямую с древесной растительностью, обусловлена, очевидно, абиотическими факторами, то существование в этом районе северной границы распространения насекомых-дендрофагов, на первый взгляд, более естественно объясняется трофическим фактором. К таким группам дендрофагов в низовьях Оби относятся трубковерты, пилильщики-ткачи, цикадки, многие слоники, грызущие чешуекрылые и минеры. Для обсуждения факторов, лимитирующих распространение таких видов в зоне лесотундры и дальнейшее продвижение их к северу, рассмотрим группу слоников, питающихся на стадии имаго листьями березы *Betula tortuosa*.

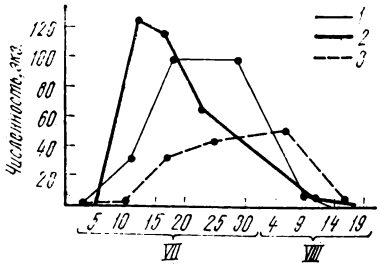
Работа по изучению консорций некоторых видов древесных растений проводилась в лесотундре низовьев Оби и на Полярном Урале с 1977 г. Было обнаружено, что в окрестностях Лабытнанги слоник *Polydrusus ruficornis* Bonsd очень многочислен на березе извилистой *B. tortuosa* и карликовой березке *B. nana*. На березе извилистой местами был обычен и второй вид слоника — *Phyllobius urticae* Deg., а единично встречался и третий — *Otiorrhynchus dubius* Ström., которого находили также на смородине шершавой *Ribes hispidulum*. О последнем виде из-за его малочисленности мы почти не имеем данных, поэтому ограничимся рассмотрением лишь первых двух.

Географическое распространение и биотопическое распределение. Слоники *P. ruficornis* и *Ph. urticae* широко распространены в лесной зоне СССР [10]. Лесотундра — северная граница их распространения; есть сообщения о регистрации этих видов в березовых редколесьях Финляндии и Норвегии [15, 16].

Однако в первые же годы работы было отмечено, что слоники, многочисленные на ближайших к стационару учетных площадках, совершенно отсутствуют на Полярном Урале, в 30 км от Лабытнанги [2]. Заинтересовавшись причиной этого явления, в 1983—1984 гг. мы предприняли широкое обследование окрестностей Лабытнанги. Было установлено, что и там слоники встречаются далеко не везде, несмотря на повсеместное распространение в этих местах их кормовых растений. Они освоили участки территории, занимающие в одних случаях десятки гектаров (на них пришлись обе наши стационарные площадки), в других — всего десятки квадратных метров. Такие участки часто имеют очень четкие границы и отделены друг от друга сотнями метров и даже километрами пространства, где на березах невозможно найти слоников или повреждения, которые они наносят. Территории, заселенные слониками,— это всегда повышенные элементы рельефа (коренные берега рек, моренные гряды, поросшие березой) или склоны южной экспозиции — сухие, прогревающиеся на большую глубину. Таким образом, распределение слоников по территории на северной границе их ареала определяется температурой и влажностью почвы, т. е. условиями их существования на стадии личинки, а не имаго. Так как прогреванию способствует нарушение целостности травяного и особенно мохового покрова, слоники тяготеют к антропогенно нарушенным территориям. Пригодные места заселяются ими достаточно плотно, тогда как участков с хорошими условиями увлажнения или ненарушенным покровом слоники совершенно избегают.

Фенология и сезонная динамика численности. Основным источником данных по фенологии слоников *Ph. urticae* и *P. ruficornis* служили учеты численности насекомых-дендрофагов, проводимые методом энтомологического кошения. На территориях с высокой численностью слоников находились две наши постоянные учетные площадки: одна в черте Лабытнанги, на территории Салехардского стационара Института экологии растений и животных УрО АН СССР (площадка 1), другая — в ближайших окрестностях города (площадка 2). Обе площадки расположены на участках березового редколесья; подробное описание рельефа и растительности площадок приводилось нами ранее [2]. На этих площадках три раза в сезон проводили энтомологическое кошение, а на площадке 2 в 1983—1985 гг. учеты повторяли еженедельно. Суммарный объем проб, взятых единовременно, составлял 100 взмахов сачка.

