На правах рукописи

БОГАЧЕВА ИРИНА АЛЕКСАНДРОВНА

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ С КОРМОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ И ИХ АДАПТАЦИИ К СУЩЕСТВОВАНИЮ В ЮЖНОЙ СУБАРКТИКЕ

(03.00.16 - Экология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Екатеринбург
1997

Работа выполнена в лаборатории регуляции биоценотических процессов Института экологии растений и животных УрО РАН

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, профессор Б.Д.Абатуров

доктор биологических наук, профессор Е.Г.Мозолевская

доктор географических наук, профессор А.А.Тишков

Ведущая организация: Институт лесоведения РАН

Защита состоится 20 января 1998 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.48.02 в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН по адресу: 117071, Москва, Ленинский пр., 33

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН.

Автореферат разослан "___" _____ 1997 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук Л.Т.Капралова

Актуальность исследования. Взаимоотношения организмов разных трофических уровней, в первую очередь продуцентов и консументов - одна из основных проблем экологии. Насекомые-фитофаги - группа консументов, чрезвычайно разнообразная и очень весомая в плане воздействия на растительность. Изучение их роли как консументов было поэтому достаточно интенсивным, но по ряду причин - как биоценотических, так и экономических - сосредоточивалось до 50-х - 60-х годов в основном на лесных экосистемах и агроценозах. Перенесенные в рамках программы МБП на ряд других экосистем, в конце 70-х - начале 80-х годов эти исследования образовали чрезвычайно разветвленную, но цельную область исследований, называемую за рубежом "Insect-Plant Interactions" ("Взаимоотношения насекомых и растений"). Взгляд исследователей на взаимоотношения насекомых и растений радикально изменился за три последние десятилетия; однако бурное развитие исследований по химизму кормовых растений шло в определенной мере в ущерб изучению другой составляющей изменения этих взаимоотношений - абиотических факторов. Особенно искусственным выглядел этот подход применительно к регионам с суровыми климатическими условиями, в том числе к арктическим экосистемам (Haukioja et al., 1985). Возможно, отчасти поэтому эти исследования не получили особого развития в арктических экосистемах. Что же касается Субарктики, особенно лесотундры, то именно здесь (субарктический стационар Кево, Финляндия) активно развиваются исследования по взаимоотношениям насекомых с древесными растениями, причем эти взаимоотношения априори считаются типично лесными. Только в единичных работах Э. Хаукиойи и сотрудников его группы просматриваются попытки выявить зональную специфику наблюдаемых явлений (Haukioja, 1980; Haukioja, Hanhimäki, 1985).

В то же время в высокоширотных экосистемах интенсивно разрабатывается другая экологическая проблема - адаптации насекомых к условиям существования в высоких широтах. Хорошо известны обобщающие работы I.A.Downes, интересные и разноплановые работы Ю.И.Чернова, работы группы S.F.MacLean. Большая часть таких работ касается настоящих арктических экосистем; низкоарктические охвачены значительно менее полно. При этом адаптации насекомых-фитофагов к абиотическим факторам рассматриваются зачастую в отрыве от их взаимоотношений с кормовыми растениями.

Цели и задачи работы. Целями нашего научного исследования было: (1) выяснить, соответствуют ли взаимоотношения насекомых и растений тем, которые наблюдаются в обычных лесных экосистемах умеренной зоны;

(2) Связать адаптации насекомых к кормовым растениям с их адаптациями к существованию в арктических экосистемах. При этом мы ставили себе следующие задачи:

- изучить временную и пространственную изменчивость группировок растительноядных насекомых на древесно-кустарниковых растениях в лесотундре;

- оценить изменчивость поврежденности фотосинтезирующего аппарата этих растений в пространственном и временном аспекте;

- сравнить роль разных факторов, в первую очередь абиотических и химизма кормового растения, в формировании этой изменчивости;

- проанализировать взаимоотношения, возникающие между филлофагом и его кормовым растением при значительном изъятии листовой массы;

- основываясь на представлениях о двух путях адаптации насекомых к условиям существования в высоких широтах, показать, в чем состоят эти адаптации у филлофагов лесотундры, и выявить роль адаптаций к кормовому растению в возможности филлофага проникнуть в высокие широты и закрепиться там.

Научная новизна и практическая значимость.

Впервые для лесотундры (и южной Субарктики вообще) проведено многолетнее изучение группировок растительноядных насекомых на одних и тех же площадках; изучены макропространственные (в основном локальные и биотопические) и временные (сезонные и разногодичные) изменения состава этих группировок. Рассмотрено также распределение насекомых в кроне дерева.

Впервые в больших масштабах (в нескольких точках в течение многих лет) получена оценка роли насекомых-филлофагов как консументов древесных растений лесотундры.

Оценена роль абиотических и биоценотических (в основном кормового) факторов в формировании пространственно-временной изменчивости сообществ насекомых и поврежденности растений. Показана методическая возможность разделения роли этих факторов, состоящая в одновременном использовании наблюдений в природе и лабораторных экспериментов.

При подъеме численности филлофага (листоеда Gonioctena pallidus) изучены восстановление растением (ивой филиколистной) листвы в год массового размножения, а также состояние растений в последующие годы и нарушения, которые происходят у филлофага при питании листвой поврежденных ранее растений. Исследования такого рода в лесотундре единичны.

Сделана попытка показать зональную специфику всех наблюдаемых яв-

лений.

Показан консерватизм отношений, сложившихся между насекомым и его кормовым растением; оценена роль преадаптаций в возможности продвижения широкораспространенных видов в южную Субарктику. Проанализированы возможности увеличения эффективности и интенсивности питания при ускорении роста личинок. Рассмотрена линька как компонент развития и ее таксономические различия у трех основных групп грызущих филлофагов. Впервые показано своеобразие путей адаптации к условиям Севера у представителей этих трех групп.

Положения, выносимые на защиту.

Взаимоотношения насекомых-филлофагов с их кормовыми растениями складываются под влиянием различных факторов. Большие различия в кормовых качествах листьев вызывают разную повреждаемость разных видов кормовых растений, молодой и зрелой листвы. Под влиянием значительного изменения химизма кормового листа развивается и комплекс явлений, происходящих при значительном подъеме численности филлофагов. Абиотические факторы являются основным источником пространственной мозаичности комплексов филлофагов и поврежденности растений, включая внутрикронную изменчивость, а также разногодичных изменений численности фитофагов.

Те стороны взаимоотношений филлофагов и их кормовых растений, которые складываются под влиянием кормового фактора, одинаковы в южной Субарктике и в лесной зоне; те, которые обеспечиваются абиотическими факторами, приобретают в южной Субарктике определенное своеобразие, объясняющееся суровостью климата. Эти отличия скорее не качественные, а количественные, не делающие юг Субарктики чем-то отличным от лесной зоны: напротив, в самой лесной зоне роль лимитирующего фактора по мере продвижения от ее южных границ на север постепенно переходит от дефицита влаги к дефициту тепла.

Проникая в южную Субарктику, лесные виды сохраняют свои связи с кормовыми растениями, сложившиеся у них в умеренных широтах, и развивают адаптации к Северу только в рамках этих связей. Некоторые формы связей с растением при продвижении на Север оказываются более выгодными. Это питание высокоценным кормовым ресурсом (в особенности весенними листьями), обеспечивающим личинке высокую эффективность питания и тем самым скорость роста. Еще одним способом увеличения скорости роста является повышение интенсивности питания, обеспечиваемое выбором теплых участков и поведением обогрева. Филлофаги разных систематических групп согласно их биологическим особенностям имеют в рамках активных

адаптаций разные приспособления к существованию в Субарктике.

Апробация диссертации. Результаты исследований докладывались на: региональных конференциях энтомологов Урала (Миасс, 1983; Свердловск, 1986; Пермь, 1990; Екатеринбург, 1992) и Сибири (Новосибирск, 1985, 1987, 1989); Всесоюзной школе-семинаре, посвященной памяти Д.Н.Кашкарова (Свердловск, 1978); Всесоюзной конференции "Роль дендрофильных насекомых в таежных экосистемах" (Красноярск, 1980); VI Всесоюзной конференции по экологической физиологии (Сыктывкар, 1982); X Всесоюзном симпозиуме "Биологические проблемы Севера" (Магадан, 1983); Всесоюзном семинаре по первичным консументам (Москва, 1983); IX съезде ВЭО (Киев, 1984); Всесоюзном совещании "Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера" (Таллин, 1984); Всесоюзном совещании "Растительноядные животные в биогеоценозах суши" (Валдай, 1984); Всесоюзном совещании "Система мониторинга в защите леса" (Красноярск, 1985); Всесоюзном семинаре "Оптимальный биотоп растительноядного животного" (Красноярск, 1985); Всесоюзном совещании "Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах" (Воркута, 1989); Всесоюзной конференции "Система терморегуляции при адаптации организма к факторам среды" (Новосибирск, 1990); Всесоюзной конференции "Устойчивость лесов к воздействию насекомых" (Красноярск, 1991); Всесоюзном совещании "Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость" (Петрозаводск, 1994); на XVII (Гамбург, 1984), XVIII (Ванкувер, 1988) и XIX (Байюнг, 1992) Международных конгрессах по энтомологии; совместном советско-финском симпозиуме "Факторы динамики численности растительноядных животных" (Новосибирск, 1986); советско-финляндском симпозиуме "Взаимоотношения организмов на трех трофических уровнях" (Финляндия, Кево, 1989); объединенной международной конференции IUFRO/MAB (Абакан, 1989).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 70 работ, в том числе монография и 14 журнальных статей.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения и списка литературы; она изложена на 383 страницах, куда входят 49 таблиц, и сопровождается 37 рисунками. Список использованных работ включает 232 русских и 331 иностранный источник.

ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТА РАБОТЫ

Место работы находится в низовьях Оби, приблизительно на широте Полярного круга, в северной полосе зоны лесотундры, близ ее границы с кустарниковыми тундрами. Исследования проводились в двух точках - в

пойме Оби, где многолетние исследования вели на двух участках: (1) на территории Экологического научно-исследовательского стационара в г. Лабытнанги и (2) в ближайших окрестностях Лабытнанги, и в 50 км от Лабытнанги, на восточном склоне Полярного Урала, где для работы также были заложены 2 учетные площадки: (3) в долине р. Собь и (4) на горе Сланцевая, на верхнем пределе распространения нескольких видов деревьев и кустарников.

