ISSN 0044-5134

Том 81, Номер 6

Июнь 2002

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

http://www.maik.ru

"НАУКА"

МАИК "НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА"

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2002, том 81, № 6, с. 678–685

УДК 595.76+574.4 (211.7)+591.5

ЛИСТОЕД *CHRYSOMELA COLLARIS*: АДАПТАЦИИ К СУЩЕСТВОВАНИЮ В ГОРАХ И ЗАПОЛЯРЬЕ

© 2002 г. И. А. Богачёва[1], О. А. Хрулёва[2]

[1]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144*
e-mail:bogacheva@ipae.uran.ru
[2]*Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071*
e-mail: ldsc@orc.ru

Поступила в редакцию 15.03.2001 г.
После доработки 11.12.2001 г.

Листоед *Chrysomela collaris* L. изучен в Костромской обл. (южная тайга) и на границе ареала (Полярный Урал, лесотундра). Использованы также материалы по горной тундре Норвегии. Скорость роста и продолжительность развития везде практически одинаковы, во всех исследованных точках вид сохраняет моновольтинность и предпочитает открытые биотопы. Как адаптации к существованию в суровых климатических условиях можно интерпретировать тенденции к снижению заселяемого яруса растительности, к смещению начала развития на более ранние фенологические сроки и к измельчанию особей от центра к северной границе ареала.

Листоеды – одна из немногих хорошо представленных в Арктике групп растительноядных насекомых. С конца 60-х гг. (Медведев, Чернов, 1969) они привлекают внимание исследователей, изучающих адаптации к суровым условиям арктического региона. Только в последнее десятилетие появилась сводка по листоедам в циркумполярном объеме (Чернов и др., 1993), региональные обзоры (Дубешко, Медведев, 1989; Богачёва, Ольшванг, 1998), очерки по экологии отдельных видов (Хрулёва, 1994; Khruleva, 1996), где затрагиваются вопросы адаптаций к условиям существования в Арктике. Есть и сводные работы по группе, специально посвященные этим поблемам (Богачёва, 1998).

Тем не менее, познание адаптаций к Северу в этой, казалось бы, хорошо изученной группе насекомых далеко не завершено. Так, оценке относительной роли адаптаций и преадаптаций (Чернов, 1984) при продвижении на север препятствует почти полное отсутствие сравнений экологии и энергетики видов в центральной части ареала и на его северной границе. Попытки таких сравнений были сделаны в отношении *Gonioctena pallida* L. (Богачёва, Дубешко, 1975) и *Gastrophysa viridula* Deg. (Россолимо, 1990). Настоящая статья призвана увеличить список рассмотренных видов за счет *Chrysomela collaris* L.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проводили в низовьях р. Оби на Полярном Урале (станция Красный Камень, 50 км к северо-западу от г. Лабытнанги, подзона лесотундры) и в Костромской обл. (дер. Турилово, 130 км к северо-востоку от г. Костромы, подзона южной тайги) в 1998–1999 гг.

Скорость развития (роста) листоедов *Ch. collaris* на всех стадиях оценивали в лабораторных экспериментах, в садках (чашки Петри), выстланных увлажняемой фильтровальной бумагой. Личинок, вышедших из яиц, содержали поодиночке в чашках Петри. Ежедневно в одно и то же время их взвешивали на торсионных весах с точностью до 1 мг. Корм личинкам предлагали в избытке и меняли ежедневно, собирая для этого листья с различных растений. Для выкармливания использовали листья ивы мохнатой, *Salix lanata* L. (Полярный Урал), либо ивы Старка, *S. starkeana* Willd. (Костромская обл.), – растений, на которых листоеды чаще всего встречись в природе. Фиксировали все изменения в состоянии и поведении личинок.

Скорость развития (для яиц, предкуколки и куколки) определяли как величину, обратную продолжительности развития; последнюю оценивали с точностью до половины суток. Началом стадии предкуколки считали прикрепление личинки к субстрату для окукливания.

Для определения скорости роста личинок использовали стандартную методику, применявшуюся и ранее (Богачёва, 1995, 1998). 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). Скорость вычисляли для 2-го и 3-го (последнего) личиночного возраста, с его начала до достижения личинкой максимального веса. Данные по 1-му возрас-

ту в статье не используются, так как взвешивание поодиночке таких мелких личинок – очень трудоемкий процесс.

