Том 77, Номер 6 Июнь 1998

ISSN 0044-5134

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Главный редактор
Ю.И. Чернов

МАИК "НАУКА" "НАУКА"

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 1998, том 77, № 6, с. 662–668

УДК 597.7:591.531.1:574.4(211.7)

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ЗАВИСИМОСТИ СКОРОСТИ РАЗВИТИЯ У ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ ЮЖНОЙ СУБАРКТИКИ

© 1998 г. И. А. Богачева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620219

Поступила в редакцию 29.04.97г.

У трех групп открытоживущих филлофагов южной Субарктики изучена температурная зависимость скорости развития личинок. Пилильщики Tenthredinidae могут благополучно существовать при низких температурах, делающих невозможными питание и рост личинок листоедов и чешуекрылых, но скорость их роста относительно медленно увеличивается при повышении температуры, в отличие от филлофагов двух других групп. Развитие при высоких температурах является поэтому необходимостью для личинок листоедов и чешуекрылых; в связи с этим у них, в отличие от пилильщиков, выражено поведение обогрева. Пороговые температуры линьки сравнительно мало различаются у представителей трех групп филлофагов, но пилильщики и листоеды Chrysomelinae имеют короткие линьки, дающие им преимущества при развитии в Субарктике. Поскольку пороговая температура линьки обычно выше пороговой температуры периодов роста, именно невозможность нормально перелинять может быть препятствием при продвижении на север чешуекрылых и листоедов Galerucinae.

Рассматривая скорость развития некоторых широко распространенных филлофагов, проникающих в южную Субарктику, мы (Богачева, 1995) показали, что высокая скорость роста многих видов обусловлена их питанием на травянистых растениях и на растущей листве древесных растений. Эти виды корма позволяют филлофагам быть в южной Субарктике обычными, а в ряде случаев достигать высокой численности. Было показано также, что обитание на Севере осуществляется у представителей разных систематических групп за счет разных конкретных адаптаций и при использовании разных сезонных стратегий.

Рассмотрение данного вопроса, однако, не внесло ясности в отношении пилильщиков. Эта группа, в лесотундре по своей роли в качестве потребителей зеленой массы растений не превосходящая листоедов и чешуекрылых, доминирует среди филлофагов в типичных и особенно арктических тундрах (Медведев, Чернов, 1969; Чернов, 1980). При этом, заходя далеко на Север, пилильщики не меняют своей сезонной стратегии, проходя личиночное развитие в течение одного вегетационного сезона и зимуя в стадии эонимфы (предкуколки). Пытаясь найти решение этой проблемы в таксономических различиях энергетического баланса личинок филлофагов (Богачева, Кулакова, 1985; Богачева, 1995), мы, однако, не нашли тогда у пилильщиков каких-либо преимуществ в эффективности питания или скорости роста; напротив, было показано, что и листоеды, и чешуекрылые могут иметь гораздо более высокие скорости роста. Это (по крайней мере, отчасти) определенно объясняется качеством корма: пилильщики в силу особенностей своей сезонной стратегии приспособлены к питанию зрелым листом, что снижает скорость их роста (Haukioja et al., 1978; Fowler, Lawton, 1984; Богачева, 1995); понимание этого, однако, ничуть не приближает нас к решению вопроса о преимуществах пилильщиков при их продвижении на Север. Таковые могут быть найдены за пределами энергетики особи: в исключительно коротких линьках, свойственных, вероятно, всей группе Tenthredinoidea (Bogacheva, 1993; Богачева, 1995); в способности к многолетней диапаузе (Чернов, 1974, 1978), тоже свойственной, по-видимому, всей группе; в небольших размерах особи у многих видов. В то же время нельзя не видеть, что все эти особенности характерны не только для пилильщиков, но и для части видов других систематических групп (Богачева, 1995).

Рассмотрение материалов по температурной зависимости скорости развития филлофагов Субарктики вернуло нас к энергетике особи, позволив найти новое решение вопроса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые исследования проведены в лесотундре низовьев Оби (окрестности г. Лабытнанги, Полярный Урал) в 1991–1996 гг. Виды, достаточно обильные в местах работы, собирали в природе обычно на стадии личинки предпоследнего возраста, так как нашей целью было получить в экспериментах данные по последней линьке и по скорости роста в последнем возрасте. В некоторых случаях использовали более молодых особей и

даже собранные в природе кладки, доращивая потом личинок до нужного возраста. В опытах личинок содержали на том кормовом растении, на котором они были собраны в природе.