В главе охарактеризован климат района работы и подробно описаны рельеф и растительность всех постоянных учетных площадок.

ГЛАВА 2. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ РАБОТЫ

Изучение взаимоотношений растений и растительноядных насекомых - проблема биогеоценологическая. Оно предполагает, с одной стороны, изучение консортивных сообществ насекомых, изменения их состава во времени и пространстве, с другой стороны - изменений, происходящих в кормовых растениях.

Работы по изучению взаимосвязей насекомых-фитофагов и растений должны начинаться с изучения видового состава группировок насекомых. Для этого проводилось энтомологическое кошение по однородным куртинам растений. Использовался стандартный энтомологический сачок; общий объем пробы составлял 100-150 взмахов. На каждом из выбранных видов растений в каждой точке такие обследования проводили обычно 2-3 раза в сезон с 1977 по 1986 г. На участке 2 на нескольких видах растений обследования в течение нескольких сезонов проводили еженедельно. Пробы разбирали, найденных насекомых идентифицировали. Все 367 проб были использованы не только для изучения видового состава консорций, но также временных и пространственных его изменений.

Энтомологическое кошение дополнялось осмотром растений и изучением повреждений, вызванных фитофагами. Особенно важно это для редких и скрытноживущих видов филлофагов, у которых повреждения нередко гораздо заметнее, чем сами филлофаги. На березе извилистой нами выделено 17 хорошо различающихся типов повреждений листьев. Возможность идентифицировать насекомых по этим повреждениям, в некоторых случаях до вида, дала ценную информацию по пространственной и временной изменчивости консорций, по распределению насекомых внутри кроны дерева и по многим другим вопросам.

Следующий этап изучения сообществ насекомых - количественный учет, необходимый для сравнительной оценки численности разных видов.

Мы не ставили перед собой задач, которые требовали бы применения абсолютных методов учета численности, поэтому пользовались только относительными показателями обилия (количество особей на 100 взмахов сачка), что дало достаточно адекватное представление о пространственной и временной изменчивости обилия видов.

Нагрузка насекомых на фотосинтезирующий аппарат растений определялась по повреждениям, которые они оставляют на листьях. Изъятие листовой поверхности - основной показатель, обсуждаемый в данной работе; он представляет из себя отчуждаемую филлофагами площадь листьев, выраженную в процентах от общей листовой поверхности. Мы пользовались для этой работы балльным методом глазомерной оценки доли изъятой листовой поверхности (Богачева, 1979, 1992); его принцип был изложен в "Программе и методике биогеоценологических исследований" (1974). Параллельно с изъятием площади листьев мы часто пользуемся более простым показателем - поврежденностью листьев (процент поврежденных листьев от их общего числа); он хорошо характеризует различия в заселении филлофагами разных биотопов, частей кроны и т.д. Обычная проба состояла из 20-30 веток объемом каждая 50-60 листьев, так что ее общий объем составлял около 1500 листьев. С одного растения при этом брали только одну ветку. Срезав с деревьев ветки с листьями, мы в дальнейшем сохраняли в записи данных сведения о положении каждого листа на ветке и побеге. Если прямой необходимости в этих сведениях в данном случае не было, то всю пробу можно было рассматривать как рандомизированную.

Для решения ряда вопросов использовали простейшие лабораторные эксперименты. Во-первых, это оценка интенсивности и эффективности питания насекомых. Насекомых при этом содержали в садках, представляющих из себя обычно чашки Петри, выстланные увлажненной фильтровальной бумагой; корм меняли ежедневно. Личинку содержали в садке в течение по крайней мере всего последнего возраста; ее взвешивали на торзионных весах с точностью до 1 мг - обычно раз в сутки, в одно и то же время. Фиксировали все изменения в состоянии и поведении личинок. Второй тип экспериментов - это эксперименты по пищевому предпочтению. В отличие от предыдущих, объектом изучения здесь являются растения, а насекомые выступают в роли тест-объектов для изучения разнокачественности растительного материала. В чашку Петри помещали для сравнения листья (реже побеги) разного качества: например, с растений из разных биотопов, или старые и молодые листья одного растения, и т.д., а также одно или несколько насекомых и оставляли на сутки, после чего измеряли съеденную

площадь листьев. Все лабораторные эксперименты проводили таким образом, чтобы избегать т.н. "псевдорепликации" (Hulbert, 1984; Neuvonen, Haukioja, 1985), т.е. используя в опыте не только несколько личинок, но и растений.

Решение некоторых вопросов, особенно изучение реакции растения на повреждение филлофагами, потребовало специальных экспериментов и наблюдений, в том числе полевых. Такие частные методики излагаются в соответствующих разделах.

Простейшие приемы статистической обработки материала использованы везде, где это диктовалось необходимостью сравнений средних (t-критерий Стьюдента) или рядов распределений (χ^2 Пирсона); указания на достоверность наблюдаемых различий введены в таблицы или упоминаются в тексте. Коэффициенты корреляции вычислялись обычно на ручном калькуляторе или с использованием пакета компьютерных программ "QUATTRO-PRO"; вычисление уравнений зависимостей выполняли с использованием пакета программ "Statgraphics".

ГЛАВА 3. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НАСЕКОМЫХ С РАЗНЫМИ ВИДАМИ РАСТЕНИЙ

Раздел 3.1. Взаимоотношения насекомых с растениями разных жизненных форм.

Изучая арктические растения, относящиеся к разным жизненным формам, исследователи показали, что наиболее приемлемыми являются листья листопадных кустарников, в особенности ивы (MacLean, Jensen, 1985; Chapin et al., 1986). На втором и третьем местах по приемлемости стоят полулистопадные кустарнички, листья которых отмирают на следующий год (представитель - Dryas integrifolia), и многолетние травянистые двудольные растения. Еще менее приемлемы "злаковидные травы" (злаки, осоки и ситники), мхи и лишайники, а на последнем месте стоят вечнозеленые кустарнички. Число членов консорций в общем вполне соответствует показателю приемлемости листьев. Известно, что именно с ивами в тундре связано наибольшее число фитофагов (Фридолин, 1936; Чернов, 1980; Oliver et al., 1964), а на вечнозеленых растениях их может не быть вообще (MacLean, Jensen, 1985).

В своей работе по взаимоотношениям насекомых с растениями Субарктики мы, по существу, ограничивались только растениями одной жизненной формы - листопадными деревьями и кустарниками. Однако, в 1983-85 гг. мы провели обследование консорций некоторых видов двудольных травянис-

тых растений, а в 1985 и 1987 гг. оценили освоение листьев у 7 видов, которые казались нам наиболее повреждаемыми.

Обследование группировок насекомых, связанных с травянистыми растениями, показало, что видовой состав их очень небогат. Если на древесных растениях за три года работы можно найти по несколько десятков видов связанных с ними фитофагов, то у обследованных травянистых растений было найдено всего по четыре-восемь видов. При этом основные повреждения производят обыкновенно один, редко два вида. Монодоминантность консорций - явление, вообще характерное для растений высоких широт; так же обстоит дело и у древесных растений.

Доля фотосинтезирующей поверхности, изымаемая у травянистых растений, очень невелика: от 0,2 до 3,1%. В среднем для семи исследованных видов растений она составляла 1,4%. Это на порядок ниже, чем у растений той же жизненной формы в средних широтах.

Раздел 3.2. Взаимодействие насекомых с разными видами древесных растений

Для исследования древесных растений мы выбрали виды, распространенные как в Нижнем Приобье, так и в Субарктике вообще: березу извилистую Betula pubescens ssp. tortuosa, карликовую березку B. nana, иву филиколистную Salix phylicifolia (кустарник с голыми листьями), мохнатую S. lanata (кустарник с сильно опушенными листьями) и шерстистопобегую S. dasyclados (высокий кустарник со слабо опушенными листьями), ольху кустарную Alnus fruticosa, смородину щетинистую Ribes hispidulum и лиственницу сибирскую Larix sibirica. В диссертации приводятся краткие характеристики консорций этих растений, с указанием относительного обилия массовых (более 100 особей на 100 взмахов сачка) и обычных, а также редких, но достаточно характерных видов. Здесь же для березы извилистой описаны внешний вид и принадлежность выделенных типов повреждений; описания сопровождаются рисунком.

Обследования группировок насекомых на древесно-кустарниковых растениях в 1977-86 гг. показало, что наиболее богаты видами ивовые консорции. Так, на иве филиколистной в двух обследованных точках (участки 2 и 3) найдено 62 и 64 вида фитофагов, консорции берез включают до 47 видов в одной точке, а наиболее бедными являются консорции смородины и лиственницы (правда, обследованные только в течение 6 лет). Поскольку объем материала, использованного для анализа, в решающей степени влияет на сравнительную оценку видового богатства группировок насекомых

на разных видах растений (Karban, Ricklefs, 1984), кроме таблицы, содержащей полные данные по каждому виду за все годы обследований, в диссертации приводятся также данные за 1978-82 гг., когда на каждом виде растений в каждой точке взято по 10-12 проб. Эти материалы менее полны, зато дают возможность более корректных межвидовых сравнений.

Показано, что систематически наиболее близкие (а значит, и химически сходные) растения - виды одного рода - имеют и самые близкие по составу группировки питающихся на них насекомых: коэффициент сходства (по Жаккару) разных видов ив составляет 42-50%. Практически все многочисленные и даже обычные виды насекомых у них общие. Сходство березы извилистой и карликовой березки - 33%, берез с ольхой - около 20%, берез с ивами - около 16%, а лиственница - единственное голосеменное растение в нашей подборке видов - практически не имеет общих филлофагов с другими деревьями и кустарниками.

Основной фактор, определяющий приуроченность насекомых к растениям определенной жизненной формы, - химизм кормового растения, но сходство видов рассматривается нами и с экологической точки зрения (деревья - кустарники, растения с гладкими - растения с опушенными листьями, растения с листьями разного размера). Приходится констатировать, что практически не изучен вопрос о соотношении химических и экологических факторов при заселении фитофагами разных видов растений в природе. Ситуация, когда в садках личинок можно благополучно выкормить на растениях, не заселяемых или мало заселяемых в природе, достаточно типична, причины же ее обычно остаются не известными.

