

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ
РОЛЬ ЖИВОТНЫХ
В ЛЕСОТУНДРЕ
ЯМАЛА

УДК 577.486+591.555

Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Сб. статей. Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

В сборнике обобщены результаты пятилетних исследований лаборатории энергетики биогеоценологических процессов по изучению роли животных в лесотундре. Даны материалы по продуктивности, пространственному распределению и сезонной динамике численности и биомассы, экологическим особенностям и биоценотическим связям беспозвоночных и позвоночных животных. Выявлена видовая структура и количественное соотношение видов и групп насекомых и птиц. Приведены количественные данные о воздействии разных групп животных на нижестоящие трофические уровни, о роли разных животных в вещественно-энергетическом обмене, оценена взаимосвязь наземных и водных экосистем. Сборник предназначен для зоологов и экологов, интересующихся проблемами биогеоценологии, для преподавателей и студентов биологических факультетов университетов и педагогических институтов.

Ответственный редактор Н. Н. Д а н и л о в.

© УНЦ АН СССР, 1977 Б $\frac{21008-755}{055(02)7}$ 16—1977

И. А. БОГАЧЕВА

ПИЛИЛЬЩИКИ *HYMENOPTERA*, *TENTHREDINOIDEA* И ИХ РОЛЬ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ ПРИБОДСКОГО СЕВЕРА

В составе насекомых биогеоценозов тундры основную роль играют сапрофаги (Кузнецов, 1938; Панфилов, 1966; Медведев, Чернов, 1969; Downes, 1962, 1964, 1965). Насекомых, питающихся вегетирующей растительностью, там мало. Упрощение фауны Арктики идет в первую очередь за счет фитофагов, а затем зоофагов (Downes, 1964). Это не означает, что в тундре нет сложных группировок растительноядных насекомых. Наоборот, многие ученые отмечают сложные консорции, связанные с самыми распространенными в тундре растениями — мытником, дриадой, голубикой, ивой (Фридолин, 1936; Медведев, Чернов, 1969; Oliver и др., 1964). Видное место в этих консорциях занимают пилильщики. Пилильщики как важный элемент тундровой фауны постоянно упоминаются и в работах, посвященных фаунистическому обзору отдельных регионов. Среди зеленоядов Арктики это наиболее заметная группа.

Рассматривая роль растительноядных насекомых в тундровых биогеоценозах, мы обратили внимание на то, что из числа растений, распространенных на территории стационара, ива — самое повреждаемое, а ивовые консорции — наиболее сложные. Поэтому мы выбрали ивовую консорцию. Наряду с листоедом *Phytodecta pallidus* L. главные потребители листовой массы ивы — пилильщики. Нами изучалась фенология и биология развития наиболее массовых видов ивовых пилильщиков, динамика их численности и биомассы и энергетика. Кроме того, сделан общий обзор фауны пилильщиков. На основании собранных данных оценивается роль изучаемой группы в биогеоценозах тундры.

Основные материалы собраны в 1970—1973 гг. на стационаре «Харп» Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, дополнительные материалы — на стационаре «Хадыта» — на Южном Ямале (основной материал был собран в 1974 г.; небольшие сборы проводились также в 1970—1971 гг.).

В 1970—1974 гг. было сделано несколько выездов на Полярный Урал, в долину р. Сось, где был собран небольшой мате-

риал по фауне пилильщиков. Сборы пилильщиков производились на Полярном Урале, в основном на пойменной растительности — на разнотравье и кустарниках. Нами найдено более 50 видов пилильщиков (большая часть была определена А. Н. Желоховцевым).

Ниже приводится список найденных видов пилильщиков с указанием места отлова имаго и кормового растения личинок.

СЕМЕЙСТВО CIMBICIDAE

Trichosima jakovleffi Кпв. «Харп», 5♂5♀, «Хадыта», 2♂2♀, Красный Камень, 2♀; ива и карликовая березка *Butula nana*
Trichosoma opacum Кпв. «Харп», 2♂.
Zaraea fasciata L. «Хадыта», 1♂1♀.

СЕМЕЙСТВО PAMPHILIIDAE

Pamphilius hortorum Kl. «Хадыта», 1♂.

СЕМЕЙСТВО TENTHREDINIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВО TENTHREDININAE

ТРИБА DOLERINI

Dolerus gessneri labiosus Кпв. «Харп», 1♀.
Dolerus haematodes Schr. «Харп», 1♀.
Dolerus harwoodi Ben. «Харп», 2♀.
Dolerus yukonensis Nort. «Харп», 1♂5♀; «Хадыта», 8♂6♀.
Dolerus eversmanni Кбу. «Харп», 1♀.

ТРИБА TENTHREDININI

Tenthredo olivacea Kl. «Харп», 1♂3♀; «Хадыта», 2♂5♀; Красный камень, 1♀.
Tenthredo velox F. «Харп», 1♂2♀; «Хадыта», 8♂8♀; Красный камень, 1♂1♀.
Tenthredo devia Кпв. «Харп», 2♀.
Tenthredo schaefferi f. perkinsi Morice. «Харп», 1♀; Красный Камень, 2♀.

ПОДСЕМЕЙСТВО NEMATINAE

ТРИБА CLADIINI

Cladius pallipes Lep. «Харп», 3♂5♀.
Messa sp. «Харп», 1♀.
Empria fletcheri Cam. «Харп», 1♂.
Eniscia arctica Thoms. «Харп», 2 экз.

ТРИБА NEMATINI

Nematus (Pteronidea) oligospilus Först. «Харп», 5♀; «Хадыта», 2♀.
Pteronidea fuscomaculatus Först. «Харп», 1♀.
Pteronidea lientericus Holm. «Харп», 7♀; «Хадыта», 2♀.
Pteronidea polaris Holm. «Харп», 1♂. Выведен из личинок, собранных на иве филиколистной в конце июля. Общий фон тела личинки синеваато-зеленый.

на спине в первой трети тела двойной ряд мелких черных крапин, вдоль боков по два ряда более крупных черных пятен, между которыми расположены еще более крупные, желтые, округлой формы пятна. Голова темная, почти черная. На конце тела два «рожка» с темными концами. Личинки плетут кокон в середине августа в подстилке между листьями. Веретеновидный, черный, очень плотный кокон лежит в более редкой темно-коричневой колыбельке, также удлиненной, но обычно неправильной формы. На «Хадыте» в 1974 г. мы находили таких же личинок на иве *Salix dasyclados*.