Имаго слоников *P. ruficornis* обычно появляются на березах в самом начале июля; этот срок заметно различается по годам в зависимости от погодных условий сезона. Наиболее ранний выход слоников (около 25 июня) отмечался в 1977 г.; самый поздний (11—13 июля) в 1979 г. Почти так же поздно появились слоники в 1978 и 1985 гг. Слоников можно было встретить на березах в течение четырех — шести (обычно пяти) недель; они



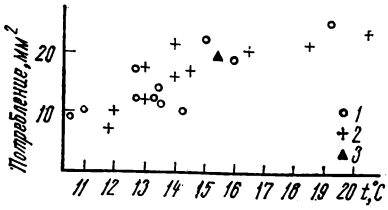


Рис. 1. Сезонная динамика численности слоников *P. ruficornis* на площадке 2 в июле-августе.

1—3 — годы: *1* — 1983, *2* — 1984, *3* — 1985.

Рис. 2. Зависимость суточного потребления корма самками слоника *P. ruficornis* от температуры.

1 — 1984 г., *2* — 1985 г., *3* — данные для копулирующей пары.

окончательно исчезают к 5—20 августа. Слоник *Ph. urticae* обычно появляется на березах на несколько дней раньше, чем *P. ruficornis*, и исчезает с растений на 7—10 дней раньше. У обоих видов почти сразу же после выхода имаго на растения происходит спаривание; яйцекладка начинается примерно через две недели после отрождения имаго и наиболее активно проходит в конце июля.

Не только начальная дата появления слоников на растениях, но и вся сезонная динамика их численности в самой сильной степени определяется конкретными температурными условиями данного сезона. В 1983—1985 гг. время появления слоников *P. ruficornis* на растительности и сроки ухода с нее последних особей различались очень мало, однако максимумы численности приходились на разные сроки (рис. 1). Например, в 1984 г. высокие температуры первой половины июля обусловили быстрое одновременное отрождение имаго из куколок и выход их на растения, после чего наблюдался постепенный спад численности. В 1985 г. весь июль был холодным, что обусловило сильную растянутость отрождения имаго; в результате максимум их численности на растениях был достигнут на 3 недели позднее, чем в 1984 г.

О фенологии преимагинальных стадий у нас имеются лишь отрывочные сведения. Судя по поведению в садках, в природе самки откладывают яйца на поверхность почвы. Зимует личинка; по-видимому, зимовка возможна в нескольких возрастах, так как весной одновременно встречаются личинки разной величины. Стадия куколки проходит в конце июня-июле и длится очень недолго.

Экология. Об экологии преимагинальных стадий в нашем распоряжении также имеется немного данных, так как специально эти стадии не изучались. Сообщается, что на Украине личин-

ки родов *Phyllobius* и *Polydrusus* встречаются в верхних горизонтах почвы, на глубине 5—15 см [7]. На Севере, однако, в горизонте 5—10 см, на глубине которого обычно брали почвенные пробы, встречаются лишь единичные личинки и куколки слоников. Основная масса их, видимо, обитает глубже, и этот факт тем интереснее, что на Севере как раз наблюдается тенденция к редукции ярусности почвенного населения, т. е. основная масса его сосредоточивается в верхних почвенных горизонтах и подстилке. Очевидно, именно значительная глубина обитания личинок слоников делает их такими требовательными к условиям температуры и влажности почвы.

Отрождаясь, имаго сразу же перемещаются на кормовые растения. В качестве последних на Приобском Севере используется исключительно береза. Такое явление, когда в экстремальных условиях (Север, горы) фитофаг переходит на один или немногие наиболее предпочитаемые виды корма, не трогая другие, которыми питается в более благоприятных частях ареала, хорошо известно [5]. В Белоруссии, например, в качестве кормовых для слоника *Ph. urticae* называют *Salix, Sorbus, Rubus, Rosa, Ribes, Alnus* [8]; все эти растения встречаются в низовьях Оби и на Полярном Урале, однако мы ни разу не отмечали питания слоника на этих растениях.

Для питания слоники предпочитают самые нежные, молодые листья березы. Удлиненные побеги берез растут в течение всего июля, и со второй половины месяца на дереве одновременно существует уже огрубевшая листва укороченных побегов и еще совсем молодые листья на верхушках удлиненных побегов. Поэтому начиная с этого времени слоники питаются в основном на дистальных частях удлиненных побегов, в результате чего листья на этих побегах бывают освоены ими более полно, чем на укороченных. Причем на первых более сильно бывают повреждены листья в их средней и верхней частях, чем на основании побега (табл. 1).