Для определения скорости линьки (величина, обратная ее продолжительности) использовали методику, подробно описанную ранее (Bogacheva, 1993). Под продолжительностью линьки мы понимали весь период от прекращения питания в предыдущем возрасте до его возобновления в следующем возрасте. Все изменения регистрировали каждые 4 ч, учитывая, что у листоедов Chrysomelinae процесс линьки непродолжителен (Богачёва, 1998). В статье использованы данные по линьке личинок со 2-го на 3-й возраст.

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 нагрева на солнце. Запись температуры вели круглосуточно с помощью термографа, все данные о температуре представляют собой среднюю температуру за соответствующий период роста или развития. Колебания температуры были заметно больше на Полярном Урале, чем в Костромской обл., что могло обусловить некоторое (Саулич, 1999) (но вряд ли значительное) различие результатов в двух точках.

Кроме полученных нами данных, мы будем во многом опираться на статьи Хагвара (Hägvar, 1975, 1975a), в которых детально рассмотрены экология и энергетический бюджет этого вида в горах Норвегии, в районе Финсе (Fince) (60°36′ с.ш., высота 1200–1250 м над ур. м.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биология

Полярный Урал. В низовьях Оби вид найден лишь на Полярном Урале. Распределение чрезвычайно мозаичное. На ст. Красный Камень встречен только в двух местах в долине Соби, разделенных расстоянием около полукилометра; каждое из них занимает не более 150 м^2. В обоих случаях это хорошо освещенные участки закустаренного луга с низкорослыми ивами. Популяции немногочисленны.

Кормовые растения на Полярном Урале – ивы: чаще *Salix lanata*, реже произрастающие совместно с ней *S. dasyclados, S. phylicifolia* и *S. lapponum*. Предпочитаются порослевые побеги, в местах обитания жуков весьма обильные, а при развитии вторичных побегов – также и они.

Жуки выходят с зимовки в последних числах июня – первой декаде июля, с началом развертывания листьев на ивах. Параллельно со спариванием и откладкой яиц имаго питаются. Жуки хорошо летают, что делает заселение ими лишь столь ограниченных биотопов еще менее понятным. В 1-й декаде июля происходит спаривание и появляются первые кладки. Из-за малочисленности популяции встреча полов, судя по всему, затруднена, и в природе встречаются кладки неоплодотворенных яиц (желтых, в отличие от розовых – оплодотворенных). Период откладки яиц длится, видимо, около 15 дней. Яйца откладываются на нижнюю сторону листьев порослевых побегов, которые практически лежат на поверхности земли. Кладка содержит 16.6 ± 1.8 яиц (7 кладок, найденных в природе в 1998 г., содержали 10–24 яйца).

Личинки, выйдя из яиц, питаются на нижней поверхности того же листа, скелетируя его. Так же, группой, они переходят при необходимости на соседний лист. Личинки 2-го возраста держатся обычно по 2–4 или поодиночке, 3-го возраста – чаще всего поодиночке, грубо обгрызая листья. Питаются они обычно на верхней поверхности листа или на конечных листьях побега, уходя на нижнюю поверхность при дожде и сильном ветре, а отдельные особи и ночью. При высоких температурах днем часть личинок также уходит на нижнюю сторону листа или в глубину куста. В целом личинки явно тяготеют к приземному слою растительности: около половины их регистрируется на высоте до 10 см, еще четверть – до 20 см. Только единичных личинок находили на уровне до 40–50 см от земли, хотя высота растений в заселенных ими биотопах достигала 70–80 см.

В последней декаде июля личинки начинают окукливаться. Куколок в природе не находили (единственная найденная располагалась вне кормового растения, у земли на стебле осоки). Молодые жуки начинают отрождаться в начале августа. При теплой погоде в это время они могут питаться, после чего уходят на зимовку в почву. Таким образом, развитие жуков в природе от выхода с зимовки до отрождения молодых в средний по температуре год занимает немногим более месяца. Общие сроки развития заметно больше как за счет растянутой кладки, так, возможно, и неодинаковой скорости роста личинок. Зависят эти сроки и от температуры сезона. В очень холодный летний сезон 1999 г. в первой декаде августа единичные особи окуклились, но на растениях еще питались личинки даже 2-го возраста.