Собственные данные по листоедам получены для 7 видов: (1) *Chrysomela collaris* L. и (2) *Gonioctena pallida* L. на иве мохнатой *Salix lanata*; (3) *Gonioctena linnaeanus bergrothi* Jacobs; на иве шерстистопобегой *S. dasyclados*; (4) *Plagiodera versicolora* Laich; на иве филиколистной *S. phylicifolia*; (5) *Gastrophysa viridula* Deg; на конском щавеле *Rumex confertus*; (6) *Cercyonops caraganae* Gebl; на мышином горошке *Vicia cracca*; (7) *Galerucella tenella* L.; на сабельнике болотном *Comarum palustre*. Данные еще по одному северному виду – (8) *Galerucella sagittariae* L. – взяты из литературного источника (Ayres, MacLean, 1987).

Данные по чешуекрылым получены нами для 6 видов: (9) брюквенница *Pieris napi* L. (Pieridae) на гесперисе *Hesperis matronalis*; (10) крапивница *Aglais urticae* L. (Nymphalidae) на крапиве *Urtica dioica*; (11) подмаренниковый бражник *Celerio galii* Rott. (Sphingidae) на иван-чае *Chamaenerium angustifolium*; (12) серпокрылка сухолистная *Drepana lacertinaria* L. (Drepanidae) на березе извилистой *Betula tortuosa*; (13) гарпия большая *Dicranura vinula* (Notodontidae) на иве корзиночной *Salix viminalis*; (14) пяденица ночная смородинная *Eulithis prunata* L. на смородине щетинистой *Ribes hispidulum*. Кроме того, в статье использованы литературные данные (15) по пяденице *Epirrita autumnata* Bkh. на березе извилистой (Ayres, MacLean, 1987).

Мы получили также данные по 7 видам пилильщиков: (16) *Trichiosoma jakovleffi* Knw. (Cimbicidae) на иве корзиночной; (17) *Croesus septentrionalis* L. (Tenthredinidae) на березе извилистой; (18) *Amauronematus harpicola* Zhel.; (19) *Amauronematus* sp. и (20) *Pteronidea polaris* Holm. на иве шерстистопобегой *Salix dasyclados*; (21) *Nematus ribesicola* Lqv. на черной смородине *Ribes nigrum*; (22) *Loderus eversmanni* Kby. на хвоще полевом Equisetum arvense. В статье использованы также литературные данные по (23) *Nematus calais* Kby. на иве *Salix lasiandra* (Matsuki et al., 1994).

В экспериментах использовали стандартную методику, применявшуюся и ранее (Богачева, 1995). Личинок содержали поодиночке в чашках Петри, выстланных влажной фильтровальной бумагой. Ежедневно в одно и то же время личинок взвешивали на торсионных весах с точностью до 1 мг. Корм личинкам предлагали в избытке и меняли ежедневно, собирая для этого листья со многих растений. Фиксировали все изменения в состоянии и поведении личинок. Удельную скорость роста определяли по формуле: $RGR = (\ln P_T - \ln P_0)/T$, где P_0 и P_T – начальный и конечный вес личинки за время T в днях (Ayres, MacLean, 1987); ее вычисляли для последнего личиночного возраста, с его начала до достижения личинкой максимального веса. Продолжительность линьки принимали как период, в течение которого личинка не питалась; для ее оценки садки просматривали каждые 4 ч, фиксируя наличие погрызов на листьях. Подробнее методика определения времени линьки описана ранее (Bogacheva, 1993).

Эксперименты проводили при температурах, меняющихся как в течение суток, так и по дням. Чтобы создать контрастные температурные условия, садки держали в лаборатории и вне помещения, притеняя во избежание обогрева на солнце; запись температуры вели круглосуточно с помощью термографа. Все данные о температуре, упоминаемые в статье, представляют собой среднюю температуру за период (линьки или роста).