Слоники — не только самые многочисленные, но и самые подвижные грызущие филлофаги березы. Они активно передвигаются в кроне, совершая суточные миграции; утром они поднимаются в верхнюю часть кроны, освещенную солнечными лучами, а во второй половине дня опускаются в нижнюю ее часть, в слой теплого, нагретого за день воздуха. Далее, когда речь пойдет об энергетике, мы увидим, что слоники предпочитают для питания температуру 15 °С и выше, и суточные перемещения в кроне дерева как раз объясняются выбором оптимальных температурных условий. В результате наиболее полно используется для питания листва березы на высоте 1—2 м от уровня земли [3].

Энергетика. Энергетические особенности имаго слоников изучали в лабораторных условиях. В 1984 г. садки находились в комнате при температуре 13,5—15,5 °С; в 1985 г. их содержали

Таблица 1

Сезонная динамика освоения листьев березы слониками на площадке 2, % от общего числа

Год	Дата	Укороченные побеги	Удлиненные побеги		
			Основание	Середина	Верхушка
1983	10.VII	5,34	5,59	5,42	0,60
	18.VII	10,82	11,19	25,81	16,78
	24.VII	24,33	45,67	64,92	67,54
	8.VIII	14,72	20,24	37,97	57,59
	14.VIII	14,92	23,86	44,09	62,11
	21.VIII	23,83	42,80	61,11	55,56
1984	5.VII	1,71	5,84	3,90	1,30
	12.VII	3,66	13,39	11,43	8,57
	17.VII	6,52	11,49	23,36	19,63
	23.VII	8,24	34,91	64,95	37,11
	11.VIII	49,27	69,52	86,92	95,33
	18.VIII	42,68	63,39	81,25	85,71

Таблица 2

Энергетические показатели имаго слоников

Вид	Год	$t°$	Пол	n	Масса особи, мг	Число суточных данных	Потребление корма на 1 особь в сутки, мм²	Потребление корма на 1 особь в сутки, мг сырой массы	Потребление корма, мг на 1 мг массы тела
Phyllobius urticae	1984	13,7	♀♀	11	35,2±2,3	95	56,95±3,58	6,95	0,197
Polydrusus ruficornis	1984	14,1	♂♂	10	4,0±0,2	78	7,11±0,51	0,87	0,216
		14,1	♀♀	10	8,3±0,4	75	13,46±1,12	1,64	0,198
		15,4	♂ ♀	26	4,2±0,2 9,1±0,3	47	19,70±1,63	2,40	—
	1985	16,5	♀♀	10	9,3±0,7	50	20,90±1,26	3,01	0,324
		13,1	♀♀	9	8,1±0,2	45	12,31±1,02	1,77	0,219

Таблица 3

Расчет работы, произведенной слониками за сезон 1983 г. на 100 листьях березы

Календарные сроки	Число слоников, экз.		Слонико-дни
	на 100 взмахов сачка	на 100 листьев	
5—12.VII	61	0,85	5,95
13—17.VII	119	1,67	8,35
18—23.VII	90	1,26	7,56
24.VII—11.VIII	38	0,53	10,07
12—17.VIII	3	0,04	0,24

в двух разных помещениях, температура в которых несколько различалась (табл. 2). Слоники имеют хорошо выраженный половой диморфизм, причем самка весит примерно вдвое больше самца; этим вызывалась необходимость в опытах по энергетике учитывать пол экспериментальных животных. Слоников обычно содержали в садках поодиночке, кроме одного варианта, где изучалось питание копулирующей пары слоников. Перед экспериментом слоники, отловленные в природе, в течение одного — двух дней проходили акклиматизацию в лабораторных условиях. Кормом во всех случаях служили листья березы извилистой, взятые с дистальной части удлиненного побега (но не самый последний лист из-за его малых размеров). Методика энергетических экспериментов принципиально не отличалась от методики экспериментов, проводимых ранее на личинках многих видов листогрызущих насекомых [4], но самца и самку копулирующей пары взвешивали только один раз — после опыта. Этот вариант опыта продолжался только один — три дня, до распада посаженной в садок копулирующей пары; длительность всех остальных вариантов была от 5 до 11 дней. Количество особей (или их пар), использованных во всех вариантах экспериментов, а также количество регистраций (суточных данных) указаны в табл. 2.

Основной параметр, определявшийся в этих экспериментах,— потребление корма. Это один из главных показателей, по которому впоследствии рассчитывалось потребление корма за сезон. Прежде всего следует отметить, что интенсивность питания (суточное потребление корма в пересчете на единицу массы тела) у двух видов, заметно различающихся по размерам, практически одинакова, как и у самцов и самок слоника *P. ruficornis*, по массе различающихся вдвое. Другими словами, потребление корма особью возрастает пропорционально возрастанию ее массы.