Норвегия. Вид обитает в горной мохово-кустарниковой тундре, создавая плотные поселения и являясь здесь важнейшим филлофагом ивы (Hägvar, 1975a). В природе встречается почти исключительно на *Salix herbacea* – виде со стелющимися и приподнимающимися побегами, который доминирует в биотопах, занимаемых *Ch. collaris*. В садках охотно питался листьями кустарниковых ив (в частности, *Salix lapponum*) и даже предпочитал их.

Выход жуков с зимовки начинается при таянии снега, что происходит в разное время в разных биотопах: в конце мая – начале июля. Жуки этой популяции не летают. После питания на раскрывающихся почках и развертывающихся листьях самки откладывают яйца, прикрепляя их к ветке, нераскрытой почке или листу. Кладка содержит 17–28 яиц (в среднем 23.3 яйца; $n = 41$). По-видимому, самка откладывает всего 2 кладки. Хагвар упоминает о присутствии (в том числе и в природе) кладок как коричневато-розового, так и зеленого цвета, но стерильных кладок он не наблюдал ни в природе, ни в садках.

Личинки питаются, прогрызая мелкие дырки в листовой пластинке, предпочтительно в приземном слое растительности. Высаженные на высоту 40 см личинки либо покидали кусты, либо погибали с признаками обезвоживания. К концу июля начинается окукливание. Куколка располагается скрытно, часто вне кормового растения. Основная масса жуков отрождается в течение трех первых недель августа, так что среднее время развития в природе составляет около двух месяцев.

После отрождения имаго проходят период дополнительного питания, после чего спускаются на зимовку в подстилку.

Костромская область. Вид занимает здесь, как и на Полярном Урале, открытые биотопы (закустаренные луга, опушку леса, просеки), и местами весьма многочислен. Жуки встречаются на различных видах кустарниковых ив, реже – на осине. Выход жуков с зимовки приходится на конец мая. Через несколько дней отмечаются первые кладки. В целом яйцекладка продолжается около 2 недель. Яйца, как правило, откладываются на нижнюю сторону листа; кладка содержит 18–70 яиц (в среднем 37.6; $n = 22$). Развитие яиц в природе продолжается около 5 дней, личинок – около 10. Жуки, кладки и личинки встречаются в основном на высоте 1–1.5 м от земли.