Освоение насекомыми-филлофагами листьев древесных растений приводится в диссертации в сводной таблице (табл. 1), из которой видно, что наибольшую долю листовой поверхности - 8-12% в годы обычной численности филлофагов - теряют опять-таки ивы (ива шерстистопобегая - меньше других видов), меньше - березы, еще меньше - ольха, смородина и жимолость (Богачева, 1979, 1990). Изъятие площади листьев у ив вполне соответствует обычному для леса уровню потребления листьев древесных пород, которое ряд авторов (Баранчиков, 1986, 1990; Schowalter, 1989) считает близким к 7-8%. Средний же уровень потребления листьев древесных пород в лесотундре примерно вдвое ниже, чем в лесах средней полосы, но в два с лишним раза выше, чем у травянистых растений лесотундры. Примерно такое же соотношение потребления у древесных и травянистых растений указывается и для средних широт (Southwood et al., 1986; Pimentel, 1988). Трудно однозначно указать, по какой именно причине

Таблица 1

Величина изъятия листовой поверхности в разные годы у основных древесных пород

Год	Вид растения	Betula tortuosa				Betula nana			Alnus	Salix lanata			S.phylicifolia	S.dasyclados		Ribes
	Номер участка	1	2	3	4	2	3	4	4	2	3	4	2	3	3	3
1973		-	1,4	-	-	-	-	-	1,8	-	-	-	-	10,7	-	-
1977		4,5	4,7	1,2	2,2	1,8	2,6	0,7	1,1	11,5	9,7	5,8	5,4	9,2	2,7	1,5
1980		0,5	2,0	2,1	-	0,9	0,6	-	2,9	2,3	5,2	-	4,6	8,4	4,9	-
1981		0,2	1,7	1,0	1,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1982		3,2	2,3	1,0	0,9	1,7	1,6	1,6	1,6	2,0	7,1	3,4	3,3	12,2	2,9	-
1983		3,6	3,9	1,2	3,1	-	-	0,8	1,5	-	-	3,3	3,6	-	-	-
1984		2,7	4,0	2,8	-	1,7	5,2	3,3	-	3,2	-	5,4	-	11,2	6,2	-
1985		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,7	6,8	-	-
1986		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,1	9,6	-	-
1987		3,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,1	10,0	-	-
1988		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1989		1,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42,2	-	-
1990		4,1	2,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	58,7	19,0	-
1991		4,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25,5	-	-
1992		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38,4	-	-
1993		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12,2	-	-
1994		2,3	4,2	1,5	1,4	-	-	-	-	-	-	-	-	12,2	-	-

древесные листопадные растения осваиваются филлофагами больше растений других жизненных форм. Возможно, решающую роль играет близость механизмов их химической защиты, которая благоприятствует переходу филлофагов с одной породы на другую. Свою роль может играть и "архитектурная сложность", более высокая у древесных растений по сравнению с прочими, а для многих видов растений и их высокое обилие.

Поврежденность листьев растений довольно тесно связана со сложностью их консорций: чем богаче консорции данного вида растений, тем больше и изъятие листовой поверхности. Коэффициент корреляции этих показателей довольно высок и составляет + 0,835. Тесная связь поврежденности с богатством консорций не говорит, однако, о наличии здесь причины и следствия. То и другое является хорошей мерой пригодности данного вида растения для питания филлофагов, включая в это понятие и показатели обилия растений в самом широком смысле слова.

При рассмотрении состава консорций в качестве массовых и обычных чаще всего выступают широкораспространенные или бореальные виды. Преобладание таких видов в фаунистических списках показано в диссертации на некоторых хорошо обработанных систематических группах насекомых, являющихся по преимуществу фитофагами: листоедах, слониках, пилильщиках, чешуекрылых. Основу видовых списков изучаемого региона составляют обычные лесные виды, находящиеся в южной Субарктике на северной границе своего ареала. Настоящие арктические виды здесь редки, а гипоарктические могут быть достаточно обычными, но предпочитают не лесные или кустарниковые, а настоящие тундровые сообщества - как, например, листоед Phratora polaris и ряд пилильщиков (см. главу 4). Преобладание широкораспространенных видов роднит южную Субарктику с лесными экосистемами и отличает ее от настоящих арктических экосистем, где доминируют арктические виды.

ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ

Раздел 4.1. Географическая изменчивость

Мы проводили исследования в одном географическом районе, поэтому рассмотреть этот вид изменчивости только на своем материале не можем. Чтобы получить представление о ней, мы сопоставили наши данные с данными по другим, географически отдаленным районам той же зоны. Широкое изучение березовых консорций было предпринято в Фенноскандии, Шотлан-

дии, Исландии, Гренландии, Северной Америке (Haukioja, Koponen, 1975; Koponen, 1978, 1980, 1983, 1984; Koponen, Iso-Iivari, 1978). Сравнив собственные данные по консорциям березы извилистой с этими материалами, мы выявили большое сходство группировок насекомых, питающихся березой, в низовьях Оби, Фенноскандии и Шотландии, вплоть до доминирования в этих точках одних и тех же видов насекомых. Очень сходными - даже по численности многих видов филлофагов - оказались консорции карликовой березки на западе (Аляска) и востоке (Лабрадор) Северной Америки (Koponen, 1984). В других местах, например, в Гренландии, выявлены большие отличия в видовом составе консорций. Следует, однако, иметь в виду, что при обсуждении географических различий не надо забывать о биотопической (см. ниже) и разногодичной изменчивости, которые могут быть очень высокими.

Раздел 4.2. Локальная изменчивость

Локальную изменчивость (различия в точках, расположенных на расстоянии в несколько десятков километров друг от друга) мы смогли охарактеризовать, сравнивая консорции и поврежденность одних и тех же видов растений на участках 1 или 2 с участком 3, удаленным от них на 50 км. Для этого использовали консорции березы извилистой. На Полярном Урале (участок 3) они довольно заметно отличаются от таковых в районе Лабытнанги (участки 1, 2). Некоторые из наблюдаемых различий удается объяснить как фенологические или биотопические, другие объяснить не удается. Использовали также сравнение участков 1 и 2 с временной учетной площадкой в окрестностях Салехарда, расположенной на расстоянии 20 км от них; здесь группировки березовых филлофагов оказались весьма сходными. Рассмотрев, кроме своих, литературные данные по локальной изменчивости консорций, мы пришли к заключению, что главную роль в формировании локальных различий играют абиотические факторы. Если подобрать максимально сходные биотопы, то локальные различия оказываются небольшими: на расстоянии в десятки километров пространственный фактор сам по себе решающей роли не играет (Богачева, 1980, 1990).

Раздел 4.3. Биотопическая изменчивость

Биотопическая изменчивость (различия в точках, находящихся в пределах одного-двух километров) состава консорций широко показана на сообществах насекомых-фитофагов березы извилистой. Для этого использовали сравнение участков 1 и 2, 3 и 4, а также разовые учеты кошением на

склонах разной экспозиции и анализ лиственных проб, взятых в разных биотопах в окрестностях Лабытнанги.

Анализ этих материалов показал, что целые систематические группы насекомых могут доминировать в одних местах и почти отсутствовать в других. К таким сильно варьирующим группам относится, например, слоник Polydrusus ruficornis, который занимает в пределах территории лишь самые благоприятные для него хорошо прогреваемые биотопы с нарушенным травяно-моховым покровом, где достигает высоких плотностей.

Далеко не всегда мы умеем выделять и характеризовать особенности биотопа, существенно важные для насекомых. Однако в тех случаях, когда нам удается выделить биотопы, явно различающиеся по каким-то существенным параметрам, всегда обнаруживаются и закономерные различия в составе консорций. Среди таковых можно назвать различия в составе консорций северного и южного склонов, а также интразональных и зональных плакорных участков. В каждом случае в более суровых условиях отмечены более бедные консорции с более низкой численностью филлофагов и запаздыванием фенологических явлений. Что касается различий в сообществах насекомых на березе на Полярном Урале в долине Соби и на южном склоне Сланцевой, то обилие сосущих насекомых при подъеме в горы снижается, но численность других видов, например, многих минеров может заметно возрастать. Мы связываем эти различия с разным углом падения солнечных лучей, благодаря чему на южном склоне складываются местообитания, более благоприятные по температурным условиям.

Биотопические различия поврежденности растений мы показали не только на березе извилистой, но и на ивах. На участке 3 мы смогли выделить биотопы, средняя поврежденность растений в которых различается в 10-15 раз. Такая большая мозаичность биотопов по поврежденности растений отличается от ситуации в лесах средней полосы в первую очередь не величиной наблюдаемых различий, а малыми изменениями рельефа, которыми эти различия обеспечиваются. Вследствие этого площадка, выбранная вначале для учета как однородная, при детальном обследовании может оказаться весьма гетерогенной. Необходимо также отметить, что степень гетерогенности территории может быть совершенно различной в отношении разных видов (Богачева, 1988, 1990).

Раздел 4.4. Индивидуальная изменчивость

Изменчивость состава консорций и величины освоения от растения к растению в пределах одного биотопа в Субарктике изучена довольно сла-

бо. В то же время в лесных сообществах, от северной границы до тропиков, она весьма значительна. В диссертации мы рассмотрели три аспекта этой проблемы: (1) растения разного возраста; (2) одновозрастные растения; (3) разнополые растения у двудомных видов.

Первый аспект рассмотрен на березе извилистой; оценивали поврежденность листьев у растений разного возраста на участке 1. Исследователи часто находят более низкую поврежденность у молодых растений, рассматривая явление с позиций более высокой защищенности их листьев по сравнению с листьями зрелых деревьев. В нашем случае во всех подобранных парах больший ущерб был нанесен более молодому растению (высота от 0,8 до 3,5 м), причем изъятие площади его листьев в среднем в 2,2 раза превышает таковое у взрослых растений (высотой от 3,5 до 9 м), так что данный случай не подтверждает "лучшую защищенность молодых растений". Мы рассматриваем его как следствие большего числа листьев, приходящегося на единицу площади проективного покрытия, у взрослых деревьев; это снижает нагрузку на лист у самого значимого в этой точке филлофага березы - слоника P. ruficornis.

Влияние пола растений на поврежденность его листьев рассмотрено на двух видах ивы. В литературе нередко отмечается большая поврежденность листьев у мужских растений конопли, щавеля, морошки, облепихи, тополя, ивы (Ågren, 1987). Мы не обнаружили достоверных различий в поврежденности мужских и женских растений у обследованных нами видов.

