

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ В УСЛОВИЯХ СРЕДОВЫХ ПЕССИМУМОВ

### Введение

Насекомые-фитофаги играют важную роль в переносе вещества и энергии в лесных экосистемах. Численность насекомых-фитофагов является интегральным показателем реакций на прямое и косвенное (через кормовое растение) воздействие различных экологических факторов, а изменение численности зачастую свидетельствует о трансформации среды обитания (Козлов, 1990, Zvereva et al., 1997). Индикаторная ценность данной группы обусловлена тем, что ответ на изменение среды обитания появляется еще при отсутствии видимых признаков такого изменения (Богачева, 1986). К настоящему времени накоплен обширный материал по влиянию промышленных химических поллютантов на насекомых-фитофагов (Kozlov et al., 2009; Zvereva, Kozlov, 2006). Многочисленные работы посвящены изучению влияния природных абиотических и биотических факторов на эту группу (Богачева, 1990). Однако в сравнительном аспекте реакции насекомых-фитофагов на природные и техногенные факторы ранее не рассматривались.

Целью настоящего исследования было получить сравнительную оценку функциональной активности насекомых-фитофагов лесных биоценозов в двух градиентах – природном (высотной поясности) и техногенном (промышленного загрязнения). Выбор данных градиентов далеко не случаен: в обоих случаях наблюдается пессимизация условий обитания организмов, но градиенты различаются не только по характеру основных действующих факторов, но и по длительности периода воздействия на биоту (эволюционно древний и эволюционно новый). Таким образом, сравнение данных градиентов позволит рассмотреть общие закономерности реакций на изменение условий существования.

### Методика

Градиент промышленного загрязнения изучали в 2004-2006 гг. в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда Свердловской обл.), высотный – в 2006 г. на территории государственного заповедника «Денежкин Камень». В градиенте загрязнения выделены четыре зоны на разном удалении от завода: фоновая - 1 в 30 км к западу от источника, фоновая - 2 – 20 км, буферная – 6 км, импактная – 1,5 км. В природном градиенте выделено 3 высотных пояса: лесной (таежный) – до 800 м над уровнем моря, подгольцовых редколесий (800 - 900 м) и верхняя граница криволесья, переходящая в горно-тундровый (900 -950 м).

Для оценки функциональной активности насекомых-филлофагов использовали показатель поврежденности листьев древесных растений. Модельными видами были: в градиенте промышленного загрязнения – осина (*Populus tremula* L.) и береза (*Betula pubescens* L.), высотной поясности – береза (*B. verrucosa* Ehrh. и *B. tortuosa* Ledeb.). В каждой исследуемой зоне случайным образом отбирали по 30 одиночно стоящих хорошо освещенных деревьев приблизительно одинаковой высоты. Деревья находились на расстоянии не менее 10–20 м друг от друга. В конце периода активной вегетации (июль-август) с южной стороны каждого дерева на высоте 1.5–2.0 м срезали по одной ветви длиной 20–30 см, которые анализировали в лаборатории. Выделяли 4 типа повреждений: 1 – выедание тканей и жилок листа с образованием отверстий, 2 – скелетирование, 3 – мины и 4 - галлы. Для 1, 2 и 3 типов определяли балл повреждения по шкале И.А.Богачевой (1979).

При анализе данных за учетную единицу принимали дерево. Для каждого типа повреждений рассчитывали экстенсивность повреждения (отношение количества повреж-

денных листьев к общему количеству обследованных листьев), а также интенсивность повреждения (средний балл для всех листьев с ненулевым повреждением). Произведение экстенсивности и интенсивности повреждения дает среднюю поврежденность листьев на дереве. Под общей экстенсивностью понимали отношение суммарного количества поврежденных листьев (поврежденным считали лист с хотя бы одним типом повреждения) к количеству всех обследованных листьев, общей интенсивностью – сумму средних баллов повреждений первого, второго и третьего типов. При статистическом анализе проводили угловое преобразование долей. За три года исследований проанализировано 23819 листьев (14263 осины и 9556 березы) с 337 деревьев осины и 273 деревьев березы, в т.ч. 94 дерева в высотном градиенте.