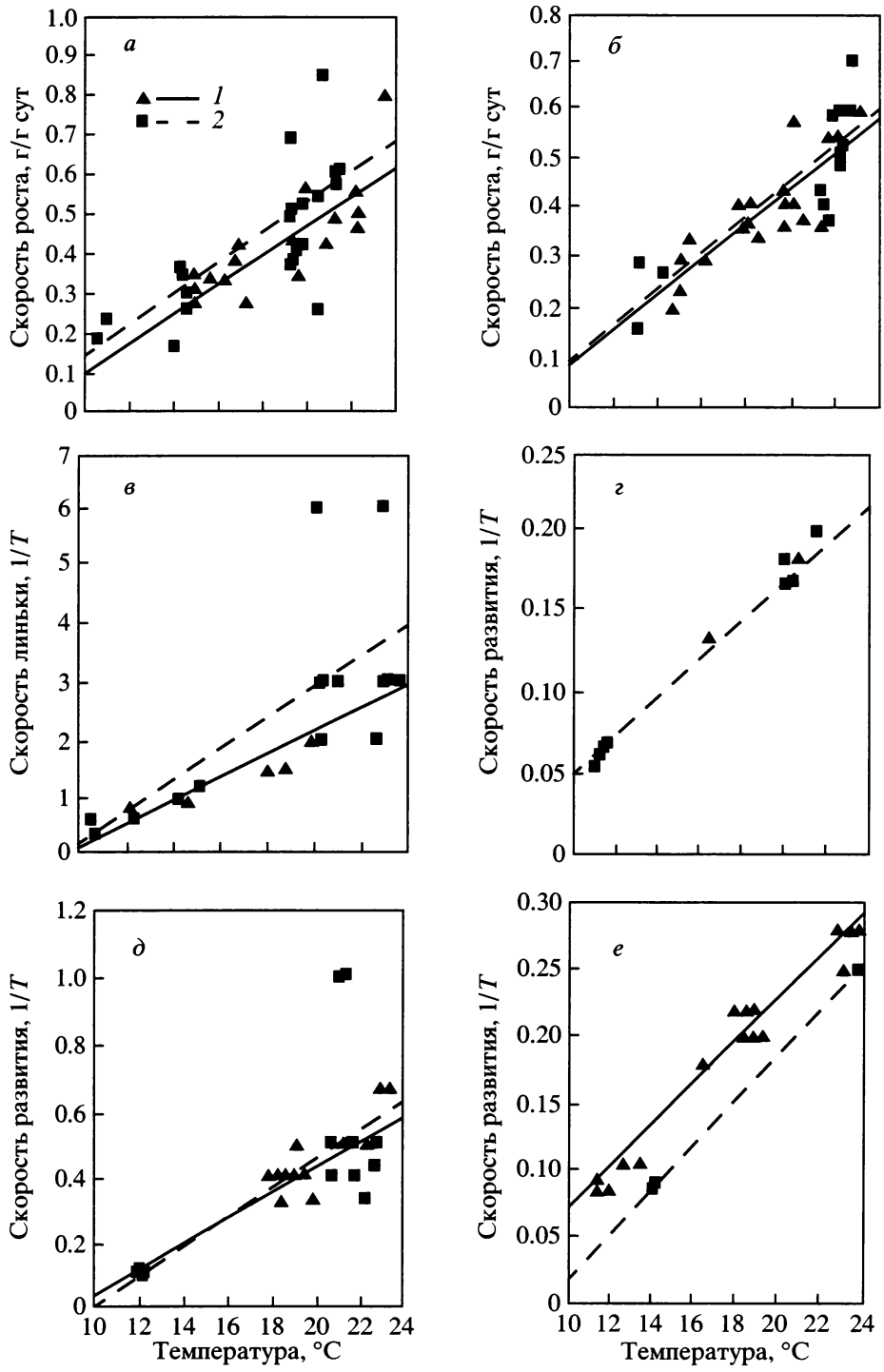
Окукливание происходит на стеблях травянистых растений (лапчатка, манжетка, осоки) под ивами, на высоте 15–25 см над землей, очень редко – на самих ивах. Первые куколки появляются в середине июня, выход молодых жуков проходит во второй половине июня. В это же время "старые" жуки погибают либо перестают питаться и становятся малоактивными. Молодые жуки по выходе активно питаются около 2 недель, после чего в первой декаде июля уходят в подстилку. Таким образом, развитие листоеда от яйца до имаго составляет около 3 недель, а весь период активности от выхода жуков с зимовки до ухода на зимовку имаго следующей генерации – около 1.5 месяцев.

Скорость роста и развития

Для особей, собранных на Полярном Урале и в Костромской обл., мы не обнаружили различий в скорости роста личинок двух последних возрастов, скорости линьки, развития яиц, предкуколок и куколок от температуры (рисунок). Хагвар (1975) воспитывал листоедов только при 20°С. Продолжительность развития всех стадий практически не отличается от наших данных при этой температуре (табл. 1): длительность стадии яйца он считает равной 5.5 сут, личинки (включая и стадию предкуколки) – 12 сут и куколки – 5.2 сут.

В табл. 1 приведена продолжительность развития *Ch. collaris* от откладки яиц до выхода молодых жуков. Расчеты сделаны в основном по данным рисунка, с допущениями, что скорость роста в 1-м возрасте приблизительно такая же, как во 2-м и 3-м, а продолжительность линьки с 1-го на 2-й возраст та же, что и со 2-го на 3-й. В продолжительность развития личинки 3-го возраста вошло время от достижения ею максимального веса до прикрепления к листу; в это время вес личинки довольно интенсивно снижается, хотя еще некоторое время она продолжает питаться. Период снижения веса составляет около четверти от периода роста личинки в 3-м возрасте и не отражен на рисунке *б*, но учтен в табл. 1.