Наконец, одновозрастные растения в одном биотопе повреждаются примерно одинаково. (Следует, однако, отметить, что на Севере высока микробиотопическая изменчивость поврежденности растений, которую не следует принимать за индивидуальную.) Соотношение биотопической и индивидуальной изменчивости поврежденности листьев растений обратно тому, что наблюдается в среднетаежных биоценозах (MacLean, Lidstone, 1982); это показывает, что в южной Субарктике в пространственной неоднородности отношений насекомое-растение наибольшее значение имеют абиотические факторы, а не химизм кормового растения.

ГЛАВА 5. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАСЕКОМЫХ В КРОНЕ ДЕРЕВА

Раздел 5.1. Периферическая и внутренняя часть кроны. Световые и теневые листья.

При исследовании повреждений насекомыми разных листьев внутри кроны дерева сравнительно часто обсуждаются категории т.н. "световых"

и "теневых" листьев. С точки зрения ботаников это листья во внешней и внутренней частях кроны, отличающиеся друг от друга по ряду морфологических, анатомических, физиологических и биохимических параметров (Бюсген, 1961). Многие из них имеют значение для насекомых и служат основанием для выбора той или иной категории листьев. Следует, однако, иметь в виду, что растение является для насекомых не только объектом питания, но и местом обитания, и они могут выбирать как наиболее приемлемый корм, так и подходящие микроклиматические условия. Мы попытались разделить эти факторы, используя одновременно: (1) оценку различий между световыми и теневыми листьями; (2) изучение предпочтения насекомых-филлофагов к определенной категории листьев в природе; (3) изучения этого явления в лабораторном эксперименте. Этот анализ мы проводили только на листьях брахибластов (Богачева, 1993).

Качественные различия листьев. Определяли только содержание сухого вещества и удельный вес дистальных (на верхушке) и базальных (при основании) листьев с веток длиной около 40 см. Оказалось, что в дистальных листьях процент сухого вещества выше, чем в базальных (29,90 против 27,43; $p < 0,001$). Удельный вес листовой пластинки в дистальных листьях также выше (18,6 против 16,6 мг/см^2, $p < 0,05$). Величина этих различий меньше, чем между настоящими световыми и теневыми листьями (Schultz, 1983), так как кроны берез в Субарктике не плотные; тем не менее, в периферической части кроны листья находятся в условиях лучшего освещения, чем в центральной.

Оценка повреждений листьев в природе. Для этой цели с деревьев срезали 40-сантиметровые ветки и на каждой выбранной ветке брали листья с трех дистальных брахибластов и с трех базальных. Общее изъятие площади среднего листа, взятого с дистального конца ветки, примерно вдвое превышало изъятие площади листа при основании ветки. Анализ принадлежности точно идентифицированных повреждений самого распространенного типа, принадлежащих слонику P. ruficornis, показал ту же закономерность.

При экспериментах по пищевому предпочтению в кроне березы случайным образом выбирали ветку и брали с нее два листа - дистальный и базальный. В садок помещали по 2 листа; как тест-объекты использовали гусениц Epirrita autumnata (по одной на садок), слоников Phyllobius maculatus (по одному) либо Polydrusus ruficornis (по четыре). Ни один из видов, использованных в опытах по пищевому предпочтению, не обнаружил в опытах избирательного питания дистальными листьями березовой

ветки, в том числе и слоник P.ruficornis, который предпочитает питаться этими листьями в природе. Напротив, в экспериментах все виды демонстрировали тенденцию выбирать нижние листья ветки, хотя она и не была статистически достоверной. Если же данные по всем видам объединить, то предпочтение филлофагов к базальным листьям становится достоверным ($p < 0,05$). Напрашивается вывод, что реально имеющиеся различия кормовых качеств дистальных и базальных листьев вызывают некоторое (слабое) предпочтение филлофагов к базальным листьям, а найденное в природе избирательное повреждение дистальных листьев вызывается какими-то иными факторами. Мы предполагаем, что высокий уровень потребления листьев во внешней части кроны (на дистальной части ветки) - следствие того, что на Севере насекомые стремятся питаться на освещенных листьях, увеличивая температуру тела за счет солнечной радиации.

Раздел 5.2. Высотные уровни.

Для этого исследования мы использовали березу извилистую на участке 1; лиственные пробы брали в четырех высотных уровнях: 0-0,5 м; 0,5-1,0 м; 1-2 м; 2-4 м. Эту работу проделали в августе 1982 и 1987 гг. Кроме того, 18-19 июля 1982 г. провели четыре кошения в разное время суток: 22-23, 4-5, 10-11 и 16-17 ч. Результаты дали представление не только о приуроченности отдельных групп филлофагов к определенным уровням кроны, но и о их суточных вертикальных миграциях (Богачева, 1984).

По типу вертикального распределения в кроне насекомые более или менее ясно распадаются на три группы: большинство видов заселяет нижнюю часть кроны, немногие предпочитают ее верхнюю часть. Мы предполагаем, что такой тип размещения формируется под влиянием лимитирующего действия температуры. К этому фактору возможны два пути приспособления. Первый - использование приземной части кроны, где температура и влажность воздуха обычно выше, а скорость ветра - заметно ниже. Второй путь - использование верхней части кроны. Это позволяет фитофагу обогреваться за счет солнечной радиации, что чрезвычайно характерно для видов арктических и альпийских местообитаний. Особенно важен такой обогрев в утренние часы, когда нижняя часть кроны затенена. Показано также, что в теплые годы (каким был 1987 г.) крона осваивается более равномерно.

Слоники - единственная группа насекомых, совершающая настоящие суточные миграции в пределах кроны. Утром они поднимаются в верхнюю ее

часть, а во второй половине дня спускаются обратно на нижние уровни, перемещаясь по окружности кроны и по ее высоте так, чтобы все время находиться на солнце. Сходные вертикальные миграции (только меньшего масштаба) мы наблюдали и у некоторых других видов филлофагов: гусениц E.autumnata, личинок листоеда G.pallidus, тли E.punctipennis. В утренние часы они перебирались на концевые листья побегов (гусеницы E.autumnata - на дистальную часть ветки), освещенные солнцем, и питались там, а через несколько часов возвращались на прежнее место питания.

Реально существующие экологические и кормовые различия в разных частях кроны - с одной стороны, биологические особенности и экологические требования видов, слагающих консорции - с другой стороны даже в Субарктике создают довольно пеструю картину освоения кроны в целом. Она дополняется суточными миграциями отдельных видов. В средней части лесной зоны общим итогом часто является более или менее равномерное освоение всех частей кроны, хотя отдельные виды предпочитают какую-то одну. Однако резкое доминирование одного вида филлофагов или одного фактора (значительное затенение нижних ярусов) создают и здесь преобладание повреждений на каком-то одном уровне кроны. В аридных регионах, где лимитирующим фактором становится влажность, часто более плотно бывает заселена внутренняя часть кроны в ее нижних ярусах.

Раздел 5.3. Стороны разной экспозиции

На Приобском Севере мы провели эту работу в 1981 и 1987 гг. на березе извилистой. Удалось показать, что ряд групп насекомых явно предпочитает южную и западную стороны кроны дерева. Объясняется это тем, что насекомые, заселяющие нижнюю часть кроны, именно там находятся в условиях повышенных температур. Вероятно, это приспособление, обычное для тех видов насекомых, которые во время питания не могут совершать больших перемещений в кроне. В то же время такие подвижные филлофаги, как слоники, не отдают предпочтения какой-либо стороне кроны березы, поскольку обходят ее всю по окружности вслед за солнцем, используя солнечную радиацию для повышения температуры тела. Мы показали, что в соответствии с этой схемой в нижнем уровне кроны они больше повреждают листья на южной и западной стороне, а в верхнем уровне - на восточной стороне кроны.

На севере лесной зоны у насекомых еще часто наблюдается предпочтение к западной и южной сторонам кроны, а теплолюбивые виды сохраняют его вплоть до лесостепной зоны. Но по мере продвижения на юг низкая

температура вегетационного сезона перестает быть фактором, лимитирующим развитие насекомых. В большой части лесной зоны у разных видов филлофагов, скорее всего, проявляются разные тенденции, что обеспечивает сравнительно равномерное освоение кроны по сторонам разной экспозиции. В плотных, сомкнутых древостоях различение сторон кроны не выражено и у насекомых одного вида из-за малой разницы в освещенности этих сторон. По мере продвижения к аридной зоне насекомые начинают избегать южной стороны кроны дерева.

Зональный обзор позволяет прийти к заключению, что основными факторами, определяющими разную заселенность сторон кроны разной экспозиции, являются микроклиматические факторы, действующие непосредственно на насекомых. Исследователи при обсуждении причин, по которым насекомые выбирают определенную сторону кроны кормового растения, как правило, также ссылаются именно на микроклиматические факторы.

Раздел 5.4. Распределение филлофагов в пределах побега.

Ветвь (тем более побег) как субъединица кроны находится в одинаковых экологических условиях, т.е. на одной стороне и в одном и том же вертикальном уровне кроны. Вариабельность поврежденности за счет экологических параметров здесь почти снимается. Зато кормовые характеристики листьев на этом небольшом, экологически однородном пространстве могут резко различаться.

У основных древесных пород Севера листва каждый год создается в течение значительной части вегетационного сезона. В таком случае у фитофагов в каждый момент времени есть выбор между листьями с разными кормовыми свойствами. По ряду причин многие виды филлофагов из имеющейся на дереве листвы предпочитают выбирать молодую. Это приводит к избирательной повреждаемости дистальных частей побега.

Рассматривая процесс освоения побегов в его сезонной динамике, мы выделили в удлиненных побегах березы извилистой три участка: основание, середину и верхушку. В начале сезона больше бывают повреждены листья, раскрывшиеся первыми, но поврежденность нижних листьев на ауксибластах уже и в это время выше, чем на брахибластах. Поврежденность средних листьев ауксибластов уравнивается с нижними уже к середине июля, верхних - еще на неделю позже. Позднее, по мере старения листьев, развернувшихся первыми, нагрузка переносится на более молодые листья - на дистальную часть ауксибластов. В августе многие филлофаги питаются преимущественно на ауксибластах. В итоге к концу сезона брахибласт бы-

вает поврежден меньше ауксибласта, а на ауксибластах формируется ступенчатость освоения, показанная Ю.Н.Баранчиковым (1983) на древесных растениях южно-таежной зоны Сибири. Такая же ступенчатость наблюдается и у карликовой березки, и у ивы, с той лишь разницей, что у ивы она хорошо выражена уже в начале сезона.