С другой стороны, в отдельных группах тесная зависимость потребления корма от массы тела наблюдается только у слоника

Ph. urticae ($r=+0{,}85$). Представители второго вида (даже самки) весьма мелкие. В зарегистрированных колебаниях массы тела у них велика доля случайной составляющей — ошибки измерений, что не позволило выявить связи величины потребления корма с массой тела. Зато у этого мелкого вида выявлена связь суточного потребления корма с температурой, при которой проводился эксперимент; коэффициенты корреляции r для самцов и самок равны соответственно +0,70 и +0,84. Для самок эта зависимость продемонстрирована на рис. 2; видно, что потребление корма равномерно и довольно круто нарастает при увеличении температуры до 14—15 °С, после чего нарастание хотя и продолжается, но становится гораздо слабее. Видимо, с этой температуры начинается область температурного оптимума для слоника *P. ruficornis*. У слоника *Ph. urticae* вообще не выявлено тесной корреляции величины потребления с температурой; r равно +0,29. Возможно, что для этого сравнительно крупного вида нижняя граница оптимальных температур находится ниже, чем для *P. ruficornis*, а в пределах оптимальных температур потребление в большей степени зависит от других факторов, в первую очередь от размеров особей.

Было прослежено также питание копулирующей пары слоников *P. ruficornis*; самка питается во время копуляции. Перенеся данные из табл. 2 на рис. 2 (обозначены треугольником), мы видим, что величина потребления соответствует данным, ожидаемым для этой температуры, т. е. интенсивность питания самки во время копуляции не меняется.

Действие еще каких-либо факторов, кроме массы особи и температуры среды, на величину потребляемого корма не выявлено. Таким фактором могло бы быть физиологическое состояние самки. В 1985 г. для экспериментов брали только что копулировавших самок *P. ruficornis*, ни одна из них за время опытов не отложила яиц. В 1984 г. взятые для эксперимента случайные одиночные самки за период опытов сделали по одной-три кладки каждая, следовательно, физиологическое состояние самок в эти годы было различным. Однако видно, что созревание яиц и начало яйцекладки не меняют интенсивности питания самок (см. табл. 2). Более детальный анализ данных 1984 г. показал, что в те дни, когда самка откладывает яйца, потребление ею корма достоверно выше, мм^2/(особь·сут): у *Ph. urticae* 51,4±3,4 и 77,6±9,5; у *P. ruficornis* 10,5±1,0 и 21,7±2,7 без яйцекладки и с яйцекладкой соответственно.

Каков же механизм обнаруженной связи? Активно ли увеличивает самка потребление корма в день откладки яиц или просто откладка их приходится на дни с более высоким потреблением, например, на более теплые? Для *Ph. urticae* кажется более справедливым первое предположение, для *P. ruficornis* — второе. Откладка яиц обнаруживает достаточно высокую связь с температурой у обоих видов ($r=+0{,}62$ и +0,78 соответственно),

а у *P. ruficornis* при повышении температуры повышается и потребление корма.

Данные относительно доли корма, идущей на увеличение массы тела, довольно скудны. В 1985 г. самки *P. ruficornis* израсходовали на увеличение массы тела 14,0—18,8 % съеденного корма (сырая масса), а в 1984 г. 18,3 %. Но если увеличение массы тела, которое регистрировали в экспериментах в 1985 г., составляло всю продукцию, то в 1984 г. в состав продукции, кроме него, входила еще и яйцепродукция (массу отложенных яиц мы не учитывали). У самок *Ph. urticae,* каждая из которых за время опыта отложила по одной-пять крупных кладок, яйцепродукция, видимо, составляла основную долю общей продукции; на увеличение массы тела они израсходовали лишь 5,2 % от массы съеденного корма. В целом следует сказать, что доля корма, которая идет на образование новых тканей у активных, подвижных имаго, вполне сравнима с той, которую используют на прирост личинки многих видов северных насекомых, развивающиеся в это же время [4]. Интенсивность питания у них, однако, в 5—8 раз ниже, чем у личинок листогрызущих насекомых. Это не удивительно, так как едва ли можно вообще сравнивать питание развивающейся стадии насекомого и дополнительное питание имаго. Но интересно, что и для имаго слоников в литературе приводятся гораздо более высокие цифры. Например, долгоносик *Odontopus calceatus* при питании листьями тюльпанного дерева ежедневно потребляет количество корма, равное 0,97 массы тела [17].