Судя по данным табл. 1, развитие личинки в реальных природных условиях происходит быстрее, чем можно предположить, исходя из среднесуточных температур. Так, в Костромской обл. при средней температуре июня около 15.2°С (Агроклиматические ресурсы..., 1974) жуки развиваются всего около 3 недель, что примерно соответствует температуре 20–21°С. На Полярном Урале при среднесуточных температурах около 13°С (Природа Ямала, 1995) развитие длится немногим более месяца, т.е. приблизительно равно его продолжительности при 17°С. Наибольшее ускорение развития, вероятно, достигается на стадии личинки за счет поведения обогрева, которое может заметно повышать температуру тела личинок (Kevan et al., 1982; Lamb, Gerber, 1985; Kukal, Dawson, 1989). Таким образом, в обеих точках выигрыш в температуре примерно одинаков и составляет 4–5°С. При этом необходимо учесть, что чем ниже среднесуточные температуры, тем больше растягивается развитие и тем значительнее выигрыш во времени, который получают насекомые при повышении температуры тела на несколько градусов. В неблагоприятные сезоны эти градусы могут быть решающими. Так, в 1999 г., когда средняя температура в период развития листоедов была всего 11°С, срок развития отдельных особей, по нашим наблюдениям, составил 45–50 дней. В то же время по расчетам для развития листо-



Скорости роста и развития особей листоеда *Chrysomela collaris* на северной границе ареала (Полярный Урал, *1*) и в его центральной части (Костромская обл., *2*): *а* – скорость роста личинок 2-го возраста; *б* – то же, 3-го возраста; *в* – скорость линьки личинки со 2-го на 3-й возраст; *г* – скорость развития яиц; *д* – то же, предкуколки; *е* – то же, куколки.

едов, потребовалось бы не менее 3 месяцев, тогда как летний (с температурами выше 5°C) период даже в средний по температурным условиям год завершается к середине сентября.

Несколько слов следует сказать о скорости роста личинок. При благоприятных температурах она высока (рисунок), как и у других видов древесных филлофагов (Богачёва, 1995, 1998). Показатели скорости роста практически одинаковы для Полярного Урала и Костромской обл., однако сходство это в известной мере случайно, так как может быть обусловлено различными

Таблица 1. Продолжительность (сутки) стадий развития листоеда при разных температурах

Стадия развития	10°C	13°C	17°C	20°C	23°C
Яйцо	21.3	12.0	7.6	6.0	4.9
Личинка, возраст					
1-й	11.5	6.6	4.2	3.3	2.7
2-й	9.8	5.6	3.5	2.8	2.3
3-й	20.0	9.9	6.2	4.7	3.8
Линьки, две	7.0	1.9	1.0	0.7	0.6
Предкуколка	10.4	4.7	2.7	2.1	1.6
Куколка	40.0	13.7	7.3	5.4	4.3
Всего	120.0	54.4	32.5	25.0	20.2

причинами: как высокой усвояемостью пищи, так и увеличением количества потребляемого корма (Денисова, 1990). Кроме того, различия могли бы обнаружиться просто из-за выкармливания личинок на разных растениях, как это бывает у вида и в одной местности.

ОБСУЖДЕНИЕ

Материал по *Chrysomela collaris*, использованный для обсуждения, получен из трех точек, самой северной из которых является Полярный Урал. Следует, однако, иметь в виду, что наиболее суровые условия среды во многих отношениях складываются в горах Норвегии, и именно этот материал особенно важен для понимания приспособительных изменений, возникающих у листоеда.

В первую очередь бросается в глаза усиление тяги личинок к приземному слою растительности в ряду Костромская обл.–Полярный Урал–Норвегия: в Костромской обл. личинки обитают на высоте до 1.5 м, на Полярном Урале – до 50 см, в горах Норвегии – до 20 см. Конечно, такие тяготения отмечаются на фоне общего снижения высоты кормовых растений. Однако эта причина не является прямой, так как на Полярном Урале не затрагивается верхняя часть кустов ивы, а в горах Норвегии вообще не осваиваются кустарниковые ивы – не только пригодный, но и предпочитаемый корм для личинок в садках. Возможно, что непосредственной причиной является избегание иссушающего воздействия ветра (Hägvar, 1975a). Но важно также и то, что более высокие температуры приземного (до 0.5 м) слоя воздуха (Природа Ямала, 1995) сами по себе благоприятны для ускорения развития в природных условиях как Субарктики, так и гор.