С учетом разницы во времени существования листьев на побеге избирательность питания листьями на дистальном участке ауксибласта видна наиболее отчетливо. Например, у березы извилистой суточная нагрузка на верхушечные листья ауксибластов на порядок выше той, что приходится на листья брахибластов.

Комплекс филлофагов включает виды с разными требованиями к качеству листвы. Привлечение данных по потреблению листвы определенного качества позволяет нам сделать заключение о существовании среди филлофагов Субарктики 4 групп по сезонности их питания: (1) Весенние виды, питающиеся молодой, растущей листвой. (2) Летние виды, активно избирающие молодую листву и поэтому питающиеся на дистальных участках удлиненных побегов. (3) Летние виды, активно избирающие зрелую листву. (4) Летние и летне-осенние виды, не проявляющие явного предпочтения к определенной категории листьев.

Раздел 5.5. Крупные и мелкие листья.

В качестве одного из критериев выбора насекомыми листьев в кроне дерева часто называют размер листа (Whitham, 1978, 1983; Fuentes, Etchegaray, 1983; Bultman, Faeth, 1986; Auerbach, Simberloff, 1989; Higashiura, Kikuzawa, 1990). Этот феномен объясняют химизмом, разным у крупных и мелких листьев, морфологией и анатомией листа и его размером как таковым. Обычный путь обнаружения этого феномена - взятие пробы листьев в кроне дерева случайным образом. Чтобы иметь право использовать этот метод, мы должны быть уверены, что выполняется по крайней мере одно из двух условий: (1) повреждения насекомых случайным образом распределены в кроне дерева; (2) листья разных размеров случайным образом распределены в кроне.

Что касается первого условия, мы уже показали, что, как правило, справедливо обратное: насекомые обычно питаются на листьях определенного возраста, в определенных участках ветки и кроны дерева. С другой стороны, листья разных размеров также распределены в кроне не случайно. В периферической части кроны они мельче, чем во внутренней ее части, а в верхней части кроны мельче, чем в нижней. Существует также

вполне определенная модель распределения размеров листьев в пределах удлиненного побега.

Рассмотрев этот вопрос на материале по березе извилистой и иве филиколистной на участке 1, мы установили, что основные филлофаги этих растений (соответственно слоник P. ruficornis и листоед Gonioctena pallidus) предпочитают питаться в дистальном участке удлиненного побега. Однако из-за разной модели распределения размеров листьев вдоль оси удлиненного побега (размер листа уменьшается от основания к верхушке побега у березы и увеличивается у ивы) при использовании случайной пробы в первом случае наблюдается феномен "выбора мелкого листа", во втором - "выбор крупного листа". Феномен исчезает, если для анализа подобрана листва одинакового возраста (например, у березы - с брахибластов). В наших примерах причиной его существования было предпочтение филлофагов к листьям определенного возраста; поскольку такое предпочтение филлофагами, как правило, проявляется, существование феномена "выбора листьев определенного размера" тоже должно быть скорее правилом, чем исключением (Bogacheva, 1994).

Все работы, выполненные в лесной зоне, основаны на использовании рандомизированной пробы и не могут служить доказательством действительного выбора насекомыми листьев определенного размера; это не позволяет нам судить, отличается ли в этом отношении Субарктика от других зон.

Приведенные в настоящей главе материалы показывают, что мозаичность древесного растения как кормового ресурса для филлофагов в южной Субарктике еще хорошо выражена по многим параметрам. Наблюдаемые различия в размещении филлофагов и поврежденности листьев создаются как изменениями экологических факторов, так и кормовых качеств листа.

ГЛАВА 6.1. ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ

Раздел 6.1. Сезонная динамика состава консорций и поврежденности древесных растений

Листья любого вида растений как кормовой ресурс не остаются постоянными в течение вегетационного сезона. Напротив, их физические свойства и химический состав претерпевают вполне закономерные изменения, достаточно полно описанные в литературе 40 - 80-х годов. Содержание воды в тканях листа уменьшается в течение лета, в сухом веществе

снижается доля азота. Напротив, с возрастом листа увеличивается содержание в нем балласта - целлюлозы, гемицеллюлозы, лигнина. Более или менее постоянным остается только содержание жиров, а сезонные модели изменения содержания углеводов, по-видимому, наиболее вариабельны. Меняется не только содержание веществ, необходимых для питания фитофагов, но и защитных веществ. Заметно возрастает в течение сезона плотность покровов листа.

Листья листопадных древесных растений в Субарктике растут особенно быстро. В течение вегетационного сезона они претерпевают здесь те же изменения, что и в лесной зоне, только - ввиду его краткости - за значительно меньшее время. Мы определяли только один показатель - содержание воды в листьях (Богачева, 1983, 1990).

Изменение химизма листьев влечет за собой и сезонную смену состава консорций. Смена видов в консорциях, как и изменение химизма листа, происходит на севере быстро, и разграничивать группы с разной фенологией питания приходится довольно условно. Конкретные погодные условия вегетационного сезона заметно модифицируют календарные сроки питания многих видов. Тем не менее, можно все-таки выделить три группы филлофагов: весенне-летнюю, летнюю и летне-осеннюю. Виды первой группы в типичные по температурным условиям годы развиваются в конце июня - первой половине июля; второй - во второй половине июля - начале августа; третьей - в августе - начале сентября (Богачева, 1986).

Кошения, проводимые на древесно-кустарниковых растениях три раза в сезон, как раз и должны были охватить сезонную изменчивость группировок филлофагов. Разнообразие группировок грызущих филлофагов в целом более велико во второй половине вегетационного сезона, но основные их группы имеют каждая свою тенденцию сезонного изменения. Разнообразие листоедов остается примерно одинаковым на протяжении сезона, но многочисленных видов больше среди весенних. Число обнаруженных видов чешуекрылых резко падает в середине вегетационного сезона и еще более резко возрастает к его концу, правда, в основном за счет редких видов. Разнообразие пилильщиков, так же, как и их численность, возрастает от начала к концу сезона.

У ивы основное изъятие площади листьев приходится на начало сезона (до 15 июля), т. е. осуществляется ранневесенними видами. Береза теряет основную долю изъятой листвы в середине сезона, т. е. за счет летних видов. В тех местах (или в те годы), где (или когда) на березе отмечается повышенная численность пяденицы E. autumnata, основные по-

тери приходятся также на начало сезона.

Как сезонная динамика сообществ филлофагов на кормовых растениях, так и динамика освоения ими листвы в Субарктике принципиально не отличаются от картины, наблюдаемой в лесной зоне. На юге лесной зоны, в древесных насаждениях лесостепи, среди потребителей листвы, кроме весенней группы, выделяется летняя (или даже летне-осенняя), за счет которой создается второй пик потребления (Рафес, 1972, 1974; Рафес, Распопов, Гниненко, 1979; Hunter, 1991); в ней много крупных чешуекрылых. По мере продвижения к северной границе лесной зоны эта группа утрачивает свое значение. В южной Субарктике большинство наиболее распространенных грызущих филлофагов также относится к видам весенне-летней группы, и только немногие из них время от времени могут достигать по-настоящему высоких плотностей.

Раздел 6.2. Динамика численности фитофагов и разногодичная изменчивость поврежденности растений

Работая с 1970 г. в одном и том же районе, а в течение ряда лет - на одних и тех же площадках, мы обратили внимание, что и состав консорций, и поврежденность растений из года в год не остаются одними и теми же. Эти наблюдения дали нам и первое представление о величине этих изменений от года к году, и возможность сделать самые общие заключения об их причинах.

Во-первых, выяснилось, что численность разных видов насекомых-фитофагов колеблется в разных пределах. Численность одних может меняться всего в несколько раз. Таковы многие виды грызущих филлофагов, из года в год сохраняющие доминирующее положение в своих консорциях. В то же время численность других видов может изменяться во многие десятки и даже сотни раз. Это характерно для некоторых сосущих и минирующих видов, которые в годы высокой численности также являются доминантами в своих консорциях, а в годы низкой практически исчезают.

Во-вторых, было установлено, что изменение численности филлофагов происходит на разных участках одновременно, т.е. факторы, определяющие численность видов, одни и те же для больших территорий. Это приводило к мысли, что ведущими факторами динамики численности многих видов в данном случае являются климатические, общие для обширных территорий. На то, что в определенные годы фауна Субарктики существенно обогащается более южными видами, мы (Богачева, Ольшванг, 1978) обращали внимание уже давно. Появление редких в Субарктике видов (и одновременно

подъем численности видов, более обычных, но южных по происхождению и для арктической зоны в целом не характерных) происходило после ряда теплых лет: в 1977 - 1978 гг.- после теплых 1976 - 1977 гг., с 1983 - после 1981 - 1982 гг. и с 1989 г. - после необычно жарких для Севера вегетационных сезонов 1987 и 1988 гг. В 1979 - 1981 гг. все эти южные виды в низовьях Оби практически не отмечены. Такие наблюдения заставляли предположить, что для многих видов и групп насекомых, в первую очередь "южных", одним из ведущих факторов динамики численности являются температуры вегетационного сезона.

Для решения вопроса о ведущих факторах динамики численности мы использовали подсчет корреляций численности видов (или групп) насекомых со значениями соответствующих факторов. Прежде всего рассмотрели связь численности видов с температурой текущего вегетационного сезона в период развития этих видов. Достоверной зависимости ни в одном случае не выявлено (Богачева, 1986). Проверяя предположение, что численность фитофагов зависит от температуры прошлого вегетационного сезона, мы выявили, что высокая положительная связь имеется только у чешуекрылых ($r = +0,50 \pm 0,28$). И только когда для анализа были использованы

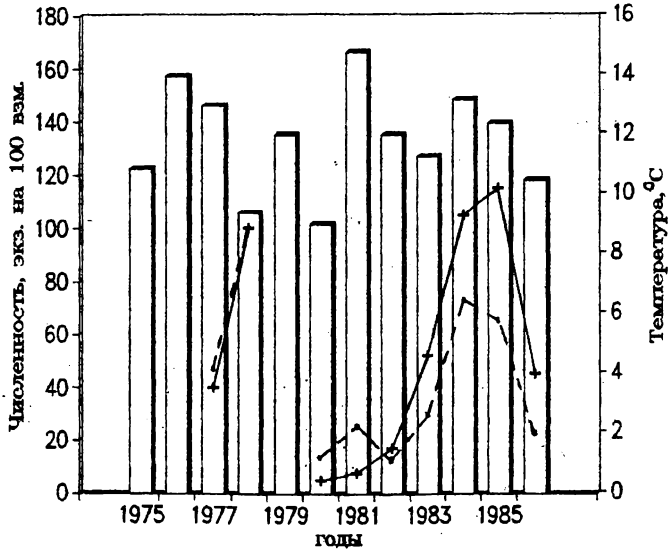

Рис. 1. Разногодичная изменчивость численности цикадок (сплошная линия) и клопов (штриховая линия) и температуры в период их развития.