Euura venustus Zodd. «Харп», 1♀.

Euura micronatus Htg. «Харп», 3♀; «Хадыта», 1♀.

Euura lanatae Mol. «Харп», 1♂.

Phylocolpa n.sp. «Харп», 1♀.

Pontania glabrifrons Ben. «Харп», 2♀.

Pontoprastia brevilabris Mol. «Харп», 1♀,

Pontoprastia latiserra Mol. «Харп», 2♀.

Lygeotus trochantericus Lqv. «Харп», 1♀.

Lygeotus coactulus Ruthe. «Харп», 4♂5♀.

Lygeotus boreus Knw. «Харп», 4♂1♀.

Lygeotus lativentris Th. «Харп», 2♂5♀.

Lygeotus carinatus Htg. «Харп», 1♀.

Pristiphora cinctus Newm. «Харп», 3♀.

Pristiphora coniceps Lqv. «Харп», 1♂.

Pristiphora amaura Lqv. «Харп», 2♂; «Хадыта», 1♀.

Lygeophora reuteri Lqv. «Харп», 1♂.

Lygeonematus laricicola Ver. «Харп», 1♀.

Lygeonematus laricis Htg. «Харп», 1♀.

Pachynematus kirbyi Dahlb. «Харп», 3♂.

Amauronematus dalearcticus Mol. «Харп», 2♀. Взрослое насекомое выведено из светло-зеленой личинки, взятой в конце июля на иве.

Amauronematus longicauda Häll. «Харп», 2♀.

Amauronematus fallax Lep. «Харп», 1♀; «Хадыта», 4♀.

Amauronematus reticulatus Holm. «Харп», 5♀; «Хадыта», 1♀; Лабитнан-ги, 1♀.

Amauronematus pallidior Häll. «Харп», 1♀; «Хадыта», 1♀.

Amauronematus sagmarius Knw. «Харп», 1♀.

Amauronematus alpicola Knw. «Харп», 1♀,

Amauronematus longiserra Thoms. «Харп», 1♀. Выведен из личинок, собранных на иве 7—8 августа 1971 г. Верх тела личинки темно-зеленый, низ — светло-зеленый, голова коричневая. На середине спины по темному фону более светлая полоса. Во второй половине августа личинки плетут плотный, овальный, коричневый кокон в подстилке.

Amauronematus sempersolis Kiaer. «Харп», 1♂. Выведены из личинок, собранных на иве филиколистной 29 июля 1971 г. Личинки розовато-коричневые, без полос, голова такая же. В начале августа личинки сплели колыбельки из редких шелковых нитей на поверхности положенной в садок подстилки.

Amauronematus neglectus Kirby. «Харп», 1♀. Выведены из личинок, собранных на иве филиколистной 25 июля 1971 г. Тело личинки коричневаторозовое, голова светлее. 15 августа личинка ушла в подстилку, где сплела кокон песочного цвета.

Amauronematus harpicola sp.n. «Харп», 3♂7♀. В условиях стационара — массовый вид. Выведен нами из личинок, собранных на ивах. После второй линьки личинка приобретает типичную окраску: светло-зеленый общий фон тела со светлой полосой на спине и вдоль тела по бокам. Примерно в 50 раз реже основного (у 11 экз. из 530) встречается второй вариант окраски — розовый, с сохранением тех же светлых полос. Личинки предпочитают иву *S. lanata*, реже — *S. pulchra* и *S. glauca* и совсем редко — *S. phylicifolia*. Вид назван А. Н. Желоховцевым в честь стационара.

Amauronematus compactus sp.n. «Харп», 4♀. В 1971 г. выведен из личинки, собранных на ивах в конце июля; в 1972 г. несколько экземпляров отловлено в первых числах июля. Общий фон тела личинки светло-зеленый.

На спине и вдоль каждого бока проходит светлая полоса. Голова орехового цвета со светлой полосой в виде буквы Y. В последнем возрасте голова и тело становятся однотонными, грязновато-зелеными. В первой половине августа личинки плетут плотные бурые коконы в подстилке между листьями.

Конечно, на стационаре есть и другие виды рода *Pontania*, кроме *P. glabrifrons* (найлены галлы явно нескольких видов *Pontania*). Хотя цвет, форма, опушение, размеры галла зависят от вида растения-хозяина, числа галлов на лист или ветку, возраста растительной ткани и других факторов (Benes, 1968), обнаруженные нами галлы явно принадлежат к разным группам по положению на листе и общей форме (Benson, 1954). Мы считаем, что на стационаре обитает не менее четырех различных видов рода *Pontania*. В частности, удлиненные галлы, лежащие по обе стороны от главной жилки листа, могут принадлежать только *P. dolichurus*. Мы не поместили этот вид в общий список из-за отсутствия имаго.

Несколько видов личинок пилильщиков были взяты с ольхи; по описанию один из видов был отнесен А. Н. Желоховцевым к роду *Nematinus*, представители которого также не отловлены. В 1974 г. на Красном Камне и на территории пос. Лабитнанги мы нашли на березе извилистой большое количество грязно-зеленых личинок с черными пятнами, принадлежащих, вероятно, роду *Croesus*. Имаго *Croesus* не были найдены. Поэтому мы полагаем, что в дальнейшем наш список пилильщиков будет значительно пополнен. Однако уже сейчас можно сделать определенные выводы.

Пилильщики составляют значительную часть общей фауны насекомых стационара, насчитывающей более 600 видов (Ольшванг, 1974). Почти все пилильщики относятся к семейству Tenthredinidae.

Абсолютное большинство их (39 видов из 52) принадлежит к подсемейству Nematinae, которое населяет северную полосу Америки и Евразии, не заходя далеко на юг, в высоких широтах северного полушария составляет основной контингент фауны пилильщиков (Кузнецов-Угамский, 1926, 1927; Benson, 1958). Nematinae богато видами: 35 из 39 относятся к трибе *Nematini*. Триба содержит около 700 ясных видов (Benson, 1974). Наиболее богат видами род *Amauronematus* (около 130 видов). В наших сборах это также самый представительный род — 12 видов.