Уравнения регрессии для каждого вида рассчитывали по экспериментальным данным в программе "Statgraphics", исходя из представлений, что удельная скорость роста в диапазоне предпочитаемых температур связана с температурой линейной зависимостью, а продолжительность линьки – обратно-пропорциональной. Точки для построения соответствующих графиков (рис. 1 и 2) вычисляли по уравнениям регрессии, как и пороговые температуры. Литературные данные по трем видам включены в подсчеты средних скоростей роста и продолжительности линьки, но не пороговых температур.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Удельная скорость роста северных видов филлофагов весьма высока (рис. 1); при 20°C для перечисленных выше 23 видов она составляет в среднем 0.348 г на 1 г веса тела в сутки. Это показатель, вдвое превышающий средний уровень в 0.17 г $г^{-1}$ $сут^{-1}$, указанный для грызущих чешуекрылых (Slansky, Scriber, 1982). Причины этого обсуждались ранее (Богачева, 1995) и не будут подробно излагаться в настоящей работе; скажем лишь, что половину нашего списка составляют гербофаги и весенние виды дендрофагов – группы, обладающие высокой скоростью роста благодаря высоким кормовым качествам своего пищевого ресурса.

Разница в скорости роста у видов с разной фенологией питания может быть прослежена внутри каждой систематической группы (рис. 1): у листоедов она снижается в ряду весенний дендрофаг *Gonioctena linnaeanus* (№ 3) – выкармливавшаяся в середине августа *Galerucella tenella* (№ 7); у чешуекрылых в ряду весенние пяденицы (№№ 14 и 15) – серпокрылка, еще встречающаяся на березах при почти полном пожелтении листьев в конце августа (№ 12); у пилильщиков в ряду раннелетние ивовые виды (№№19, 20 и 23) – позднелетние *Croesus* и *Loderus* (№№ 17 и 22). Показать

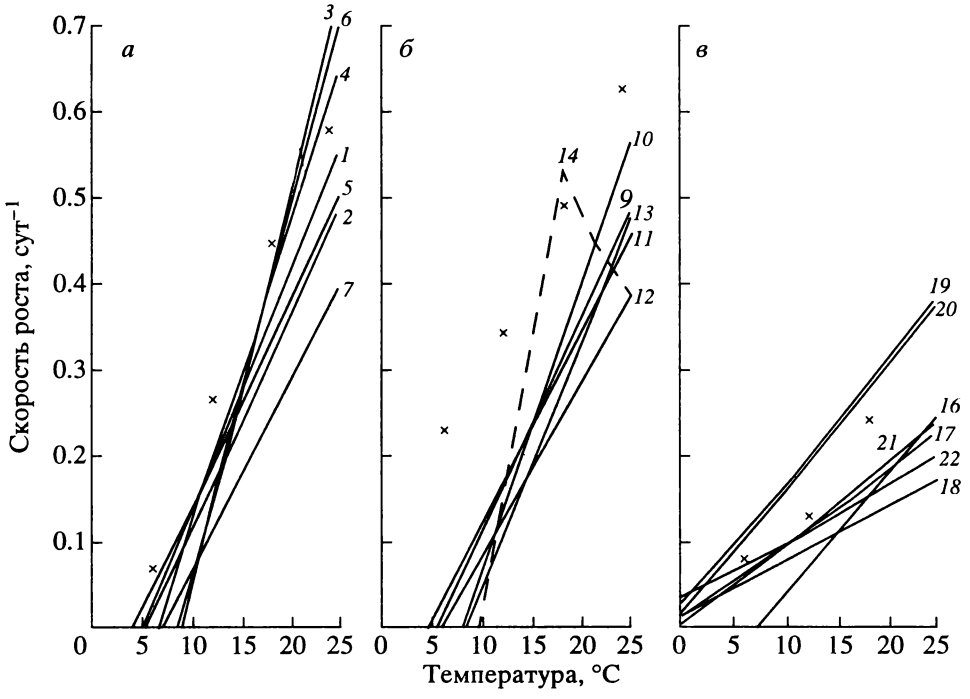

Рис. 1. Зависимость скорости роста листоедов (*а*), чешуекрылых (*б*) и пилильщиков (*в*) от температуры. Номера видов на рисунках те же, что и в разделе "Материал и методика". Литературные данные для видов 8, 15 и 23 обозначены на рисунке крестиками.