температуры двух предшествующих вегетационных сезонов (в виде их суммы), то у всех "южных" групп выявили достаточно высокую положительную корреляцию с этой величиной: для Hemiptera r = + 0,60 ± 0,26; для Cicadoidea + 0,75 ± 0,18; для Lepidoptera + 0,67 ± 0,21 (Богачева, Николаева, 1984; Богачева, 1986). Таким образом, численность южных видов насекомых в Субарктике прямо зависит от температуры, повышаясь в течение ряда благоприятных лет и резко снижаясь после первого же неблагоприятного летнего сезона. Эта зависимость показана на рис. 1 на примере цикадок и клопов.

Механизмы, посредством которых понижение температуры вегетационного сезона вызывает спад численности растительноядных насекомых, могут быть различны. Один из них мы имели возможность наблюдать в холодном 1978 г. на брюквеннице Pieris napi L., гусеницы которой не успели пройти развитие до стадии куколки, в которой этот вид зимует. Другим таким видом была траурница Nymphalis antiopae L., гусеницы которой в 1984 г. окуклились, но не успели достичь стадии имаго и погибли во время зимовки. Из литературы известно о существовании других механизмов воздействия низких летних температур на численность насекомых: медленное развитие яиц в холодное лето (Böcher, 1976), гибель яиц при поздних снежных бурях (Ehrlich et al., 1972), малая возможность самок отложить яйца (Kingsolver, 1989).

Далеко не у всех филлофагов динамика численности связана с летними температурами: у пилильщиков такой связи мы не нашли, возможно, из-за большой доли особей, впадающих в длительную диапаузу.

У открыто зимующих видов, таких, как пяденица Epirrita autumnata - важный филлофаг березы - наблюдается связь численности с зимними температурами (r = 0,82); после теплой зимы численность повышается в 5-10 раз (рис. 2). Гибель при зимовке объясняет отсутствие в нижнем Приобье массовых вспышек численности этого вида, тогда как в Фенноскандии он губит березовые леса на громадных территориях.

Важное значение для фитофагов Субарктики могут иметь и другие погодные факторы. Для открыто живущих и малоподвижных насекомых выявлена связь с осадками, выпадающими в текущем сезоне. Так, для листоеда Ph. viminalis и для клопов Hemiptera коэффициент корреляции r = -0,61 ± 0,22. Эту связь, видимо, следует приписать непосредственному воздействию сильных затяжных дождей, приводящих к гибели насекомых. Такие факты мы наблюдали в 1971 г.

Обнаруженная нами связь уровня численности насекомых-филлофагов с

погодными (в основном температурными) условиями предшествующих вегетационных сезонов или предшествующего зимнего периода дает возможность прогнозировать численность филлофагов на будущие сезоны. После нескольких теплых сезонов следует ожидать подъема численности филлофагов, особенно видов, имеющих в южной Субарктике северную границу своего ареала. Численность пяденицы E. autumnata возрастает после теплой зимы, но нужно несколько таких зим подряд, чтобы уровень ее численности мог стать угрожающим.

Нами (Богачева, 1986, 1990, 1992) было рассмотрено также проявление действия на динамику численности филлофагов биоценотических факторов: изменения потенциальной и реальной кормовой базы, высшего трофического звена (хищников и паразитов). Высказано мнение, что некоторые из этих факторов являются причиной гибели значительной доли особей в популяциях фитофагов, но сами по себе не могут вызвать в Субарктике заметных флуктуаций численности филлофагов.

Несколько иначе обстоит дело с качеством корма. Роль этого фактора в динамике численности лесных филлофагов признается многими исследователями, которые видят основную причину подъема численности филло-

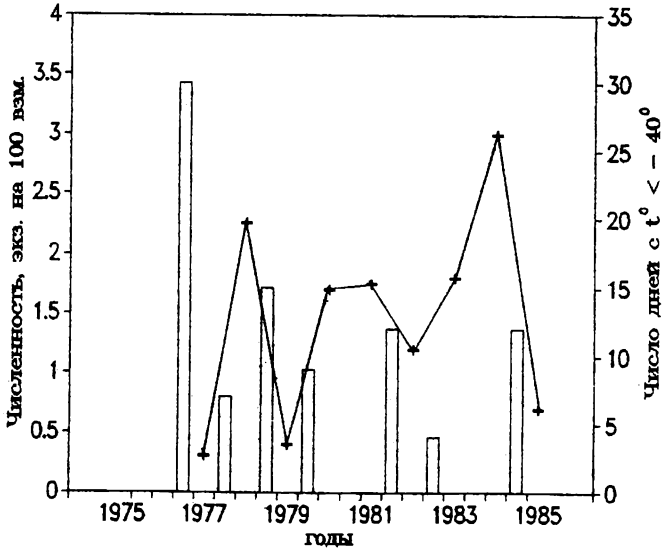

Рис. 2. Динамика численности пяденицы Epirrita autumnata (линия) и температурных условий ее зимовки.

фагов в ослаблении защитных свойств деревьев. Это ослабление может вызываться многими причинами, среди которых называют климатические факторы, обычно засуху. Распространяя эту теорию на Субарктику и Арктику с их суровым климатом, Э. Хаукиойа и Т.Хакала (1975) считают фактором, вызывающим здесь ослабление растений, низкие температуры вегетационного сезона. Мы показали, что этот фактор отрицательно влияет не только на деревья, но - и в первую очередь - на самих фитофагов, в результате чего их численность после холодных вегетационных сезонов снижается. Абиотические факторы постоянно держат численность фитофагов на низком уровне, поэтому больших амплитуд флуктуаций численности, характерных для взаимоотношений первого и второго трофических уровней (Baltensweiler, 1976), у грызущих филлофагов здесь не бывает. Относительно небольшие (примерно на порядок) колебания численности объясняются колебаниями погодных условий.

В отдельные, исключительные для южной Субарктики годы численность филлофагов все же выходит на такой уровень, при котором потребленной оказывается значительная часть кормового ресурса. В этом случае растение вызывает ответные изменения в популяции филлофага, снижая его численность; иными словами, проявляется биоценотическая регуляция численности филлофага. Комплекс явлений, происходящих при таких повышениях численности филлофагов, мы рассмотрим в следующей главе.

ГЛАВА 7. РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА ПОВРЕЖДЕНИЕ НАСЕКОМЫМИ-ФИЛЛОФАГАМИ

Раздел 7.1. Репарационные процессы

После необычно жарких для Севера 1987 и 1988 гг. в 1989 г. десятикратно увеличилась численность листоеда Gonioctena pallidus. Он питается на кустарниковых ивах, особо предпочитая филиколистную, которой в 1989-90 гг. были нанесены серьезные повреждения. Дело усугубилось продолжающейся и в эти годы жаркой и сухой погодой, так что ива сбрасывала поврежденные побеги с огрызками листьев, потеряв в некоторых биотопах до 100% листовой поверхности. Это дало нам возможность проследить последствия такого повреждения как для ивы, так и для филлофагов (Богачева, 1994, 1995), тогда как раньше мы рассматривали их только в экспериментах по искусственному удалению листвы (Богачева, 1979, 1990). Работа выполнена на Полярном Урале, на участке 3, в тех же биотопах, которые использовались для изучения биотопических различий поврежденности ивы филиколистной (глава 5). Процесс регенеративного побе-

гообразования детально изучали только у ивы филиколистной, наиболее предпочитаемого кормового растения G. pallidus.

Вскоре после массовых повреждений ива начинает восстанавливать листву. Процесс репараций происходит тем полнее, чем раньше произошла дефолиация и чем более сильной она была, и это не просто коррелятивная (рис. 3), но и причинно-следственная связь. Если сохранились первичные побеги и заложенные на них почки, в дело идут вторичные побеги. Если их недостаточно, используются замещающие побеги, возникшие из спящих почек, заложенных в предшествующие годы. Их доля тоже зависит от времени и величины повреждения, но это связь чисто коррелятивная.

Механизмы регенерации не включаются ниже некоторого порогового уровня, составляющего у ивы филиколистной 10-15% отчуждения фотосинтезирующей поверхности (рис. 3). Некоторые авторы указывают более высокие цифры порогового уровня - 20 и даже 30% в целом для растения. Ю.Н.Баранчиков (1990), опираясь, в частности, на эти же наши данные, вообще высказывает мнение, что малый уровень изъятия листвы в Субарктике может быть связан с повышенной чувствительностью растений к повреждениям. Мы же связываем полученные нами низкие цифры с внутрикронной изменчивостью поврежденности и с относительной самостоятельностью внутрикронных субъединиц. Вопрос нуждается в дальнейшем изучении и в накоплении материала по другим видам древесных растений.

Рассмотрев (на ивах филиколистной и шерстистопобегой) в качестве возможного компенсаторного механизма нанесенного ущерба усиленный рост побегов в длину, мы не нашли подтверждения предположению о связи роста побегов с потреблением листвы. Ранее в экспериментах мы показали, что не действуют и другие компенсаторные механизмы - образование поросли, увеличение оставшихся на ветках листьев.

Как механизмы компенсации утраченной фотосинтезирующей поверхности, так и ход процесса регенеративного побегообразования у растений Субарктики не отличается от растений средней полосы и юга лесной зоны. Межвидовые различия связаны, по-видимому, не с местом произрастания древесных пород, а с особенностями их биологии.