Ивовые — одно из важнейших кормовых растений пилильщиков в северном полушарии: из 44 видов, кормовые растения которых известны, 28 связано с ивами. По литературным данным, из общего числа отловленных видов несколько связано с розоцветными (*Empria fletcheri*, *Cladius pallipes*, *Pamphilius hortorum*), злаками и осоками (виды рода *Dolerus*, *Pachynematus kirbyi*), лиственницей (*Lygeonematus laricicola* и *L. laricis*), березой (*Trichiosoma jakovleffi*, *Tenthredo olivacea*, *T. vetox*,

Pristiphora cinctus), голубикой (*Lygeotus coactulus*, *L. carinatus*, *Pristiphora cinctus*, *Amauronematus reticulatus*) — с растениями, распространенными на территории стационара. Многие виды пилильщиков встречаются в исследуемом районе не на тех кормовых растениях, которые указаны в литературе, так как в тундре этих растений (клевер, осина, тополь) нет.

Нельзя не отметить, что большинство пилильщиков, найденных нами (34 вида из 46, распространение которых известно), относятся к широко распространенным в тундровой и лесной зоне (Кузнецов, 1938; Штакельберг, 1944; Чернов, 1963; Мунгое, 1956; и др.). Эти виды заходят в тундру, оставаясь и там в пределах привычных для них местообитаний, так как прирусловые заросли кустарников в тундре экологически сходны с приречными ивовыми зарослями средней полосы. Только несколько видов пилильщиков найдено нами на настоящих тундровых участках, где тот же видовой состав ив, но резко другие экологические условия.

В процессе работы с ивовыми консорциями нам удалось найти (по присутствию личинок или характерных для них повреждений) 18 видов пилильщиков, являющихся членами этих консорций. Из них к группе листогрызущих относятся 11 видов: *Trishiosoma jakovleffi*, *Pteronidea polaris*, *Amauronematus dalecarlicus*, *A. longiserra*, *A. sempersolis*, *A. neglectus*, *A. harpicola*, *A. compactus* и еще три вида рода *Amauronematus*, имаго которых не были выведены. Четыре вида рода *Pontania* образуют галлы на листьях, *Euura* повреждает почки, *Messa* минирует листья и *Pontoprístia* обитает в сережках ивы. Наибольшее значение, несомненно, имеют листогрызущие пилильщики, а из них всего один вид — *Amauronematus harpicola*. Он доминировал среди пилильщиков на стационаре во все годы работы. Так, в 1971 г. во время сбора массовых материалов по личинкам пилильщиков 86% (530 экз. из 620) относились к этому виду; 10% (61 экз.) — к *Pteronidea polaris* и 3% (20 экз.) — к *Amauronematus compactus*. Другие виды листогрызущих пилильщиков встречались единично. В 1972 г. произошла смена субдоминантов. *Pteronidea polaris* стал редким, так что за весь сезон мы не смогли найти ни одного экземпляра, зато *Amauronematus compactus* встречался чаще.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Биологические особенности изучались в лабораторных садках, куда поодиночке помещались собранные личинки. Каждый день менялся корм, смачивалась подстилка и регистрировались все изменения. Садки содержались вне помещения. Наблюдения за личинками в садках дополняли природными наблюдениями.

Наиболее подробно была изучена биология массового вида пилильщиков *Amauronematus harpicola*. Имаго *A. harpicola* от-

рождаются в конце июня. Яйцевые трубочки самок, вскрытых сразу по отрождению, содержали зрелые яйца. В 1971 г. средняя плодовитость (вскрыто 15 экз.) была $31,0 \pm 2,7$ яйца (с колебаниями от 20 до 40), в 1972 г. (24 экз.) — несколько выше, $42,0 \pm 4,5$ яйца (с колебаниями от 14 до 56). Поскольку пилильщики отрождаются со зрелыми яйцами, они не нуждаются в дополнительном питании и сразу по вылете могут приступить к яйцекладке. В яичниках были и незрелые яйца, которые дозревают, видимо, при дополнительном питании. В это время находили пилильщиков на срезках ивы, где они и питались, и находили защиту от ветра и низких температур. В начале июля, в период яйцекладки, пилильщики также интенсивно питались на листьях ивы сладкими выделениями личинок медяниц.

Самки откладывают яйца в срединную жилку с нижней стороны молодых, не совсем распутившихся листьев ивы. Яйцо развивается в тканях листа около недели, что установлено при ежедневном осмотре яиц, найденных в момент откладки их в лист. Местонахождение яйца легко обнаруживалось на листе по побуревшему серповидному разрезу, сделанному яйцекладом самки. Чуть желтоватое яйцо, находимое в таком разрезе, имело длину $\sim 2,2$ и ширину $\sim 0,5$ мм. Отродившаяся личинка весила менее 0,1 мг и развивалась почти три недели (вторая половина июля — начало августа), достигая веса 20—25 мг (самец) или 35—40 мг (самка). За это время личинка проходит шесть возрастов. Во время первых двух бледно-желтая личинка живет между концевыми, еще не распутившимися листьями ивы. Три следующих возраста она проводит открыто. После пятой линьки личинка перестает питаться и уходит в подстилку, где плетет редкую колыбельку из рыжеватых грубых шелковых нитей. Для окукливания необходимо промораживание, поэтому стадию куколки пилильщик проходит весной. Она длится в среднем неделю, после чего отрождается имаго. Часть эонимф, не превращаясь в куколку, остается зимовать второй и третий раз.

В 1971 г. на отдельно стоящих кустах ивы высотой 50—150 см были проведены два суточных наблюдения за активностью личинок. Перед наблюдением отыскивали личинок (в первом наблюдении участвовало 30 личинок пилильщика, во втором — 25). Каждая личинка получала индивидуальный номер путем нанесения на тело в определенном порядке нескольких капель красителя двух цветов: красный — яркий густотертый лак для ногтей, и синий — бесцветный лак с добавлением метиленового синего красителя. Метка очень быстро высыхала и не влияла видимым образом на поведение личинки. К листу ивы с личинкой прикреплялась легкая этикетка с номером, соответствующим номеру личинки. В дальнейшем регистрация местонахождения личинки проводилась каждый час. Если во время очередной регистрации обнаруживалось, что личинка перебра-

лась в другое место, туда переносили и этикетку, измеряя при этом пройденный личинкой путь и отмечая его направление (вниз или вверх по побегу, на соседний лист, на другой побег и т. д.).