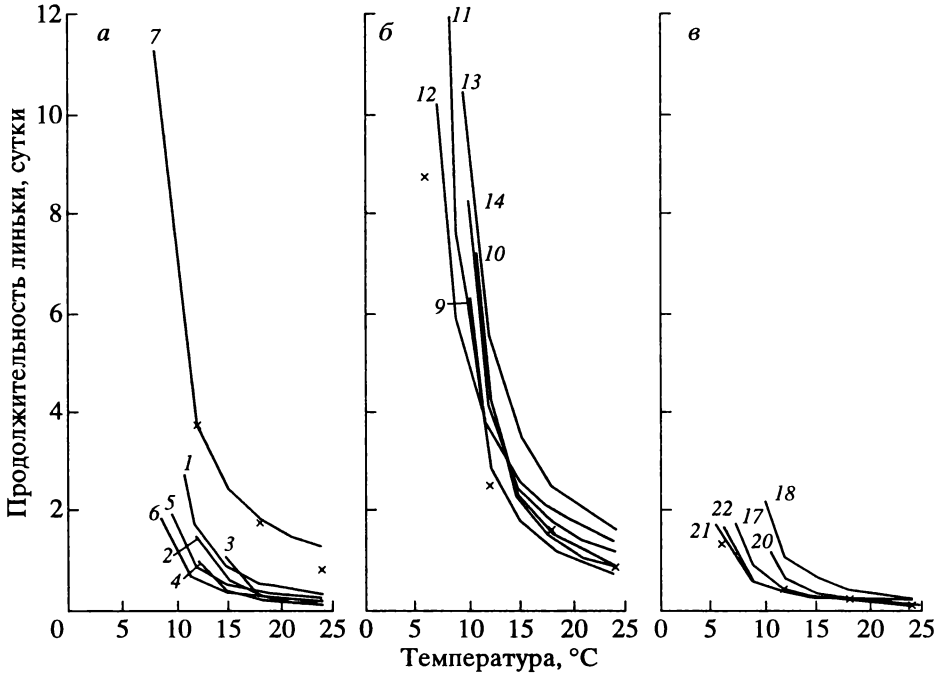

Рис. 2. Зависимость продолжительности линьки листоедов (*а*), чешуекрылых (*б*) и пилильщиков (*в*) от температуры. Условные обозначения те же.

здесь прямые корреляции со временем проведения экспериментов, однако, не удастся, так как существуют еще по крайней мере три группы факторов, увеличивающих разброс данных: вес тела, экология питания (грызущие и скелетирующие виды) и химизм кормового растения. А необычная кривая скорости роста у *Eulithis prunata* (№ 14) с максимальным значением скорости рос-

та при 18°С и последующим понижением объясняется редким для Субарктики ночным питанием гусениц этого вида. Если же удавалось подобрать группу видов с близким весом и сходной экологией питания на одном растении, то обнаруживалась достаточно высокая корреляция скорости роста со временем питания личинок (Hanhimäki, 1989).

Удельная скорость роста филлофагов разных таксономических групп различна (рис. 1, таблица): при 20°С она почти вдвое ниже у пилильщиков, чем у листоедов и чешуекрылых. Качество корма – одна из причин этих различий: среди пилильщиков, с которыми мы работали, нет ни ранневесенних дендрофагов, ни видов, питающихся листьями двудольных травянистых растений. Однако если эта причина и основная, то не единственная: из рис. 1 видно, что некоторые (летние: *P. polaris, Amauronematus* sp., *Nematus calais*) виды пилильщиков могут развиваться так же быстро, как отдельные (осенние) виды листоедов и чешуекрылых. Если же сравнивать виды одной фенологической группы, то оказывается, что пилильщики намного уступают и листоедам, и чешуекрылым. Так, пилильщик *Croesus septentrionalis* на березе (в начале августа) развивается значительно медленнее, чем вполне сравнимая с ним по всему серпокрылка, тоже питающаяся березой (в конце августа). Похоже, при высоких температурах и чешуекрылые, и листоеды растут заметно быстрее, чем пилильщики, и не только за счет использования в пищу кормов высокого качества.

Зато при низких температурах чешуекрылые и листоеды теряют свое преимущество в скорости роста. Уже при 10°С скорость роста пилильщиков не отличается от двух других групп (таблица): при снижении температуры на 10°С уменьшается лишь вдвое, тогда как у чешуекрылых – второе, а у листоедов – даже в 3.5 раза. И в то время как пилильщики нормально растут и при еще более низких среднесуточных температурах, представители двух других групп имеют очень низкие скорости роста, а при температурах 6–7°С вообще перестают питаться и расти. Пологие линии температурной зависимости скорости роста у пилильщиков уходят гораздо дальше, в область отрицательных значений (рис. 1).