Раздел 7.2. Последствия повреждений фотосинтезирующего аппарата для кормового растения

Потеря растениями ивы значительной доли фотосинтезирующей поверхности приводит к рефолиации примерно через две недели после нанесения насекомыми массовых повреждений, и к началу августа кусты для сторон-

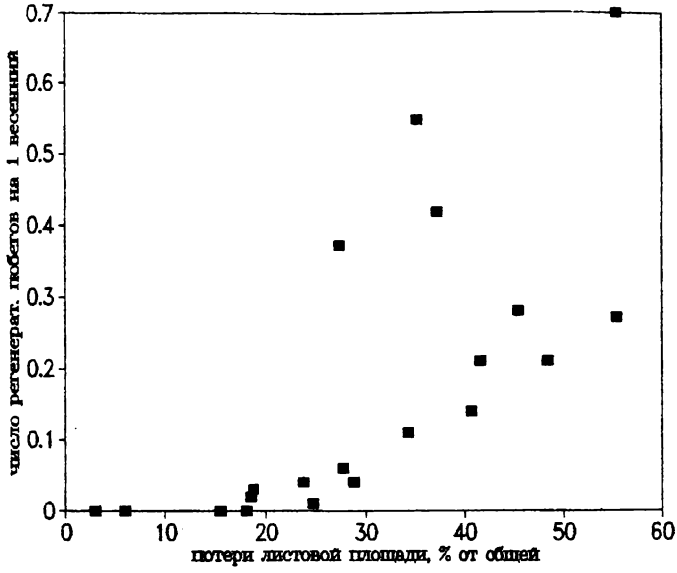

Рис. 3. Интенсивность регенеративного побегообразования в зависимости от потерь первичной листовой поверхности, 1991 г.

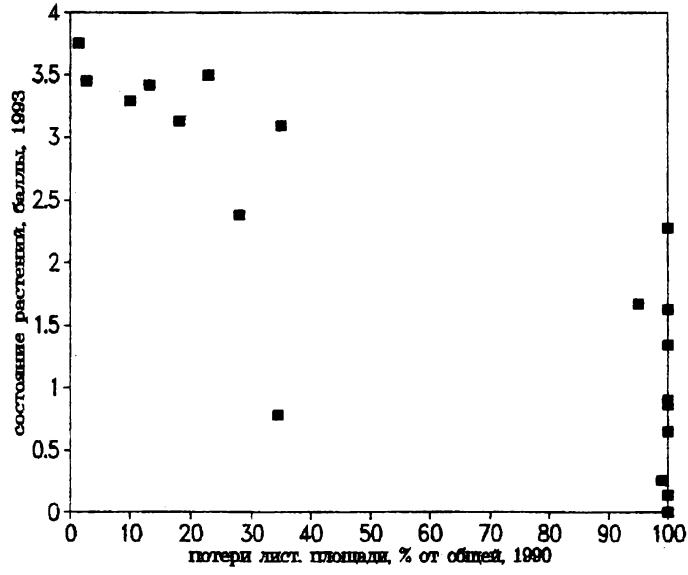

Рис. 4. Состояние кустов (усыхание) ивы филиколистной в зависимости от потерь первичной листовой поверхности.

него наблюдателя выглядят нормально облиствленными. Однако потеря запасных веществ, накопленных ранее, и невозможность восполнить эти затраты приводят к тому, что погибают сначала отдельные ветки, раметы, а затем гибнут и целые растения. Ива перестала цвести; впервые сильно поврежденные растения зацвели только в 1996 г. Мы отметили также позднее облиствление растений в годы после их массовых повреждений; пронаблюдать другие последствия на природной вспышке не было возможности.

Состояние растений в общем обратно пропорционально потерям листвы (рис. 4). Только в биотопе 2 растения, поврежденные в 1989-90 гг. несколько слабее, чем в биотопе 1, тем не менее, начиная с 1991 г. чувствуют себя по ряду показателей хуже, чем растения биотопа 1 (Богачева, 1994, 1995). Еще интереснее, что происходит это на фоне лучшей влагообеспеченности растений в биотопе 2, что должно быть важно для ивы, особенно в засушливые годы. Полагаем, что лучшее состояние растений в биотопе 1 обусловлено как меньшим расходом запасных веществ на создание весенней листвы (из-за более раннего ее отчуждения), так и лучшим их возобновлением при ранней и более полноценной рефолиации в биотопе 1.

Обсуждая вместе с данными по вспышке листоеда G.pallidus материалы предшествующих опытов по искусственному удалению листвы, а также данные других авторов (Аврамчик, 1939; Вахтина, 1964; Андреяшкина, Игошева, 1979; Ермаков, 1986; Tenow, 1963; Koponen, 1980; Lehtonen, 1987; Tenow, Bylund, 1989), мы приходим к заключению, что в Субарктике при массовых повреждениях обнаруживаются те же феномены, что и в средней полосе. Зональных особенностей наблюдаемых явлений не выявлено.

Раздел 7.3. Биоценотические последствия массовых повреждений.

Повреждая кормовое растение, филлофаги влияют тем самым на весь биогеоценоз. К сожалению, мы мало что можем сказать о биоценотических последствиях наблюдавшейся нами вспышки численности листоеда. Ива филиколистная, предпочитаемое кормовое растение листоеда, нигде не образовывала чистых насаждений. Другие виды ив повреждались во время вспышки заметно меньше и к 1994 г. практически оправились от повреждения, в то время как ива филиколистная значительно усыхает и частично выпадает из кустарникового яруса. Таким образом, происходит некоторый сдвиг в составе древесных пород.

Особенно сильно пострадала ива филиколистная в затененных биотопах, под пологом березы или более высокой ивы шерстистопобегой, где

местами погибло до 90% растений, и на закустаренном лугу. Поскольку это биотопы, которые были лишены растительности и где теперь активно восстанавливаются лесные сообщества, вспышка только ускорила естественную сукцессию, в результате которой ива все равно должна отмереть. Что касается эффектов, сопутствующих осветлению биотопов в результате повреждения листвы филлофагом, мы не сможем показать их из-за отсутствия достаточно полных описаний растительных сообществ до вспышки.

Раздел 7.4. Долговременная реакция растений на повреждение насекомыми-филлофагами

Многие исследователи пытались объяснить возникновение и затухание массовых вспышек численности листогрызущих насекомых. В настоящее время большинство в той или иной форме разделяет трофическую теорию динамики численности, которая в основных своих чертах выглядит следующим образом. Здоровые, неослабленные кормовые растения держат численность своих филлофагов на низком уровне. Этому содействуют паразиты, хищники и болезни, изымая определенную долю особей популяции, но основную роль играет резистентность кормового растения. Когда она нарушается, а происходит это в основном под действием погодных факторов, смертность филлофагов понижается, а их плодовитость увеличивается. Это приводит к резкому возрастанию численности филлофагов, когда они начинают изымать большую долю листвы своего кормового растения. Это вызывает ухудшение качества корма, что в свою очередь воздействует на филлофага, снижая его численность. Было также показано, что неблагоприятное воздействие листвы поврежденных растений прослеживается в течение нескольких лет, постепенно затухая, после чего становится возможным новый подъем численности филлофагов.

По нашему мнению, в настоящее время гораздо лучше документировано снижение численности филлофагов под влиянием питания на поврежденных ранее растениях. Что касается подъема численности, то о его причинах и механизмах известно гораздо меньше - в частности, потому, что часто исследователи начинают работать уже на фоне развившейся вспышки, не зная ситуации до нее. То же произошло и в нашем случае. Конечно, мы поняли, что первопричиной повышения численности листоеда была жаркая и сухая погода в предшествующие вспышке годы; но подействовала ли она прямо на фитофага либо опосредованно, через изменение кормовых качеств листьев ивы? Однако, зафиксировав сам феномен подъема численности, мы поставили себе цель выявить, существует ли у ивы долговременная инду-

цированная реакция, насколько эффективно будет она способствовать снижению численности листоеда и при помощи каких механизмов произойдет это снижение. Это было тем интереснее, что именно на иве филиколистной было показано отсутствие такой долговременной реакции (Neuvonen et al., 1987).

В работе мы использовали: (1) эксперименты по влиянию ивовых листьев на состояние филлофага, листоеда G.pallidus; (2) эксперименты по пищевому предпочтению у личинок G.pallidus; (3) определение сухого веса листьев ивы. Работы проводились в 1990, 1992 и 1996 гг.

При оценке состояния листоеда мы выкармливали личинок, взятых из биотопов с сильно и со слабо поврежденными растениями, листьями с кустов ивы филиколистной из тех и других биотопов (4 варианта опытов). Выкармливание листьями с поврежденных ранее растений вызывало снижение скорости роста личинок, конечного веса особи и повышение смертности. Все эти феномены отмечались и другими исследователями на многих других древесных растениях. Различия в результатах экспериментов, полученных в 1990 и 1992 г. (Богачева, 1995, 1996; Богачева, Бабкина, 1992), мы объясняем как изменением температурных условий сезона, действующим непосредственно на личинок (различия в показателях смертности между годами, в том числе в контроле), так и ухудшением состояния растений от 1990 к 1992 г. при продолжающемся повреждении растений (различия между вариантами опыта каждого года). В 1996 г. скорость роста и смертность личинок были одинаковы во всех вариантах экспериментов, что указывает на возврат растений к исходному состоянию. Как внешний признак этого может быть использовано начало цветения растений.

В опытах по пищевому предпочтению сравнивали поврежденные и не поврежденные в текущем году побеги с повреждавшихся и не повреждавшихся ранее растений. Поскольку в качестве тест-объекта использовали личинок также из биотопов с сильно и слабо поврежденными растениями, было 8 вариантов опытов. Результаты опытов показали, что личинки предпочитают неповрежденные листья или листья с неповрежденных растений, причем личинки с неповрежденных растений во всех вариантах сравнений делали выбор более уверенно. Приравнивая степень предпочтения личинок к действительной величине различий между листьями, мы установили, что " быстрая реакция" растений, сильно повреждавшихся в 1989-91 гг. и в 1992 г. уже явно находившихся в угнетенном состоянии, выше, чем "быстрая реакция" здоровых, ранее не повреждавшихся растений. Эта ситуация говорит скорее о пассивном ухудшении качества корма, чем об активной

реакции защиты.

Определение сухого веса листьев ивы позволило говорить о нем как о возможном критерии для выбора личинками тех или иных листьев.