Как показали наблюдения, личинки пилильщика малоподвижны. Личинка третьего возраста все дни проводит на листе, которым питается. Даже прикасаясь к самой личинке, ее не всегда удается заставить покинуть ветку или хотя бы произвести защитные движения. Личинки четвертого и пятого возрастов более подвижны: около половины через сутки вообще исчезли с побега (либо уползли за его пределы, либо упали на землю), около трети личинок ушли с листа, где находились в начале наблюдения, но остались в пределах того же побега, пройдя за сутки путь в 5—30 см. И только около четверти личинок после суток наблюдения находились на том же листе, где были первоначально зарегистрированы.

В то время, когда личинки находятся на ветках ивы, их единственные враги — птицы и наездники. Покровительственная окраска, дополняемая малой подвижностью, — хорошая защита от птиц. Применяют они и отпугивающие движения: личинка резко закидывает заднюю часть тела над головой, принимая S-образную форму, и повторяет такие движения несколько раз подряд. Особенно активными такие отпугивающие движения должны быть у групповых видов — *Pteronidea polaris* и *Croesus*. Для того, чтобы вызвать их, часто достаточно прикоснуться даже к ветке, на которой личинка сидит. При сильном сотрясении ветки личинка падает на землю.

На небольшой дождь личинки не реагируют: не меняют своего положения и не прекращают питания. В сильный дождь ищут укрытия: обычно они перемещаются на нижнюю сторону или ребро того же листа, на котором питались, и сидят неподвижно. При почти постоянных в Приобской лесотундре ветрах крепко держатся на ветке и меньше реагируют на всякие ее сотрясения. Сильный ветер и дождь сбрасывают часть личинок на землю.

Биологические особенности других видов пилильщиков не удалось изучить так же детально, как *A. harpicola*. Можно указать лишь на самые общие их особенности и некоторые детали.

Имаго пилильщиков появляются на стационаре в конце июня. В это время на сережках ивы встречаются сразу пилильщики нескольких видов, а в первой декаде июля число их увеличивается до 10—15. Ни на одном цветущем растении стационара «Хартп», кроме ивы, пилильщики не бывают так обильны. На Полярном Урале и «Хадые» они многочисленны на смородине и валериане *Valeriana capitata*. Несколько видов, особенно *Tenthredo velox* и *T. olivacea*, постоянно встречаются в конце июля на цветущем дягиле. Эти виды летают до 10—15 августа.

Сроки лета пилильщиков в Приобской лесотундре

Вид	Июнь	Июль			Август		
	20—30	1—10	11—20	21—31	1—10	11—20	21—31
<i>Trichiosoma jakovleffi</i> Knw.		████████████████████					
<i>Dolerus yukonensis</i> Nort.			████████████████████				
<i>Tenthredo olivacea</i> Kl.				████████████████████	████████████████████		
<i>Tenthredo velox</i> F.						████████████████████	
<i>Cladius pallipes</i> Lep.			████████████████████				
<i>Pteronidea oligospilus</i> Först.			████████████████████				
<i>Pteronidea lientericus</i> Holm.	████████████████████	████████████████████					
<i>Euura mucronatus</i> Htg.		████████████████████	████████████████████				
<i>Lygeotus coactulus</i> Ruthe.		████████████████████	████████████████████				
<i>Lygeotus boreus</i> Knv.	████████████████████	████████████████████					
<i>Pachynematus kirkyi</i> Dahlb.		████████████████████					
<i>Amauronematus reticulatus</i> Holm.	████████████████████	████████████████████					

Фенология лёта некоторых наиболее распространенных видов пилильщиков приведена в табл. 1.

Для пилильщиков обычен партеногенез. В более суровых условиях он встречается чаще, что сказывается в преобладании там самок (Вержущий, 1966). Однако у некоторых весьма распространенных видов — *Tenthredo velox*, *Dolerus yukonensis*, *Trichiosoma jakovleffi* — соотношение самцов и самок равно или близко 1 : 1. Отловлены самцы большинства других видов либо собрано так мало экземпляров, что невозможно судить о преобладании одного из полов в природе. Отсутствие в наших сборах самцов видов *Pteronidea lientericus* и *Amauronematus reticulatus* не случайно. Видимо, самцы этих видов в природе редки или отсутствуют, и самки частично или полностью размножаются партеногенетически.

Общая особенность пилильщиков изучаемого района — их низкая плодовитость. У вскрытых в 1971 и 1972 гг. самок *Pontania* sp., *Pontopristia* sp. и *Pteronidea oligospilus* не обнаруживали больше 25 яиц. У пилильщика *Amauronematus compactus* (вскрыто 2 экз.) обнаружено 38 и 41 яйцо. На малую плодовитость пилильщиков северных районов указывают многие авторы (Вержущий, 1966; Kontuniemi, 1951; Neilson, 1958, и др.). В средней полосе у близких видов плодовитость почти вдвое выше.

Несмотря на меньшую продолжительность вегетационного сезона и более низкие среднесуточные температуры, личинки большинства пилильщиков, с которыми мы работали, заканчивают развитие за один вегетационный сезон. Только *Trichiosoma jakovleffi* имеет двухгодичную генерацию. Место зимовки (и окукливания) личинки — обычно моховая дернина и подстилка.

Заканчивая питание, личинка покидает кормовое растение и выбирает места с плотным моховым покровом, не заливаемые весенней водой. Нескольким раз мы видели, как личинки из трибы *Nematini* плетут коконы на листьях ивы; после листопада они оказываются в подстилке. И лишь *Trichiosoma jakovleffi* плетет коконы на нижних ветках кустарников (ивы и карликовой березки), зимой оказываясь в толще снегового покрова. В июне-июле после прохождения кратковременной стадии куколки отрождается имаго. Часть особей зимует до окукливания два раза и более; это способствует сохранению популяции, если условия в течение следующего лета окажутся неблагоприятными для вида. Эта неопределенная продолжительность стадии зонимфы совместно с изменяющимся год от года погодными условиями создают в различные годы различные картины населения пилильщиков, так что весьма многочисленный вид на два-три года становится неуловимым для наблюдателя.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ПИЛИЛЬЩИКОВ И ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ СМЕРТНОСТИ

Определение численности личинок пилильщиков проводили в течение четырех сезонов на четырех стационарных площадках, две из которых были выбраны в тундровых и две — в кустарниковых сообществах. Раз в 4—5 дней с каждой площадки брали 10 проб, срезая все облиственные побеги ивы на квадратах размером 1×1 м на тундровых участках и $1/2 \times 1/2$ м — на кустарниковых. Срезанные побеги помещали в полиэтиленовые пакеты; в лаборатории разбирали пробы и на торсионных весах взвешивали обнаруженных насекомых. За 1970—1972 гг. было взято 938 проб растительности.