Суммарное потребление корма слониками за сезон можно оценивать исходя из их численности, которая регистрируется в природе, и суточного потребления корма, которое определено экспериментально. Второй способ оценки — непосредственное измерение в конце сезона повреждений, оставленных слониками на листьях.

Для использования первого метода прежде всего необходимы данные по численности слоников в их сезонной динамике (см. рис. 1). Они приведены в относительных величинах (количество экземпляров на 100 взмахов сачка) и в таком виде не пригодны для расчетов. Поэтому пришлось перевести эти данные в абсолютные величины — количество слоников на 100 листьев березы; эта величина показалась нам наиболее подходящей среди других абсолютных показателей (число экземпляров насекомых на единицу длины учетной ветки, на единицу площади или масса листьев и т. д.), в которых принято выражать численность насекомых-филлофагов. Для такого перевода данных в 1985 г. мы несколько раз провели параллельные учеты слоников кошением и подсчет их абсолютной численности на листьях. В результате был получен коэффициент пересчета: 100 слоников на 100 взмахов сачка примерно соответствуют 1,4 слоника на 100 листьев березы.

Следующий этап работы — подсчет количества «слоникодней» (т. е. количества дней, которое жуки в течение сезона питались на березе) — по сути дела, представляет собой измерение площади фигуры, ограниченной кривой численности и осью абсцисс (см. рис. 1). Эту фигуру разбивали на ряд более простых, основанием которых служили промежутки между учетами; площадь каждой такой фигуры (количество слонико-дней за данный промежуток времени) вычисляли, принимая численность слоников в течение всего периода средней между начальной и конечной численностью этого периода. Сумма данных по всем периодам дает общее количество слонико-дней за сезон. Процедура расчета для 1983 г. подробно показана в табл. 3.

Исходя из количества слонико-дней, удобно произвести дальнейшие подсчеты. Будем считать, что соотношение полов 1 : 1. Количество корма, потребленное особью за день, определено экспериментально; воспользуемся данными, выраженными в мм^2 площади листа. Температура — единственный фактор, оказывающий значительное влияние на величину потребления, поэтому следовало бы учитывать ее при определении общего количества корма, съеденного слониками за сезон. Можно было бы воспользоваться среднесуточными температурами для разных периодов, однако правильнее будет считать, что слоники в природе активно избирают условия предпочитаемых температур. Поэтому можно считать, что самка *P. ruficornis* потребляет в день 20 мм^2 листа березы, а самец 10 мм^2; это довольно высокие цифры. В таком случае за сезон на каждых 100 листьях березы потребление слониками составит примерно 4,8 см^2.

Теперь для того, чтобы вычислить процент площади листьев, поедаемых слониками за сезон, надо только иметь данные по площади 100 листьев. Ее рассчитали, взвешивая листья березы и высечки из них заранее известной площади. Площадь 100 листьев оказалась равной 608 ± 23 см^2. Таким образом, слоники съедают примерно 0,8 % от общей фотосинтезирующей поверхности. Расчет, проведенный по данным 1984 г., дал практически ту же самую величину.

Потребление слониками листьев березы было измерено также вторым способом — методом балльной оценки повреждений и последующего перевода ее в проценты изъятой площади листьев [1]. Первичная запись была произведена таким образом, что по ней можно не только получить данные по общей поврежденности листьев для всей пробы, но и оценить по отдельности повреждения, нанесенные некоторыми видами филлофагов. К таким филлофагам относятся и слоники, погрызы которых хорошо идентифицируются [11, 3]. Этим методом получены следующие цифры: в 1983 г. слоники изъяли на учетной площадке 2—1,35 % поверхности листьев березы, а в 1984 г.— 1,18 %. Таким образом, данные, полученные по численности слоников и потреблению корма, в 1,5—1,7 раза ниже тех, которые полу-

чаются путем измерения повреждений на листьях. Мы считаем, что цифры, которые дает первый метод, несколько занижены по сравнению с реальной величиной, в основном за счет недоучета численности слоников из-за их миграции в первой половине дня в верхний высотный уровень кроны, где их невозможно достать сачком. Возможно также, что цифры, полученные вторым методом, несколько превышают реальную величину из-за допущений, принятых в самом методе [1].