Свободно живущих личинок насекомых, обнаруженных на анализируемых листьях в градиенте химического загрязнения, фотографировали и в дальнейшем идентифицировали до вида.

### Результаты и их обсуждение

По данным И.А. Богачевой (1986), основными грызущими филлофагами, населяющими кроны березы на Среднем Урале, являются: чешуекрылые сем. Geometridae и Drepanidae, Microlepidoptera; слоники *Polydrusus* sp. и пилильщики Tenthredinidae. Встречаются также чешуекрылые сем. Noctuidae, Notodontidae и Orgyidae и жесткокрылые сем. Chrysomelidae и Attelabidae. В высотном градиенте на листьях *B. tortuosa* чаще всего встречаются гусеницы Geometridae, Drepanidae, Notodontidae и Noctuidae, личинки пилильщиков (Cimbicidae, Pamphilidae, Argidae и Tenthredinidae), выше границы леса отмечен живущий колониями *Craesus septentrionalis*. Жесткокрылые представлены куркулиноидными жуками, среди которых наиболее многочисленны трубковерты (Attelabidae), семеяды (Apiopidae) и долгоносики рода *Otiorhynchus* (Ермаков, 2009).

За время исследований в градиенте промышленного загрязнения на березе нами отмечены гусеницы *Acronicta leporina* L., *A. alni* L., *A. psi* L., *Colocasia coryli* L., *Moma alpium* Osbeck (Noctuidae), *Cyclophora albipunctata* Hufnagel, *Rheumaptera undulata* L. (Geometridae), *Drepana lacertinaria* L. (Drepanidae) и двух неидентифицированных видов, а также ложногусеницы *Pamphilius* sp. (Hymenoptera, Pamphilidae). Среди жуков преобладали долгоносики родов *Polydrusus* и *Phyllobius*. Листьями осины питались гусеницы *Tethea* or Den-Schif. (Thyatiridae), *Gluphisia crenata* Esper (Notodontidae), *Acronicta megacephala* Den-Schif. (Noctuidae), *Laothoe* sp. (Sphingidae) и двух неидентифицированных видов, а также ложногусеницы Tenthredinidae (Hymenoptera): *Caliroa* sp. и один неидентифицированный вид. Среди жуков наиболее многочисленными были листоеды *Chrysomela populi* L., *Ch. tremulae* F., *Gonioctena viminalis* L., *Phratora* sp. и трубковерты *Byctiscus betulae* L. В минах мы отмечали гусениц чешуекрылых: на осине в массе - *Phyllonorycter apparella* H.-S., (Gracillariidae), на березе – pp. *Eriocrania*, *Stigmella*, *Phyllonorycter*. Галлы на березе, в большинстве случаев, образованы клещами, на осине – клещами и галлицами. Листья березы из района Денежкин Камень, в основном, повреждались личинками пилильщиков сем. Tenthredinidae и трубковерты; другие филлофаги встречались единично; галлы, в большинстве, случаев были образованы клещами.

Наиболее распространенными в градиенте промышленного загрязнения были повреждения 1-го и 2-го типа (до 64% и 65%), наносимые гусеницами, личинками пилильщиков, а также личинками и имаго жуков. Максимальная доля листьев с минами составляла 21% на осине и 0.1% на березе, с галлами – 0.82% и 0.77% соответственно. Картина поврежденности в градиенте загрязнения близка у обоих видов деревьев. С ростом токсической нагрузки сокращается как общая экстенсивность повреждений (рис. 1), так и их интенсивность (рис. 2). Тренды изменений сохраняются во все годы исследований. Общая экстенсивность повреждений листьев осины зависит как от года исследования, так и от зоны загрязнения (табл.1), тогда как на интенсивность влияет только загрязнение. В то же

время у березы экстенсивность не различается между годами, но условия года влияют на интенсивность повреждений. У обоих видов деревьев имеет место значимое взаимодействие условий года и токсической нагрузки при рассмотрении общей экстенсивности.