Весной (в конце июня) и осенью (в конце августа) брали пробы моховой дернины и подстилки для определения численности личинок пилильщиков, ушедших на зимовку. С каждой площадки при этом брали 10 или 16 проб биоценометром со стороны квадрата 25 см. Всего за три года взято 298 проб.

Поскольку все известные нам методы учета численности имаго пилильщиков в той или иной мере относительные, мы определяли ее по числу куколок в коконах весной, до начала вылета имаго.

При всех этих исследованиях пилильщики брались целиком как группа (без дифференциации на виды), а известно, что основу группы составлял один вид.

Взрослые особи пилильщиков появляются на побегах ивы еще до полного распускания ее листьев, а единичные личинки — одновременно с полным распусканием первых листьев. Уже через 7—10 дней их численность достигает максимума. В тундре наивысшая численность зарегистрирована в 1971 г. (до 6,7 осо-

би на 1 м², в кустарнике — до 33 особей). Пик биомассы совпадает или почти совпадает с пиком численности. Биомасса пилильщиков доходила до 27 мг/м², в кустарнике — до 320 мг/м². Следующие две недели численность и биомасса личинок пилильщиков на кустах уменьшается и к августу падает до незначительного уровня, на котором и держится весь месяц. Спад объясняется как гибелью личинок, так и уходом взрослых личинок в подстилку на зимовку. До ухода в подстилку гибнет 65% от численности молодых личинок на растениях.

Остальные 35% личинок спускаются в подстилку и в стадии эонимфы проводят в коконе осень и зиму. За это время 80% их гибнет от разных причин, так что только 20% (или 7% от первоначального количества молодых личинок на растениях) превращаются в имаго.

В 1971 г. на одной из кустарниковых площадок мы зарегистрировали наивысшую численность личинок (бывших тогда в большинстве в первом — втором возрастах), 20 экз. на 1 м². 13 из них погибло на растениях, семь спустилось в подстилку, где к весне погибло еще 5,5 экз. на 1 м². Оставшиеся 1,5 экз. превратились в имаго; при соотношении полов 2:1 весной 1972 г. осталась примерно 1 самка на 1 м². При средней плодовитости 40 яиц на самку можно было зарегистрировать численность молодых личинок около 40 особей на 1 м². На самом деле наблюдалась более низкая плотность (почти вдвое). Это свидетельствует о том, что часть яиц гибнет, также как и часть самок, не реализовав средней плодовитости.

Общий ход изменения численности и биомассы личинок пилильщиков был сходным во все годы изучения. Однако в 1971 г. личинки появились по календарным срокам на 4—5 дней раньше, а в 1972 г. — на 11—12 дней раньше, чем в 1970 г., что связано с более ранним наступлением устойчивой теплой погоды и распусканием листьев ивы. Численность личинок значительно колебалась по годам:

	1970 г.	1971 г.	1972 г.
Биомасса, мг/м ²	196	142	24
Численность, экз. на 1 м ² .	32	22	11

В 1972 г. личинки в относительно большом количестве погибли при более низком среднем весе, чем в 1970 и 1971 гг.

Нам удалось проследить за действием различных факторов смертности на имаго, личинок, эонимф и куколок пилильщиков. Роль некоторых была оценена количественно.

Важнейшие враги имаго пилильщиков — пауки, хищные мухи *Rhagio* и птицы. Мы не раз встречали пилильщиков в сетях крестовиков. Очевидно, некоторую роль в гибели имаго играют и бродячие пауки семейства *Lycosidae*. Часто встречаются пи-

лильщики и в корме птиц (Рыжановский, Ольшванг, 1974). На личинок при их жизни на растениях могут губительно действовать следующие факторы: неподходящие кормовые и температурные условия, сильные ливни, хищники (птицы, хищные насекомые и пауки), паразиты и болезни.

Основная причина гибели личинок в первом — втором возрастах — неподходящие кормовые условия. Личинкам пилильщиков в первых возрастах требуется корм вполне определенного химического состава, богатый водой и белками. При питании зрелым листом их смертность высока (Кожанчиков, 1947, 1949; Кононова, 1964; Рафес, 1968; Mansingh, 1972), тогда как личинки старших возрастов питаются зрелым листом вполне нормально. Можно косвенно судить об изменении химического состава листьев по изменению их влажности, которая в начале сезона 1972 г. была такой же, как в конце 1971 г. К тому же, в 1972 г. больше сказались отставание фенологии личинок от фенологии их кормового растения. Все это привело к большому несоответствию между требованиями личинок к составу корма и его качествами и к гибели молодых личинок в большом количестве.

В 1970 г. наблюдалась большая гибель личинок пилильщиков от ливневого дождя с градом. В 1972 г. была определена численность личинок до и после сильного дождя, продолжавшегося два дня (24 и 25 июля), которая тогда уже была невысокой.

В средних широтах пилильщики не являются излюбленным кормом воробьиных птиц (Королькова, 1963; Prop, 1960). Однако они могут оказаться основным кормом для птенцов, так как в этом случае важна массовость данного вида корма (Иноземцев, 1961; Королькова, 1963). В условиях стационара «Харп» мы установили, что птицы добывают 44% личинок в тундровых сообществах и 28% — в кустарнике. Поскольку численность личинок в тундре ниже, чем в кустарнике, там биомасса в три (и больше) раза меньше, хотя относительная нагрузка в кустарнике меньше, чем в тундре.

Среди паразитов пилильщиков в литературе называют перепончатокрылых и двукрылых. В 1971 г. для определения зараженности мы собрали 200 личинок с кустов ивы (она составила 14%). Отродились только паразиты — ихневмониды подсемейства Scolobatinae.

Когда личинки спускаются в подстилку, главную роль в их гибели, согласно литературным данным, начинают играть другие факторы: повышенная сухость и температура подстилки, затопление коконов при весеннем половодье, хищники (насекомоядные и мелкие грызуны, насекомые), паразиты и болезни.

Воздействие повышенной сухости и температуры подстилки на эонимф и куколок пилильщиков в коконах мы не изучали. Известно, что эонимфы в большом числе гибнут при затоплении

коконов в подстилке (Drooz, 1956; Graham, Satterlung, 1959). При уходе на зимовку личинки избегают понижений микро-рельефа, концентрируясь в моховой подстилке на возвышенных участках, не затопляемых при весеннем половодье. Однако несколько садков, оставленных нами в тундре, были заполнены талой водой. Она не могла вытечь из садков, так что зонимфы находились под водой по крайней мере в течение двух недель. Из 60 личинок в садке вывелось 12 взрослых пилильщиков, т. е. 20%, а другие погибли не от затопления непосредственно, а от грибкового заболевания.