Вторым важным моментом в биологии жуков, носящим приспособительный характер, нам представляется происходящее в том же ряду Костромская обл.–Полярный Урал–Норвегия смещение начала жизнедеятельности жуков на фенологически все более ранние сроки (хотя календарные сроки при этом, естественно, более поздние). Причина этого понятна: необходимость укладываться во все более короткий вегетационный сезон. Между прочим, при этом смещении фенологии вид, бывший в центре ареала по срокам развития личинок скорее весенне-летним, становится на Севере по-настоящему ранневесенним, питаясь растущей листвой, а в горах Норвегии личинки начинают питаться развивающимся побегом на стадии раскрывания почки. Поскольку молодые листья ивы калорийнее зрелых, а растущие побеги еще и заметно калорийнее молодых листьев (Hägvar, 1975a), листоед использует более ценный кормовой ресурс, что в свою очередь должно положительно влиять на закрепление такого фенологического смещения. При этом смещении у листоеда должны были произойти изменения не только поведенческого характера (откладка яиц на голые ветки и почки), но и физиологического, так как ускорение весенней реактивации зимующих жуков происходит теперь и при достижении меньшей суммы эффективных температур и, скорее всего, просто при более низких температурах.

Третье направление изменений, которые принято считать адаптивными при продвижении вида в высокие широты, – "миниатюризация" особей (Матвеева, Чернов, 1976; Чернов и др., 1993; Hawkins, Lawton, 1995). Данные табл. 2, правда, не вполне пригодны для сравнений, но все же понятно, что вес личинок и вес имаго максимален в Костромской обл. На Полярном Урале жуки мельчают, а горы Норвегии населяют самые мелкие особи. Такое измельчание, однако, не вносит заметного вклада в сокращение длительности развития.

Утрата способности к полету также рассматривается среди адаптаций насекомых к Северу (Ланцов, Чернов, 1987; Чернов и др., 1993). На Полярном Урале этого еще не происходит. Впрочем, Хагвар (1975a) считает утрату способности к полету у этого вида частным приспособлением именно к альпийским условиям.

Снижение размеров кладки, замеченное у северных популяций листоеда, трудно считать адаптивным. В литературе (Young, 1983; Courtney, 1984; Davies, Gilbert, 1985; Thompson, Pellmyr, 1991) размер кладки принято рассматривать как приспособление к величине кормового ресурса (листа, растения или куртины); к данному случаю это отношения не имеет. Может быть, меньшая величина кладки объясняется просто меньшими темпами созревания яиц при пониженных температурах в природе и сохранением периодичности яйцекладки, свойственной виду в средних широ-

Таблица 2. Вес (мг) листоеда на разных стадиях развития

Стадия развития	Полярный Урал	Норвегия	Костромская обл.
Яйцо	0.4	0.33	0.3
Личинка 1-го возраста, самцы, самки, конечный вес	1.90 ± 0.13 (n = 15)	1.46 ± 0.17 (n = 31)	1.64 ± 0.08 (n = 22)
Личинка 2-го возраста, самцы, самки, конечный вес	7.60 ± 0.27 (n = 19)	7.25 ± 1.03 (n = 30)	6.84 ± 0.29 (n = 20)
Личинка 3-го возраста, максимальный вес			
самцы	28.18 ± 0.76 (n = 8)	–	–
самки	36.83 ± 0.71 (n = 12)	–	–
самцы, самки	–	29.57 ± 1.47* (n = 7)	36.44 ± 1.60 (n = 15)
Имаго, начальный вес			
самцы	20.81 ± 0.63 (n = 8)	15.8 ± 2.4 (n = 12)	–
самки	27.55 ± 0.78 (n = 12)	22.2 ± 1.3 (n = 7)	–
самцы, самки	–	–	24.14 ± 1.71 (n = 7)

* По: Hägvar, 1975 (вычислено по рисунку, данные для 4 самцов и 3 самок), остальные цифры в столбце по: Hägvar, 1975a.

тах. Перейти от данных по величине кладки к обсуждению плодовитости, к сожалению, невозможно, но общий сдвиг в плодовитости может оказаться очень большим. Так, если Хагвар (1975a) прав относительно откладки самкой всего двух кладок, то реальная плодовитость вида в горах Норвегии всего около 50 яиц. В то же время есть указания (Бровдий, 1977; цит. по Дубешко, Медведев, 1989), что на юге ареала средняя плодовитость около 380 яиц. Правда, неясно, о реальной или потенциальной плодовитости здесь идет речь.