Надо ясно понимать, что при использованной нами методике экспериментов пороговые температуры представляют собой среднесуточные температуры, при которых прекращается рост личинок; при существовании суточных колебаний температуры это означает, что при температуре, чуть более высокой, чем пороговая, в течение некоторого периода в дневное время температуры достигают такого уровня, при котором рост личинок возможен. Т.е. в действительности рост начинается лишь при температуре, по крайней мере, на несколько градусов превышающей полученные нами значения – видимо, около 10°С для листоедов и чешуекрылых. Соответственно невозможен и рост пилильщиков при отрицательных температурах, но он начинается при положительных температурах, очень близких к нулю. Поэтому затруднительно сравнивать полученные нами данные по пороговым температурам развития с литературными данными при постоянных температурах, но разница между пилильщиками и двумя другими группами очевидна и из наших данных: пилильщики могут нормально существовать при низких температурах, делающих невозможным питание и рост других филлофагов. Поскольку низкие пороговые температуры обнаружены нами для пилильщиков и в южной тайге (неопубликованные данные), следует приписать эту особенность всей этой группе – вероятно, как северной по своему происхождению и распространению (Кузнецов–Угамский, 1926).

Некоторые показатели скорости развития северных филлофагов

Показатель	Листоеды	Чешуекрылые	Пилильщики
Удельная скорость роста при 20°С	0.432^{a} ($n = 8$)	0.397^{a} ($n = 7$)	$0.222^{б}$ ($n = 8$)
Удельная скорость роста при 10°С	0.122^{a} ($n = 8$)	0.132^{a} ($n = 6$)	0.111^{a} ($n = 8$)
Пороговая температура роста	6.4^{a} ($n = 7$)	6.7^{a} ($n = 6$)	$-2.7^{б}$ ($n = 6$)
Продолжительность линьки при 20°С, сут.	0.31^{a} ($n = 6$)	$1.53^{б}$ ($n = 7$)	0.24^{a} ($n = 6$)
Продолжительность линьки при 10°С, сут.	2.62^{a} ($n = 3$)	$6.83^{б}$ ($n = 6$)	1.07^{a} ($n = 6$)
Пороговая температура линьки	8.9^{a} ($n = 7$)	$6.9^{б}$ ($n = 6$)	$5.9^{б}$ ($n = 5$)

Примечание. В каждой строке таблицы достоверно различаются показатели, не имеющие общих буквенных индексов.

Сказанное выше о пороговой температуре у пилильщиков относится, по-видимому, только к семейству Tenthredinidae. *Trichiosoma jakovleffi* (Cimbicidae) имеет пороговую температуру роста около +7°С, тогда как значения ее для 6 видов Tenthredinidae колеблются от –1.6 до –4.8°С. Поэтому *Trichiosoma* была исключена при подсчете средней пороговой температуры для группы. Зато наклон линии температурной зависимости у *Trichiosoma* довольно высок.

Возможно, два эти показателя – пороговая температура и угол наклона кривой (или, что то же самое, коэффициенты a и b в уравнении прямой линии) – связаны зависимостью, предполагающей, что виды имеют либо низкую критичес-

кую температуру роста и малый угол наклона прямой, либо высокую критическую температуру, но и большой угол наклона. Изучая два вида волнянок, Кнэп и Кази (Knapp, Casey, 1986; Casey, Knapp, 1987) уже сталкивались с этой ситуацией и рассматривают ее как наличие у видов умеренной зоны двух альтернативных стратегий. Они обусловлены присутствием в клетках набора ферментов, каждый из которых обеспечивает прохождение реакций в узком температурном диапазоне; необходимость развиваться при разных, в том числе при низких температурах (и иметь для этого соответствующие ферменты) одновременно снижает концентрацию ферментов, ответственных за развитие при высоких температурах. Если это так, то необычно низкие скорости роста пилильщиков при высоких температурах обусловлены самой их способностью развиваться при низких температурах.