Из хищных насекомых в изучаемом районе врагами пилильщико-в в подстилке могли бы быть личинки мягкотелок, жуже-лицы и муравьи; последние, однако, малочисленны. Неодно-кратно приходилось наблюдать, как крупные и средние особи жужелиц и личинки мягкотелок *Podabrus lapponicus* питаются зонимфами пилильщиков в колыбельках.

В садках была зарегистрирована большая гибель зонимф от грибкового заболевания. Однако в природе она не была бы, вероятно, такой высокой, так как там не создавалось скучности личинок. Определить процент заражения личинок в при-роде мы не могли, так как основной вид *A. harpicola* не делает настоящего кокона, а лишь плетет редкую колыбельку, найти в подстилке остатки погибшей от грибкового заболевания ли-чинки невозможно. Две личинки из 200, собранных нами для определения зараженности, погибли, по-видимому, от вирус-ного заболевания.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ ПИЛИЛЬЩИКОВ

Энергетические потребности личинок массового вида *A. har- picola* изучали в лабораторных садках. Ежедневно определяли количество съеденной пищи (измеряли выеденное отверстие с помощью миллиметровки и затем площадь переводили в весо-вые единицы). Ежедневно взвешивали личинку и выделенные ею экскременты. Таким образом, имели данные по суточному потреблению корма личинкой (в 1971 г. получено 43, в 1972 г.— 92 данных). В 1971 г. ставили также полевые опыты по изуче-нию энергетике личинок, когда они содержались в садках из мельничного газа прямо на кустах ивы в природе. В этих опы-тах трудно собирать экскременты, поэтому нельзя вычислить весь энергетический баланс; однако этот метод вполне приго-ден для определения важнейшего показателя — потребления пи-щи на единицу прироста. Опыт длился два-три дня, после чего побег срезали и определяли прирост личинки и количество съеденного ею корма так же, как и в лабораторных условиях.

Для работ по энергетике было найдено содержание сухого вещества в теле личинок и их корме — листьях ивы мохнатой. Содержание воды в теле личинок пятого возраста оказалось

Потребление пищи личинками и изменение их веса по возрастам

Возраст	Сырой вес, мг		Потребление пищи			
	в начале возраста	в конце возраста	сырой вес, мг	сухой вес, мг	кал	% от общего потребления
I	0,1	0,8	2,84	1,00	4,64	2,5
II	0,8	2,4	4,83	1,70	7,91	4,2
III	2,4	5,0	7,77	2,74	12,73	6,8
IV	5,0	12,5	23,25	8,19	38,08	20,5
V	12,5	25,0	75,03	26,42	122,85	66,0
VI						
Всего . .	0,1	25,0	113,72	40,05	186,21	100,0

равным 75%, в листьях ивы оно уменьшается к концу сезона (от 65 до 61,3%). Определялась калорийность тела взрослых личинок, их экскрементов и листьев ивы. Эти величины соответственно равны 5,53; 4,50; 4,64 ккал на 1 г абсолютно сухого вещества. Используя эти цифры, мы выразили в единицах калорийности все результаты опытов, полученные первоначально в сыром весе.

Прежде всего, нами были определены данные по потреблению корма личинками за каждый возраст и весь период развития (табл. 2).

Кроме общего потребления корма и по возрастам, были получены данные по потреблению корма за сутки. В среднем личинка за сутки в четвертом — пятом возрастах съедает количество пищи, по весу равное $87 \pm 7,5\%$ собственного веса тела. Эти данные близки к данным Качмарек (Kaszmarek, 1967), который принимает, что вес корма, поглощенного в день активными листогрызущими насекомыми, составляет примерно 0,75 веса их тела. По сравнению с предпоследним, в последнем возрасте потребление уменьшается (табл. 3). Различия достоверны, критерий $t=3,14$. Это подтверждает общее правило: более крупные животные расходуют меньше энергии на единицу веса тела, чем более мелкие.

В 1971 г. у личинок был определен полный энергетический баланс. В уравнении $C=P+R+F$, где C — количество съеденного корма, P — продукция, R — затраты на метаболизм и F — экскременты, были экспериментально определены все величины, кроме R . Ее находили по уравнению. Личинки потребили в среднем 15,60 кал в сутки, причем на прирост пошло 3,32 кал (21,3%) и выведено с экскрементами 7,70 кал (49,3%). Таким образом, на метаболизм было израсходовано 4,58 кал (29,4% от энергии корма).

Сравнительное потребление корма личинками в разных возрастах

№ личинки	Потребление корма			
	% к весу тела за сутки		г на 1 г прироста (сырой вес)	
	IV возраст	V возраст	IV возраст	V возраст
1	118	75	3,00	8,16
2	100	50	4,21	6,43
3	127	97	2,05	5,72
4	110	68	2,85	3,57
5	82	48	3,52	6,21
6	129	97	3,02	6,02
Среднее . .	111±8,7	72±8,9	3,11±0,29	6,02±0,60

Коэффициент усвоения пищи, или коэффициент ассимиляции $(P+R)/C$, составляет у личинок практически 50%. У пилильщика *Dineura virididorsata* на березе извилистой он достигает лишь 23,5% (Наукюя, 1973), у красноголового пилильщика-ткача на сосне — 33% (Ляшенко, 1971). Лишь у отдельных насекомых он приближается к уровню, найденному нами; например, у колорадского жука 45% (Chlodny и др., 1967).

Второй очень важный показатель — коэффициент использования усвоенной пищи на рост $P/(P+R)$ — составляет около 43%. Качмарек (Kaszmarek, 1967) считал, что у грызущих фитофагов он равен в среднем 33%, однако другие исследователи находят его более высоким. Из обзора литературы видно, что он колеблется от 45 (Schroder, 1972) до 78% (Радкевич, 1967). Так что данные, полученные нами, невысокие.

Третий показатель — коэффициент использования съеденной пищи на рост P/C — равен 21%. Он находится в пределах средних литературных данных, которые колеблются от 11% у непарного шелкопряда на дубе (Ильинский, 1959) до 28% — у колорадского жука (Chlodny и др., 1967).