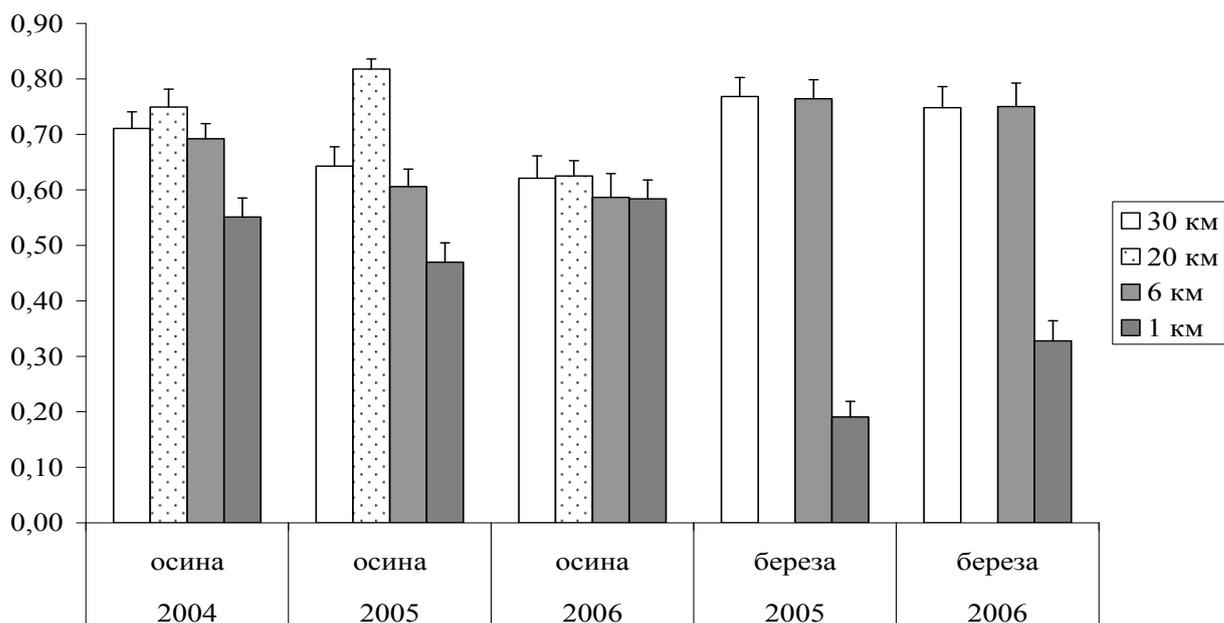


Рисунок 1. Изменение общей экстенсивности повреждения листьев березы и осины в градиенте загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода. По оси ординат – доля поврежденных листьев. Планки погрешностей – ошибка среднего.