Известно, что с особенностями роста при разных температурах связано и поведение филлофагов. Листоедам и чешуекрылым, при их высоких пороговых температурах и большом увеличении скорости роста при возрастании температуры, должно быть выгодно увеличивать температуру тела за счет солнечной радиации. Действительно, у многих видов мы наблюдали поведение обогрева (Богачева, 1990, 1990а). Наиболее типично оно в ранние утренние часы, после ночного понижения температуры; но в холодные пасмурные дни мы наблюдали его в любое время при недолгих прояснениях. Поведение обогрева отмечали у личинок листоедов и чешуекрылых и другие исследователи (Долгин, 1978; Чернышев, 1984; Casey, 1976; Kevan et al., 1982; Lamb, Gerber, 1985; Knapp, Casey, 1986; Kukal, Dawson, 1989; Stamp, Deane, 1990). Однако, мы не зарегистрировали его ни у одного из нескольких видов пилильщиков, суточную активность которых изучали, и не нашли никаких сведений о нем в литературе. Теперь мы видим, что рост личинок пилильщиков меньше зависит от их возможности находиться в условиях повышенных температур, в связи с чем, видимо, у них и не выражено поведение обогрева. В то же время у них сформированы те особенности поведения самки при откладке яиц, которые дают возможность личинкам находиться постоянно при более благоприятных температурах: использование растительности на западных и южных склонах, южной стороны кроны деревьев и т.д.

Продолжительность линьки у представителей трех групп филлофагов также различается. Самые короткие линьки, при высоких температурах продолжающиеся всего несколько часов, отмечаются нами у пилильщиков (рис. 2, *в*); по-видимому, это особенность всех пилильщиков, так как исследованные нами *Pamphilius* sp. (Pamphiliidae) и *Trichiosoma jakovleffi* (Cimbicidae) тоже имели непродолжительные линьки (Bogacheva, 1993). У некоторых Nematinae вся линька, от прекращения до возобновления питания, длится всего 2–3 ч. Почти так же коротки линьки у листоедов подсемейства Chrysomelinae, но при низких температурах они значительно длинней (рис. 2, *а*, таблица), чем у пилильщиков. Развития, правда, недостоверны из-за большой ошибки при малом числе видов (таблица): не все листоеды вообще способны перелинять при 10°С. Линька у чешуекрылых примерно в 6 раз продолжительнее, чем у пилильщиков, и даже при высоких температурах занимает в лучшем случае около суток (рис. 2, *б*). При низких температурах она растягивается до 5–10 и более суток. Такие же продолжительные линьки свойственны и листоедам подсемейства Galerucinae (рис. 2, *а*).

Пороговые температуры линьки часто выше, чем пороговые температуры роста (таблица; различия достоверны у листоедов и пилильщиков). Поэтому по мере понижения температуры период линьки растягивается больше, чем период роста, и составляет все бóльшую долю от общего времени развития личинки (Ayres, MacLean, 1987; Stamp, 1990). По этой же причине именно невозможность перелинять при низких температурах является сдерживающим фактором при распространении насекомого на Север, тогда как возможность питаться и расти при таких температурах оно еще сохраняет (Ayres, MacLean, 1987).

Пороговые температуры линьки, в отличие от пороговых температур роста, различаются у представителей разных таксономических групп филлофагов не очень значительно; у пилильщиков они опять-таки наиболее низкие, хотя достоверно выше только у листоедов (таблица). Нам представляется, что при обсуждении приспособлений к существованию на Севере абсолютная продолжительность линьки имеет большее значение, чем ее температурная зависимость пороговая температура. Обогрев во время линьки, насколько нам известно, используют только чешуекрылые.

Подытоживая приведенные выше данные по температурной зависимости скорости развития, можно сделать некоторые выводы в отношении стратегии адаптации к условиям Севера у разных групп филлофагов. Для успешного завершения развития в течение одного сезона чешуекрылым важно поддерживать высокую температуру тела, в связи с чем у них хорошо выражено поведение обогрева. Гербофаги имеют дополнительную возможность быстрого развития за счет высокой эффективности питания, а ранневесенние дендрофаги, кроме того, уже в лесной зоне адаптированы к низким температурам, обычным там в конце апреля – начале мая. Судя по данным, приведенным на рис. 1, *б*, именно такова *Epirrita autumnata*: пороговая темпера-

тура ее роста должна быть очень низкой. В Лабытнанги нам приходилось наблюдать питание гусениц этого вида "ночью" при температуре около 4°С. Пороговые температуры роста большинства летних видов, однако, гораздо выше, и гусеницы, как правило, не питались, пока температура не повышалась до 10–12°С. Сократить длительную линьку тоже можно за счет повышения температуры, и гусеницы пользуются этим, устраиваясь для линьки в хорошо освещаемых участках растения; особи, попавшие в условия затенения, при низкой температуре могут линять неделями. Критически низкие температуры августа, как наблюдавшиеся в 1978 и 1980 гг., могут не дать завершить развитие крупным летним видам.