Последний показатель часто выражают в другой форме, C/P , т. е. в количестве пищи, истраченном для получения единицы прироста. Этот показатель удобней для расчетов потребления корма в сообществе. При многократном определении этого показателя в лабораторных и полевых условиях мы получили следующие результаты: личинки пилильщика старших возрастов потребляют от 3,30 до 4,60 г листьев ивы на 1 г прироста (сырой вес), от 5,00 до 7,00 г на 1 г (сухой вес), или от 4,50 до 5,86 ккал на 1 ккал. Карн (Carne, 1962) для *Perga affinis* на эвкалипте указывал потребление 4,6 г листьев на 1 г прироста, Сарингер (Saringer, 1961) для *Athalia glabrifrons* на гор-

чице — 6,1 г листьев на 1 г прироста, для *Dineura viridodorsata* на березе извилистой — 8,3 г на 1 г прироста (в сухом весе; Naukioja, 1973). Найденный нами показатель можно считать низким. При этом (см. табл. 3) в последнем возрасте он выше, чем в предпоследнем, так что более крупные личинки используют корм менее экономно.

Особенно интересно сравнить наш вид *A. harpicola* с другим северным видом пилильщика, *Dineura virididorsata* (Naukioja, 1973) из северной Финляндии. Личинки этого вида так же, как *A. harpicola*, вырастают с 0,1 до 25,0 мг. Общее количество потребленного корма в сухом весе 50 и 40 мг. Но при этом личинка *D. virididorsata* питается в среднем 70 дней, тогда как *A. harpicola* 20. Взрослая личинка *A. harpicola* потребляет в день около 5,5 мг корма (сухой вес), а такая же личинка *D. virididorsata* — всего лишь 1,7 мг. Малая интенсивность обменных процессов и низкий коэффициент усвоения (около 23,5 вместо 50%) приводят к тому, что личинка *D. virididorsata* увеличивается (при допущении равномерного увеличения) каждый день в 1,08 раза, тогда как личинка *A. harpicola* — в 1,32 раза. Несомненно, этот вид более приспособлен к условиям севера, так как краткий вегетационный сезон и еще более краткий период наиболее благоприятных температур требуют быстрого развития личинки.

РОЛЬ ПИЛИЛЬЩИКОВ В ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Для того чтобы оценить роль какой-то группы животных-фитофагов в биогеоценозе, определяющуюся прежде всего ее влиянием на растения, необходимо знать пищевые потребности этой группы. Их можно рассчитать, зная численность животных (или создаваемую ими продукцию) и энергетические потребности отдельной особи. Мы вычисляли фитомассу, изъятую личинками с единицы площади, используя данные по продукции, которую они создают на этой площади, и по количеству корма, которое требуется им для создания единицы продукции.

Данные по энергетике мы получали непосредственно из опытов, а продукцию рассчитывали по данным численности и биомассы. Она определялась как сумма биомасс, создаваемых за сезон выжившими и погибшими особями популяции. При этом допускалась равномерная гибель особей в промежутках между взятиями проб и равномерное возрастание среднего веса особи. Биомассу листьев ивы, съеденную пилильщиками, подсчитывали, перемножая их продукцию на количество корма, которое идет на создание единицы продукции (табл. 4).

Чтобы оценить влияние пилильщиков на растительность, были измерены запасы их корма — листьев ивы. Определение биомассы листьев проводилось в конце сезона, перед их опадением. В разные годы и на разных тундровых участках она колебалась

Продукция пилльщиков и потреблённая ими биомасса листьев ивы на учетных площадках

Продукция	Тучдра				Кустарник							
	Площадка 1		Площадка 2		Площадка 3		Площадка 4					
	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1970 г.	1971 г.	1972 г.			
Продукция пилльщиков												
Сырой вес, г/м ²	0,06	0,05	0,06	0,06	0,06	0,07	—	0,52	0,44	0,09	0,90	0,46
Сухой вес, г/м ²	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02	—	0,13	0,11	0,02	0,22	0,11
Калорийность, ккал/м ²	0,08	0,06	0,08	0,09	0,10	—	—	0,72	0,61	0,12	1,25	0,64
Отношение к общей биомассе листьев ивы, %	0,32	0,22	0,21	0,20	0,20	—	—	0,46	0,27	0,04	0,22	0,11
Среднее, %	0,25		0,20		0,20		0,28		0,17			
Биомасса												
Сырой вес, г/м ²	0,24	0,20	0,24	0,24	0,28	—	—	2,05	1,74	0,35	3,55	1,81
Сухой вес, г/м ²	0,06	0,04	0,06	0,06	0,07	—	—	0,68	0,58	0,12	1,18	0,60
Калорийность, ккал/м ²	0,28	0,19	0,28	0,28	0,33	—	—	3,16	2,70	0,56	5,47	2,80
Отношение к общей биомассе, %	1,2	0,6	0,7	0,7	0,7	—	—	2,0	1,2	0,1	1,0	0,3
Среднее, %	0,8		0,5		1,1		0,7		0,7			

от 12,7 до 28,6 г/м² сырого вещества, а на кустарниковых — от 83,5 до 308,5 г/м². Значит, личинки пилильщика потребляют в среднем от 0,5 до 1,1% биомассы листьев. Эти цифры сопоставимы со многими данными по потреблению листьев отдельными обычными видами фитофагов в лесных экосистемах (Funke, 1971; Smith, 1972; Haukioja, 1973; Lohm, 1974). При этом 0,17—0,28% первичной продукции листьев идет на создание личинками пилильщиков их собственной продукции. Пилильщики создают примерно одинаковую продукцию (и соответственно потребляют одинаковый процент листовой массы) на тундровых и кустарниковых площадках. В то же время суммарное потребление листовой массы в кустарнике в 3—4 раза больше, чем в тундре, главным образом за счет личинок листоеда *Phytodecta pallidus*.