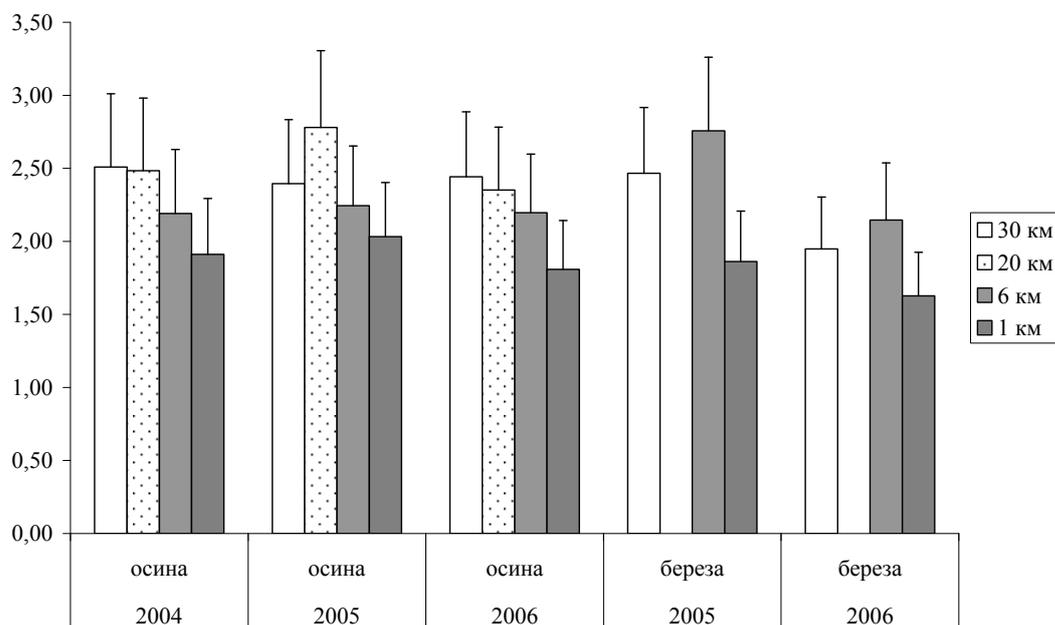


Рисунок 2. Изменение общей интенсивности повреждения листьев березы и осины в градиенте загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного комбината. По оси ординат – суммарный балл повреждения. Планки погрешностей – ошибка среднего.

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа различий поврежденности листьев осины и березы между годами и зонами нагрузки в градиенте промышленного загрязнения

Источник варьирования	Осина				Береза			
	Общая экстенсивность		Общая интенсивность		Общая экстенсивность		Общая интенсивность	
	F	p	F	p	F	p	F	p
Год	5,105	<0,001	2,869	0,058	1,613	0,206	40,478	<0,001
Зона	19,042	0,007	23,292	<0,001	151,407	<0,001	33,445	<0,001
Год*Зона	4,362	<0,001	1,317	0,249	3,625	0,029	2,501	0,085

Общая экстенсивность повреждения листьев березы в высотном градиенте максимальна в тайге и сокращается в поясе подгольцовых редколесий и на границе с горной тундрой (рис. 3А). Это свидетельствует об уменьшении численности филлофагов с увеличением высоты. Наиболее сильно снижается доля скелетированных листьев (второй тип повреждения: 0.58 в тайге, 0.40 в редколесье, 0.26 в тундре;  $F=12.789$ ,  $p<0.001$ ); данный тип повреждения в момент отбора проб наносили, в основном, личинки пилильщиков. Доля повреждений первого типа, наносимых гусеницами чешуекрылых и жуками, остается на одном уровне. Доля других типов повреждений составляет менее 0.1, что не позволяет получить надежную оценку их изменений.