Пилильщики используют иной путь адаптации к короткому и холодному северному лету. Активно питаясь при достаточно низких температурах, личинки пилильщиков растут хотя и медленно, но стабильно, не нуждаясь в поведении обогрева, а сравнительно небольшие размеры позволяют им в любом случае достичь дефинитивного веса. Линька требует заметно более высоких температур, чем рост, но так коротка, что полностью может быть завершена в течение непродолжительных потеплений. Все это обеспечивает их благополучное существование в высокой Арктике. Сказанное касается семейства настоящих пилильщиков; представители семейства Cimbicidae, при их относительно высокой пороговой температуре роста, крупных размерах и ночном питании (Богачева, неопубликованные данные), свойственном представителям этого семейства и в умеренных широтах (Urania Tierreich, 1968), не могут проникать далеко на Север.

Листоеды подсемейства Chrysomelinae имеют такие же высокие пороговые температуры роста, как чешуекрылые, а скорость их роста так же интенсивно увеличивается при повышении температуры. В связи с этим они активно используют возможность обогрева, завершая развитие в течение одного сезона, чему благоприятствуют малые размеры особи, высокое качество корма, а у многих видов и живорождение. Короткие линьки не лимитируют их продвижение на Север – в отличие от Galerucinae; последние лишены и преимуществ, предоставляемых живорождением, и не заходят далеко в Арктику (Чернов и др., 1993).

Чешуекрылые, листоеды и пилильщики – представители одной группы открытоживущих грызущих филлофагов. Их образ жизни во многом сходен, но очевидны и явные различия; в частности, возможность завершить развитие в условиях короткого и холодного северного лета достигается у них разными путями. Напомним, что разные пути адаптации к одному и тому же фактору возможны даже для близкородственных форм (Чернов, 1974, 1980). Вероятно, именно северное происхождение пилильщиков обусловило преадаптацию всей группы Tenthredinidae к развитию при низких температурах. Среди чешуекрылых и листоедов такой путь адаптации к условиям Субарктики возможен для видов, сталкивающихся с низкими температурами уже в лесной зоне (например, ранневесенние филлофаги), а также для настоящих арктических видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю признательность всем специалистам, в разное время выполнявшим определение насекомых, и персоналу Экологического научно-исследовательского стационара УрО РАН в г. Лабытнанги, оказывавшему содействие при проведении полевых исследований.

В 1991–1995 гг. средства на поездку в район полевых работ были получены по гранту 09.11 ГКНТ "Арктические экосистемы"; в 1996 г. работы выполнялись по той же программе, но в основном на личные средства автора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богачева И.А., 1990. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск. С. 1–137. – 1990а. Поведенческая терморегуляция у насекомых-дендрофагов в северных регионах. // Система терморегуляции при адаптации организма к факторам среды. Тез. докладов. Новосибирск. С. 131–133. – 1995. Особенности адаптивных стратегий листогрызущих насекомых Субарктики // Зоол. журн. Т. 74. № 8. С. 83–93.

Богачева И.А., Кулакова Л.В., 1985. Основные характеристики роста и энергетики питания листогрызущих насекомых Севера при разных температурах // Энергетика роста и развития животных. Свердловск. С. 89–98.

Долгин М.М., 1978. О биологии *Chrysochloa basilea* Gebl. (Coleoptera, Chrysomelidae) на Алтае // Насекомые Восточной Якутии. Иркутск. С. 154–161.

Кузнецов–Угамский Н.Н., 1926. Этюды по зоогеографии Tenthredinoidea // Бюл. Среднеазиат. ун-та. № 13. С. 87–99.

Медведев Л.Н., Чернов Ю.И., 1969. Новый вид листоеда рода *Chrysomela* (Coleoptera, Chrysomelidae) – важный компонент биоценозов Таймыра // Зоол. журн. Т. 48. № 4. С. 532–537.

Чернов Ю.И., 1974. Некоторые закономерности приспособления наземных животных к ландшафтно-зональным условиям // Журн. общ. биол. Т. 35. № 6. С. 846–857. – 1978. Приспособительные особенности жизненных циклов насекомых тундровой зоны // Журн. общ. биол. Т. 39. № 3. С. 394–402. – 1980. Жизнь тундры. М.: Мысль. С. 1–236.