При небольшом среднем уровне потребления листовой массы ивы личинками пилильщиков оно значительно различалось как по годам, так и в разных частях территории стационара. В 1971 г. на стационаре «Харп» приходилось наблюдать отдельные кусты ивы, на которых листовая масса была объедена почти целиком. Иногда с кустов площадью кроны всего 1/4 м² и высотой 0,7 м снимали по 40—50 личинок пилильщика *A. harpicola*. Создается впечатление, что в тундре пилильщики функционально занимают место, принадлежащее в лесах средней полосы чешуекрылым, которые очень немногочисленны на ивах в тундре и лишь местами встречаются в количестве до одного экземпляра на 1 м² (некоторые листовёртки). Поэтому они практически не имеют значения в качестве потребителей зеленой массы растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Вержудский Б. Н. Пилильщики Прибайкалья. М., «Наука», 1966.
- Ильинский А. И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним. М., Гослесбумиздат, 1959.
- Иноземцев А. А. Питание насекомоядных птиц в лесу и их воздействие на насекомых. Автореф. канд. дисс. М., 1961.
- Кожанчиков И. В. Значение возрастных изменений листьев дуба в питании гусениц *Antheraea pernyi* (Insecta, Attacidae).— Докл. АН СССР, 1947, т. 57, № 1.
- Кожанчиков И. В. Значение сезонных изменений листьев кормовых растений в развитии непарного шелкопряда.— Там же, 1949, т. 66, № 6.
- Конова Н. Э. Выживаемость листогрызущих вредителей в зависимости от состояния растений.— Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 1.
- Королькова Г. Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1938, т. 5, вып. 1.
- Кузнецов-Угамский Н. Н. Этюды по зоогеографии Tenthredinoidea. Бюлл. Среднеазиат. ун-та, 1926, № 13, 14; 1927, № 15.
- Ляшенко Н. И. Биология красноголового ткача в условиях лесостепной зоны.— Труды Моск. лесотехн. ин-та, 1971, вып. 38.

- Медведев Л. Н., Чернов Ю. И. Новый вид листоеда рода *Chrysomela* (Coleoptera, Chrysomelidae) — важный компонент биоценозов Таймыра.— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 4.
- Ольшванг В. Н. Итоги количественного изучения мезофауны членистоногих на стационаре «Харп».— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 41. Свердловск. 1974.
- Панфилов Д. В. Географическое распространение функционально-биоценологических групп насекомых на территории СССР.— Зональные особенности населения наземных животных. М., «Наука», 1966.
- Радкевич В. А. Связь насекомых-фитофагов с кормовыми растениями как форма межвидовых отношений.— Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 7.
- Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М., «Наука», 1968.
- Рыжановский В. Н., Ольшванг В. Н. Питание птенцов лугового и краснозобого коньков в условиях Субарктики.— Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1974, т. 88.
- Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин.— Труды Кольской базы им. С. М. Кирова АН СССР, 1936, вып. 3.
- Чернов Ю. И. Материалы по фауне сирфид (*Diptera*, Syrphidae) тундровой зоны.— Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, Зоология, 1963, т. 126, вып. 6.
- Штакельберг А. А. Фауна двукрылых восточного сектора арктической Сибири и ее происхождение.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1944, № 5.
- Beneš K. Galls and larvae of the European species of genera *Phyllocolpa* and *Pontania* (Hymenoptera, Tenthredinidae). Acta entomol. bohemoslovaca, 1968, t. 65, N 2.
- Benson R. V. British sawfly galls of the genus *Nematus* (*Pontania*) on *Salix* (Hymenoptera, Tenthredinidae).— I. Soc. Brit. Entomol., 1954, vol. 4, N 9.
- Benson R. V. Handbook for the identification of British insects. Hymenoptera. Part. 2(b), (c). *Symphyla* — Tenthredinidae, 1958, vol. 6.
- Benson R. V. Hostplant relationship as a taxonomic character in sawflies (Hymenoptera, *Symphyla*) — Proc. 13 — nth Congr. Entomol., London, 1974.
- Carne P. V. The characteristics and behavior of the sawfly *Perga affinis*. Aust. J. Zool., 10, 1962.
- Chlodny J., Gromadzka J., Trojan P. Energetic budget of development of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Col., Chrysomelidae).— Bull. L'Academie Polonaise Sciences, Ser. Sci. Biol., 1967, vol. 15, N 12.
- Drooz A. T. The larch sawfly. Forest Pest Leaflet. U. S. Dep. Agric., 1956, vol. 8.
- Downes J. A. What is an Arctic Insect?— Canad. Entomol., 1962, vol. 94, 2.
- Downes J. A. Arctic insects and their environment.— Там же, 1964, vol. 96, 2.
- Downes J. A. Adaptation of insects in the arctic.— Ann. Rev. Entomol., 1965, vol. 10.
- Funke W. Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production.— Ecol. Stud., 1971, vol. 2.
- Graham S. A., Satterlung D. R. Weather, water levels and larch sawfly cocoons.— Forest Sci., 1959, vol. 5, N 1.
- Haukioja E. Weight development, consumption and egestion of *Dineura virididorsata* (Hym., Tenthredinidae) larvae.— Turun yliopiston julk., Ser. A II, 1973, vol. 53.
- Kaszmarek W. Elements of organisation in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes).— Secondary productivity terrestrial ecosystems, 1967, vol. II.
- Kontuniemi F. Zur Kenntnis des Lebenszyklus der Sägewespen (Hym., *Symphyla*) in Finnlands.— Acta Entomol. Fennica, 1951, vol. 106.

- Lohm U. Available food and energy flow through a larval population of *Phytodecta pallidus* L. — Fil. kand., Univ. Uppsala, 1974.
- Mansingh A. Developmental response of *Antheraea pernyi* to seasonal changes in oak leaves from two localities. — J. Insect. Physiol., 1972, vol. 18, N 7.
- Munroe E. Canada as an environment for insect life. — Canad. Entomol., 1956, vol. 88, N 3.
- Neilson W. F. Notes on life-histories of sawflies (*Hymenoptera*, Tenthredinidae), common in low-blueberry fields in New Brunswick. Canad. Entomol., 1958, vol. 90, N 4.
- Oliver D. R., Corbet P. S., Downes J. A. Studies on Arctic insects: the Lake Hazen Project. — Там же, 1964, vol. 96, N 1—2.
- Prop N. Protection against birds and parasites in some species of tenthredinid larvae. — Arch. Neerl. Zool., 1960, vol. 13, N 3.
- Saringer G. Beiträge zur Kenntnis des Nahrungsverbrauches der Larven von *Athalia glabricolles* Thoms. Névenydelti Kitato Jutézet Evkönyve. — Jb. ungarischen Forschungsinstitutes Pflanzenschutz, 1961, vol. 111.
- Schroeder L. Energy budget of cecropia moth, *Platysamia cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae), fed lilac leaves. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 2.
- Smith P. H. The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice. — J. Animal. Ecol., 1972, vol. 41, N 3.