Что касается метаболизма, то по мере продвижения в высокие широты у насекомых отмечено снижение нижнего температурного порога, а также температурного оптимума (Bertram, 1935; Honek, 1996). Это проявляется, однако, на уровне набора видов, разного в разных широтах. Для популяций одного вида явление тоже отмечалось (Haukioja, Hanhimaki, 1985; Ayres, Scriber, 1990; Honek, 1996), но, во-первых, смещение было очень незначительным, и, во-вторых, оно вовсе не является общим правилом. Напротив, принято считать, что термальные индексы (оптимум, пределы развития, сумма эффективных температур) вида очень постоянны, практически одинаковы у популяций, населяющих разные по климату районы ареала – в отличие от очень лабильных реакций, управляющих диапаузой (Данилевский, 1972). Последнее проявляется у *Ch. collaris* в смещении начала активности имаго на более ранние фенологические сроки, но смещения активности в зону низких температур мы у этого вида не обнаружили. Хонек (Honek, 1996) замечает по этому поводу, что преобразования на физиологическом уровне, по-видимому, возникают в основном при видообразовании.

В литературе высказывалось мнение (Дубешко, Медведев, 1989), что у представителей рода *Chrysomela* окукливание происходит на кормовых растениях и только в арктической зоне смещается в нижний ярус растительности. Будь это так, эту поведенческую особенность тоже можно было бы считать приспособлением к условиям Севера. Установлено, однако, что и в средней полосе России жуки окукливаются в основном на травянистой растительности.

Рассматривая систему адаптаций *Ch. collaris* к высоким широтам, мы заключаем, что, при сохранении листоедом моновольтинности и связей с кормовым растением, он продвигается на Север во многом за счет преадаптаций: сохраняет высокую скорость роста личинок, обладает (как и другие Chrysomelinae) непродолжительной линькой (Богачёва, 1998) и занимает открытые, хорошо освещенные биотопы. Смещение начала активности на более ранние сроки позволяет листоеду на Севере питаться более молодыми листьями, чем в средних широтах. Последнее оказывает благоприятное воздействие, так как еще больше увеличивает скорость роста. Проявляется также тенденция предпочтения более теплого, приземного слоя растительности. Используя, кроме того, поведение обогрева, листоед, видимо, имеет температуру тела, заметно превышающую среднесуточную температуру воздуха в 13°C, характерную для региона низовьев Оби. Таким образом, преадаптаций и небольших сдвигов в основном поведенческого характера, достаточно для устойчивого существования вида, а длительность вегетационного сезона дает возможность развиться хотя бы части особей даже в неблагоприятный сезон.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю признательность персоналу Экологического научно-исследовательского стационара УрО РАН в г. Лабытнанги, оказавшему содействие при проведении полевых исследований на Полярном Урале.

Работа выполнена при финансировании РФФИ и Совета по поддержке ведущих научных школ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Костромской области. 1974. Л.: Гидрометеоиздат. 99 с.

Богачёва И.А., 1995. Особенности адаптивных стратегий листогрызущих насекомых Субарктики // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 8. С. 83–93. – 1998. Адаптивные особенности жизненных циклов листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в южной Субарктике // Успехи совр. биол. Т. 118. Вып. 4. С. 483–489.

Богачёва И.А., Дубешко Л.Н., 1975. Экология и энергетика питания листоеда *Gonioctena pallida* L. в тайге и лесотундре Сибири // Экология. № 3. С. 94–96.

Богачёва И.А., Ольшванг В.Н., 1998. Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Приобского Севера // Энтомол. обозр. Т. 77. Вып. 4. С. 775–786.

Данилевский А.С., 1972. Система экологических адаптаций насекомых к сезонности климата // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 15–25.

Денисова С.И., 1990. Энергетические балансы гусениц китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) при питании дубом и березой // Журн. общ. биол. Т. 51. № 2. С. 208–216.

Дубешко Л.Н., Медведев Л.Н., 1989. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Иркутский ун-т. 224 с.

Ланцов В.И., Чернов Ю.И., 1987. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука. 176 с.

Матвеева Н.В., Чернов Ю.И., 1976. Полярные пустыни полуострова Таймыр // Ботан. журн. Т. 61. № 3. С. 297–312.

Медведев Л.Н., Чернов Ю.И., 1969. Новый вид листоеда рода *Chrysomela* (Coleoptera, Chrysomelidae) – важный компонент биоценозов Таймыра // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 4. С. 532–537.

Природа Ямала. 1995. Екатеринбург: УИФ Наука. 435 с.

Россолимо Т.Е., 1990. Температурные адаптации листоеда *Gastrophysa viridula* в Заполярье // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 1. С. 154–156.