Чернов Ю.И., Медведев Л.Н., Хрулева О.А., 1993. Жуки–листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) в Арктике // Зоол. журн. Т. 72. № 9. С. 78–92.

Черньшев В.Б., 1984. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Изд-во МГУ. С. 1–216.

Ayres M.P., MacLean S.F., 1987. Molt as a component of insect development: *Galerucella sagittariae* (Chrysomelidae) and *Epirrita autumnata* (Geometridae) // Oikos. V. 48. № 3. P. 273–279.

Bogacheva I.A., 1993. Molt in lepidopterans and tenthredinids and their life strategies in the Arctic // Russian Entomological. J. V. 2. № 5–6. P. 105–112.

Casey T.M., 1976. Activity patterns, body temperatures and thermal ecology in two desert caterpillars (Lepidoptera: Sphingidae) // Ecology. V. 57. P. 485–497.

Casey T.M., Knapp R., 1987. Caterpillar thermal adaptation: behavioral defferences reflect metabolic thermal sensitivities // Comp. Biochem. Physiol. V. 86a. № 4. P. 679–682.

Fowler S.V., Lawton J.H., 1984. Foliage preferences of birch herbivores: a field manipulation experiment // Oikos. V. 42. № 2. P. 239–248.

Hanhimäki S., 1989. Induced resistance in mountain birch: defence against leaf–chewing insect guild and herbivore competition // Oecologia. V. 81. P. 242–248.

Haukioja E., Niemelä P., Iso–Iivari L. et al., 1978. Birch leaves as a resource for herbivores. 1. Variation in the suitability of leaves // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. V. 14. P. 5–12.

Kevan P.G., Jensen T.S., Shorthouse J.D., 1982. Body temperatures and behavioral thermoregulation of high arctic woolly–bear caterpillars and pupae (*Gynaephora rossii*, Lymantriidae: Lepidoptera) and the importance of sunshine // Arctic and Alpine Research. V. 14. P. 125–136.

Knapp R., Casey T.M., 1986. Thermal ecology, behavior, and growth of gypsy moth eastern tent caterpillars // Ecology. V. 67. № 3. P. 598–608.

Kukal O., Dawson T.E., 1989. Temperature and food quality influences feeding behavior, assimilation efficiency and growth rate of arctic woolly–bear caterpillar // Oecologia. V. 79. № 4. P. 526–532.

Lamb R.J., Gerber G.H., 1985. Effects of temperature on the development, growth and survival of larvae and pupae of a north–temperate chrysomelid beetle // Oecologia. V. 67. № 1. P. 8–18.

Matsuki M., Ayres M.P., MacLean S.F., 1994. Temperature effect on growth and molt of *Nematus calais* (Hymenoptera: Tenthredinidae) // Environ. Entomol. V. 23. № 3. P. 719–725.

Slansky F., Scriber J.M., 1982. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects // Entomol. Society of America Bull. V. 28. № 1. P. 43–55.

Stamp N.E., 1990. Growth versus molting time of caterpillars as a function of temperature, nutrient concentration and the phenolic rutin // Oecologia. V. 82. № 1. P. 107–113.

Stamp N.E., Deane B.M., 1990. Body temperature, behavior, and growth of early–spring caterpillars (*Hemileuca lucina*: Saturnidae) // J. Lepidopter. Soc. V. 44. № 3. P. 143–155.

Urania Tierreich. Insekten. 1968. Urania. Leipzig, Jena, Berlin: Verlag. S. 1–630.

TEMPERATURE RELATIONS OF DEVELOPMENTAL RATE IN PHYLLOPHAGOUS INSECTS OF SOUTHERN SUBARCTIC

I. A. Bogacheva

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620219, Russia

Relations between the temperature and developmental rate of larvae in leaf beetles, lepidopterans, and sawflies were studied in the forest tundra of the Low Ob' River basin. Representatives of the lst and 2d groups were shown to have relatively high critical temperatures for their growth and a high gradient of growth rate under increasing temperature. Tenthredinidae larvae can feed and grow under low temperature. An increase of temperature does not accelerate their growth appreciably. Contrary to lepidopterans and Galerucinae, all tenthredinids and Chrysomelinae leaf beetles have short molt periods. Distribution to the North is enabled in Tenthredinidae due to their capacity of growing under low temperature and short molt periods. Larval basking is of great importance in Chrysomelinae and lepidopterans. Cimbicidae and Galerucinae species do not move to the real Arctic region.