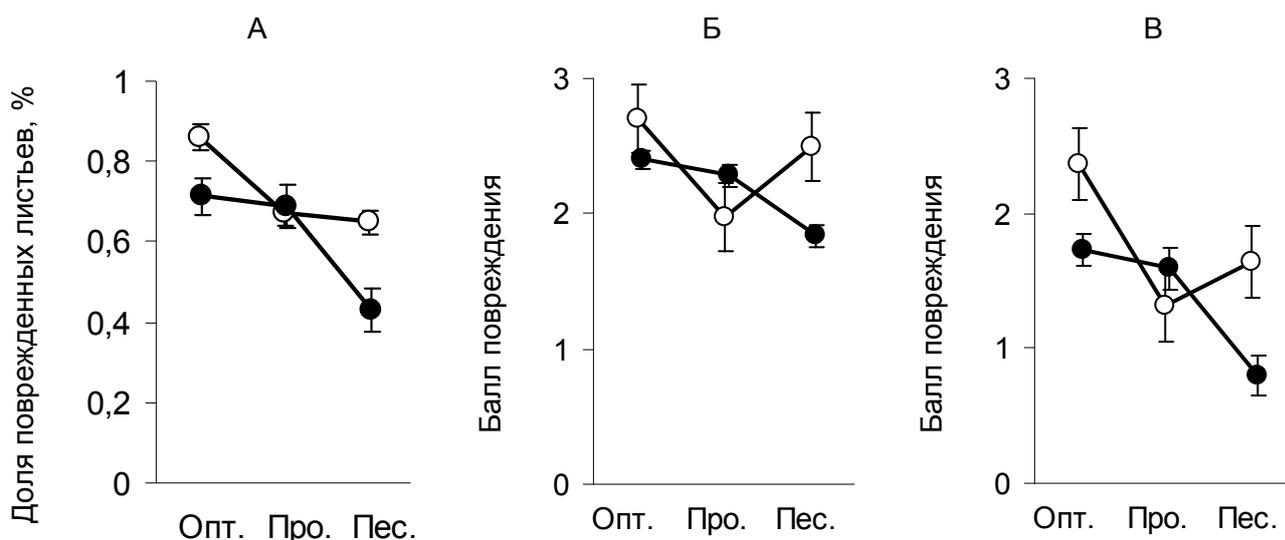


Рис. 3. Функциональная активность филлофагов лиственных деревьев в токсическом (черные кружки; усредненные оценки за 2 года для 2-х видов деревьев) и высотном (белые кружки) экологических градиентах. А – интенсивность, Б – экстенсивность повреждения, В – среднее повреждение (произведение интенсивности и экстенсивности). Варианты биотопов: Опт. – оптимальные (фоновая зона токсического градиента, таежный пояс высотного градиента), Про. – промежуточные (буферная зона, пояс редколесий), Пес. – пессимальные (импактная зона, граница с горно-тундровым поясом). Вертикальные линии – ошибки среднего,  $n=30$ .

Общая интенсивность повреждений в высотном градиенте меняется разнонаправленно. Средний балл повреждений снижается в редколесье, а затем вновь возрастает при переходе к горно-тундровому поясу, почти достигая уровня, наблюдаемого в тайге (рис.

3Б). Примечательно, что на границе с тундрой резко возрастает доля повреждений с высоким баллом. Вероятно, это связано с перестройкой комплекса филлофагов: снижение численности пилильщиков сопровождается возрастанием активности жуков, преимущественно трубновертов, которые изымают более 50% площади листа (баллы 5 и 6).

В целом, судя по интегральному показателю – средней поврежденности листьев модельных деревьев (рис. 3, В) – функциональная активность беспозвоночных филлофагов в обоих средовых градиентах снижается. Таким образом, полученные данные означают, что в пессимальных условиях, вызванных как действием химического загрязнения, так и неблагоприятными природно-климатическими факторами (снижение температуры), происходит уменьшение численности филлофагов и перестройка видовой структуры их комплексов. Установленное значимое различие показателей поврежденности листьев между годами и взаимодействие факторов «год × зона загрязнения» позволяет предположить, что погодные условия могут модифицировать действие загрязнения на активность насекомых-филлофагов. Это, в свою очередь, означает, что для выявления реакции на загрязнение необходимы многолетние наблюдения. Так, отсутствие выраженного эффекта загрязнения на филлофагов в окрестностях Среднеуральского медеплавильного комбината в 2003 г. (Kozlov et al., 2009), возможно, было связано с условиями года.

Авторы выражают глубокую благодарность И.А. Богачевой, Г.А. Замшиной и М.В. Козлову за определение видов филлофагов. Работа завершена при поддержке РФФИ (проект 08-04-91766), программы развития научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), Президиума РАН (программа «Биологическое разнообразие») и УрО РАН (программа междисциплинарных проектов).

#### Список источников

Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах субарктики. Свердловск: АН УрО. 1990. 136 с.

Богачева И.А. Зависимость численности насекомых-фитофагов от уровня загрязненности лесных биоценозов фтором. // Техногенные элементы и животный организм (полевые наблюдения и эксперимент). Свердловск: АН СССР. УрНЦ. 1986. С.43-48.

Богачева И.А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми // Применение количественных методов в экологии. Свердловск: АН СССР. УрНЦ. 1979. С.110-116.

Ермаков А.И. Структура населения беспозвоночных в высокогорьях Северного Урала (на примере массива Денежкин Камень): Дисс....канд.биол.наук . Екатеринбург, 2009. 358 с.

Козлов М.В. Влияние антропогенных факторов на популяции наземных насекомых // Сер. Энтомология. М.: ВИНТИ, 1990. Т. 13. 191 с.

Kozlov M.V, Zvereva E.L, Zverev V.E. Impacts of point polluters on terrestrial biota (comparative analysis of 18 contaminated areas). Chapter 7. Dordrecht ...: Springer. 2009. PP. 297-322.

Zvereva E.L, Kozlov M.V. Top-down effects on population dynamics of *Eriocrania* miners (Lepidoptera) under pollution impact: does an enemy-free space exist?// OIKOS. 2006. V.115. PP.413-426.

Zvereva E.L, Kozlov M.V, Haukioja E. Population dynamics of a herbivore in an industrially modified landscape: case study with *Melanosoma lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae)// Acta Phytopatol. Entomol. Hung. 1997. V.32. PP. 251-258.