Саулич А.Х., 1999. Правило суммы эффективных температур: недостатки и возможности использования // Энтомол. обозр. Т. 78. № 2. С. 257–274.

Хрулёва О.А., 1994. Жизненный цикл листоеда *Chrysolina subsulcata* (Coleoptera, Chrysomelidae) на острове Врангеля // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 3. С. 29–37.

Чернов Ю.И., 1984. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами разных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука. С. 154–174.

Чернов Ю.И., Медведев Л.Н., Хрулёва О.А., 1993. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) в Арктике // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 9. С. 78–92.

Ayres M.P., MacLean S.F., 1987. Development of birch leaves and the growth energetics of *Epirrita autumnata* (Geometridae) // Ecology. V. 68. № 3. P. 558–568.

Ayres M.P., Scriber J.M., 1990. Adaptation of larval physiology to regional climates in population of *Papilio glaucus* // Dev. Ecol. Perspect. 21-st Int. Abstr. Congr. Ecol. Yokohama, Aug. 23-30, 1990. Yokohama: INTECOL. P. 305.

Bertram G.C.L., 1935. The low temperature limits of activity of arctic insects // J. Anim. Ecol. V. 4. P. 35–42.

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

Courtney S.P., 1984. The evolution of egg clustering by butterflies and other insects // Amer. Natur. V. 123. № 2. P. 276–281.

Davies C.R., Gilbert N., 1985. A comparative study of the egg-laying behavior and larval development of *Pieris rapae* L. and *P. brassicae* L. on the same host plants // Oecologia. V. 67. № 2. P. 278–281.

Hägvar S., 1975. Energy budget and growth during the development of *Melasoma collaris* (Coleoptera) // Oikos. V. 26. № 2. P. 140–146. – 1975a. Studies on the ecology of *Melasoma collaris* L. (Col., Chrysomelidae) in Alpine habitats of Finse, south Norway // Norw. J. Entomol. V. 22. № 1. P. 31–47.

Haukioja E., Hanhimaki S., 1985. Rapid wound-induced resistance in white birch (*Betula pubescens*) foliage to the geometrid *Epirrita autumnata*: a comparison of trees and moths within and outside the outbreak range of the moth // Oecologia. V. 65. P. 223–228.

Hawkins B.A., Lawton J.H., 1995. Latitudinal gradients in butterfly body sizes: Is there a general pattern? // Oecologia. V. 102. № 1. P. 31–36.

Honek A., 1996. Geographical variation to thermal requirements for insect development // Eur. J. Entomol. V. 93. № 3. P. 303–312.

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.

Khruleva O.A., 1996. Biology of arctic leaf beetle *Chrysolina cavigera* on Wrangel island // Chrysomelidae Biology. V. 3. General studies / Ed. Jolivet P.A., Cox M.L. / SPB Acad. Publish. Amsterdam. Netherlands. P. 259–270.

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.

Thompson J.N., Pellmyr O., 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera // Annu. Rev. Entomol. V. 36. P. 65–89.

Young A.M., 1983. On the evolution of egg placement and gregariousness of caterpillars in the Lepidoptera // Acta biotheor. V. 32. № 1. P. 43–60.

THE CHRYSOMELID BEETLE *CHRYSOMELA COLLARIS*: ADAPTATION TO EXISTENCE IN MOUNTAINS AND THE ARCTIC

I. A. Bogacheva[1], O. A. Khruleva[2]

[1]*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg 620144, Russia*
e-mail: bogacheva@ipae.uran.ru

[2]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*
e-mail: ldsc@orc.ru

The leaf beetle *Chrysomela collaris* L. was studied in the central areas (southern taiga, Kostroma oblast) and at the southern boundary (forest tundra, the Polar Urals) of its range. The data on the habitat of the beetle in mountain tundra (Norway) were also used. The growth and developmental rates in the species were shown to be high and almost identical in all the regions investigated. In all the sites studied the leaf beetle was univoltine and preferred open biotopes. These features are preadaptive and promote the penetration if this beetle to the Subarctic. When moving towards the Subarctic, the settlement of plants by the beetles is reduced, their development is shifted to the beginning of the growing season, and size becomes smaller. These trends might be considered as adaptations of the beetle to the existence in the regions with severe climatic conditions. Some other peculiarities, like a decrease of the number of eggs in clutch could hardly be interpreted as climatic adaptations.