В 1983 и 1984 гг. на площадке 2 было определено и общее потребление листьев суммарно всеми листогрызущими насекомыми и минерами. Оно было в эти годы практически одинаковым — 3,10 и 3,12 % соответственно. Согласно этим данным и данным, полученным в другие годы и по другим точкам, на слоников при их высокой численности приходится от трети до половины потребленной площади листьев березы. Самое высокое потребление листьев слониками отмечено нами в 1984 г. в окрестностях Салехардского аэропорта — 3,13 % от общей площади листьев (всего было изъято 8,00 %). Таким образом, ни один другой вид березовых филлофагов в изучаемом районе не имеет такого значения, как слоник *Polydrusus ruficornis*, за исключением, может быть, в отдельные годы пяденицы *Oporinia autumnata* Bkh. Если вспомнить, что одним из доминантов консорций карликовой березки в тундровых биогеоценозах низовьев Оби является листоед *Phyllodecta polaris* Schneid., а в консорциях ив — также листоед, *Phytodecta pallidus* L., то можно сделать вывод, что роль жесткокрылых как зеленоядов в лесотундровой зоне еще весьма велика. При продвижении дальше к северу эта группа теряет свое значение (так же, как и чешуекрылые), и основными потребителями листовой массы древесных растений остаются пилильщики [9, 14].

Выводы

В лесотундре низовьев Оби слоники *Phyllobius urticae* и *Polydrusus ruficornis* дополнительно питаются почти исключительно на листьях березы, не употребляя многие растения, которые в других частях ареала известны как кормовые для этих видов.

Распределение слоников по территории на северной границе их ареала определяется температурой и влажностью почвы, т. е. условиями существования личинки; слоники заселяют высокие сухие участки, где почва прогревается на большую глубину.

Температурными условиями конкретного сезона определяется время отрождения имаго и кривая сезонной динамики их численности на растениях. Яйца слоники откладывают преимущественно в более теплые дни.

Обнаружена тесная зависимость интенсивности питания слоника *P. ruficornus* от температуры; коэффициенты корреляции для самцов и самок r равны $\pm 0{,}70$ и $\pm 0{,}84$ соответственно.

Нижняя граница температурного оптимума для питания этого вида 14—15 °С. Наблюдается зависимость суточного потребления корма *Ph. urticae* от размеров тела, $r = \pm 0{,}85$.

Интенсивность питания имаго слоников в 5—8 раз ниже, чем у личинок грызущих филлофагов. Однако доля съеденного корма, идущая на образование новых тканей тела, у тех и других примерно одинакова.

В некоторых биогеоценозах низовьев Оби — антропогенных березовых редколесьях — слоники являются доминантами в консорциях березы извилистой и карликовой березки; на их долю приходится от трети до половины от изъятой фотосинтезирующей поверхности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Богачева И. А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми.— В кн.: Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979, с. 110—116.

2. Богачева И. А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия.— В кн.: Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980, с. 45—68.

3. Богачева И. А. Распределение насекомых-филлофагов в кроне березы извилистой у северной границы древесной растительности.— Экология, 1984, № 3, с. 60—66.

4. Богачева И. А. Сезонные различия роста и энергетики питания личинок северных видов листогрызущих насекомых.— В кн.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 99—108.

5. 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.

6. Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара «Харп».— В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974, с. 49—60.

7. Загайкевич И. К., Тильман Л. И. К изучению экологии и распространения долгоносиков родов *Phyllobius* Germ. и *Polydrosus* Germ. *(Coleoptera, Curculionidae)* и их роль в почвенных биоценозах.— В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Киев, 1981, с. 76—77.

8. Иоаннисиани Т. Г. Жуки-долгоносики *(Coleoptera, Curculionidae)* Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 352 с.

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

10. Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л.: Наука, 1965. 668 с.

11. Римский-Корсаков М. Н. Определитель повреждений деревьев и кустарников. М.; Л.: Учпедгиз, 1931. 132 с.

12. Чернов Ю. И. Особенности ландшафтного распределения насекомых в тундрах Вайгача и Югорского полуострова.— Тез. докл. IV съезда ВЭО, 1959, т. 1, с. 188—190.

13. Чернов Ю. И. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР.— В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М., 1966, с. 87—98.

14. Чернов Ю. И. Принципы и методы биогеоценологического изучения беспозвоночных тундровой зоны.— В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., 1972, с. 96—113.

15. Koponen S. Insects herbivores on birch foliage in the Quebec—Labrador peninsula, Southern Greenland and Fennoscandia.— Mc.— Gill Sub-Arct. Res. Rep., 1980, vol. 30, p. 40—46.

16. Koponen S., Ojala H. On the mesofauna of the field layer of three subarctic habitats.— Rep. Keve Subarctic Res. Stat., 1974, vol. 11, p. 65—71.

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