Материал, полученный нами по вспышке численности листоеда G.pallidus, сам по себе не выявил каких-либо зональных отличий этого феномена от процессов, происходящих в лесной зоне. Напротив, он дает возможность понять их общность: опасно высокая численность филлофага снижается в первую очередь из-за ухудшения качества корма, посредством тех же механизмов (увеличение смертности, снижение плодовитости), что и в средней полосе. Таким образом, мы продемонстрировали действие долговременной индуцированной реакции или, иными словами, обратных связей в системе "растение-филлофаг".

ГЛАВА 8. АДАПТАЦИИ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ К СУЩЕСТВОВАНИЮ В ВЫСОКИХ ШИРОТАХ

Широкораспространенные виды животных, господствующие в лесотундре, при проникновении в высокие широты интенсифицируют функции организма и жизненные процессы (Шварц, 1963; Данилов, 1966). Насекомые закрепляются здесь, используя стратегию активных адаптаций (Чернов, 1974, 1978, 1980; Ланцов, Чернов, 1987). Она требует, при сохранении способности развиться в течение одного вегетационного сезона и сезонных циклов, присущих виду в более южных широтах, максимально ускорить рост и развитие. Рассматривая с этой точки зрения рост личинок как важнейшую составляющую развития, мы анализируем его зависимость от эффективности и интенсивности питания. Возможность ускорить рост в суровых климатических регионах за счет той и другой составляющей выявляется в первых трех разделах главы. Еще один посвящен возможностям сокращения общего времени развития, не имеющим прямого отношения к связям фитофагов с кормовым растением.

Обобщения, касающиеся скорости роста и продолжительности линьки личинок, основаны на собственных экспериментах с 7 видами листоедов, 6 видами чешуекрылых и 7 пилильщиками, распространенными в Приобской лесотундре, а также на небольшом литературном материале.

Раздел 8.1. Эффективность питания и скорость роста фитофагов.

Эффективность питания (использование съеденной пищи на рост) зависит в основном от качества корма. Мы показываем, что существуют органы и ткани растения, жизненные формы и виды растений, потребление

которых обеспечивает высокую скорость роста и тем самые благоприятствует фитофагам при продвижении в высокие широты. Очень ценным кормовым субстратом являются листья многих двудольных травянистых растений, а также весенняя листва древесных растений, обеспечивающая коэффициент Р/С 20-30% (Богачева, 1980, 1985). Корм дендрофагов заметно ухудшается к концу сезона, вызывая снижение скорости роста (табл. 2).

Таблица 2

Скорость роста северных видов филлофагов с разной экологией питания при 20°

Виды, питающиеся на:	Число видов	x ± SE	lim
Травянистых двудольных	6	0,421 ± 0,023	0,356-0,504
Древесных, весенние	5	0,460 ± 0,026	0,373-0,530
Древесных, летние	7	0,295 ± 0,037	0,144-0,481
Древесных, летне-осенние	4	0,238 ± 0,028	0,183-0,298

Раздел 8.2. Тенденции изменения трофики филлофагов при продвижении на Север.

Выбор насекомыми-фитофагами растительных тканей и растений, наиболее ценных в кормовом отношении, должен был бы проявиться в изменении их пищевого спектра. Вопрос о существовании определенных тенденций в этом отношении можно решить, изучая достаточно полные списки филлофагов или отдельных их систематических групп для некоторых регионов различных природно-климатических зон. Такой анализ мы выполнили для слоников (Ольшванг, Богачева, 1990), листоедов (Богачева, Ольшванг, в печати) и пилильщиков (Богачева, в печати). При этом у всех этих групп по мере продвижения в высокие широты неожиданно была выявлена тенденция к повышению доли дендрофагов. Мы знаем также о повышении доли открытоживущих видов фитофагов (в противовес криптофагам в понимании Gaston et al., 1992); из проанализированных нами групп она наблюдается у листоедов (Медведев, Хрулева, 1986). Обе эти тенденции сами по себе связаны с повышением доли полифагов в списках видов, так как среди гербофагов и криптофагов больше видов с узкой пищевой специализацией. Достоверную тенденцию увеличения доли полифагов мы тоже находим только у листоедов, так что повышение их доли, видимо, связано в основном с

"вымыванием" криптофагов из списков видов. Вопрос же о благоприятствовании для существования на Севере полифагии как таковой остается открытым.

Рассматривая смену насекомыми кормовых растений, мы отмечаем факты как расширения, так и сужения (обычно вынужденного) кормовой базы видов. Решению этого вопроса мешает неполнота сведений о кормовых растениях отдельных видов, в том числе - в средней полосе. По-видимому, в основном кормовые связи насекомых на Севере остаются прежними, включая виды кормовых растений, поедаемые ткани, тип питания; поэтому изменение эффективности питания не может быть основой увеличения скорости роста северных филлофагов. Питание кормами, обеспечивающими его высокую эффективность, является, однако, хорошей преадаптацией филлофага к проникновению в высокие широты, так как обеспечивает относительно более высокую скорость роста.

Раздел 8.3. Интенсивность питания филлофагов как средство увеличения скорости роста

Повышение интенсивности питания, напротив, открывает значительные возможности для увеличения скорости роста филлофага в условиях Севера, так как ускоряет рост филлофагов при увеличении температуры (Богачева, 1982, 1995; Богачева, Кулакова, 1985). Поэтому любые адаптации, направленные на повышение температуры тела, благоприятны для филлофагов. Это в первую очередь выбор местообитаний с повышенными температурами (южные склоны, южная сторона и определенные высотные уровни кроны и т.д.) самками, откладывающими яйца, и поведение обогрева у личинок. За счет солнечной радиации температура тела насекомого может на 15-20° превышать температуру тела (Willmer, Unwin, 1981). Подсчитано, что терморегуляционное поведение личинки может дать выигрыш, эквивалентный увеличению температуры на 5-6° на протяжении всего развития (Lamb, Gerber, 1985); такова разница в средних температурах между югом таежной зоны и Субарктики (Чернов, 1989). Перемещения ради обогрева наблюдаются у личинок листоедов и чешуекрылых, но не зарегистрированы у пилильщиков.

Питание у северных филлофагов - при достаточно высоких ночных температурах - круглосуточное; лишь единичные виды сохраняют в Субарктике ночное питание, свойственное им в средних широтах. Рассмотренные бюджеты времени нескольких видов показали, что чешуекрылые тратят на поглощение корма 10-25% общего времени, тогда как пилильщики - 50% и

более. Зато значительно меньшее время у пилильщиков уходит на перемещения.

В литературе часто упоминается, что у арктических насекомых существуют физиологические сдвиги, направленные на снижение порогов и оптимумов активности. Та же скорость роста, что у обитателей умеренной и тропической зон, достигается у северных насекомых при более низких температурах. Мы (Богачева, 1995, 1997) провели это сравнение на трех видах и лишь у одного обнаружили достоверные различия (более высокая скорость роста личинок северных популяций при низких температурах). На южной границе Субарктики многие виды, по всей вероятности, обходятся одними поведенческими адаптациями - в отличие от настоящих арктических видов, приспособление которых к условиям Севера включает глубокие физиологические и биохимические перестройки.

Нами найдены заметные различия скорости развития у грызущих филлофагов трех основных групп. Пилильщики могут нормально питаться и расти при низких температурах вегетационного сезона, в то время как чешуекрылые и листоеды начинают устойчиво питаться лишь при температу-

Таблица 3

Некоторые показатели скорости развития северных филлофагов

Показатель	Листоеды	Чешуекрылые	Пилильщики
Скорость роста при 20°	0,432[а] (n = 8)	0,397[а] (n = 7)	0,222[б] (n = 8)
Скорость роста при 10°	0,122[а] (n = 8)	0,132[а] (n = 6)	0,111[а] (n = 8)
Пороговая температура роста	6,4[а] (n = 7)	6,7[а] (n = 6)	-2,7[б] (n = 6)
Продолжительность линьки при 20°, сут.	0,31[а] (n = 6)	1,53[б] (n = 7)	0,24[а] (n = 6)
Продолжительность линьки при 10°, сут.	2,62[а] (n = 3)	6,83[б] (n = 6)	1,07[а] (n = 6)
Пороговая температура линьки	8,9[а] (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.

ре 8-10°. Зато в области высоких температур скорость роста чешуекрылых и листоедов заметно больше, чем у чешуекрылых (табл. 3). Показано, что это не только экологические различия, связанные с питанием пилильщиков зрелым листом, но и таксономические, связанные, видимо, с бореальным происхождением этой группы в отличие от чешуекрылых и листоедов.

Раздел 8.4. Общая продолжительность развития.

Линька. Изучая развитие личинки, большинство исследователей приравнивают быстрое развитие к быстрому росту. Но периоды роста при развитии личинок чередуются с периодами линек; относительно недавно наше внимание было привлечено к линьке как ко второму компоненту развития личинок (Ayres, MacLean, 1987).

Продолжительность линьки мы оценивали в экспериментах по скорости роста личинок, регистрируя все происходящие изменения каждые 4 часа. Под линькой мы понимали весь период от прекращения питания в предыдущем возрасте до возобновления питания в следующем возрасте; он включает длительный аполизис, кратковременный экдизис и последующее затвердевание новой кутикулы, также весьма непродолжительное.

Все использованные нами виды чешуекрылых, принадлежащие к 6 семействам, продемонстрировали достаточно сходные модели температурной зависимости: длительная линька, продолжительностью сутки и более, удлиняющаяся в 5 и более раз при снижении температуры с 20° до 10-12° (табл. 3). Это позволяет сделать допущение, что длительная линька свойственна всем чешуекрылым.

Для пилильщиков получены тоже сходные, но совершенно другие модели: линька у них по сравнению с чешуекрылыми очень короткая. Часто линька продолжается всего 2-3 часа. Исследованные нами пилильщики не представляют таксономически единой группы. Большинство видов относятся, правда, к подсемейству Nematinae (сем.Tenthredinidae), но один вид, Loderus eversmanni, представляет другое подсемейство - Dolerinae, а еще два вида - Pamphilius sp. и Trichiosoma jakovleffi - два другие семейства пилильщиков.

Если чешуекрылые и пилильщики имеют единую - каждая группа свою - модель линьки, то в таксономически более узкой группе листоедов продолжительность линьки очень разная. Все найденные нами быстро линяющие виды листоедов относятся к подсемейству Chrysomelinae, а виды с продолжительной линькой - к подсемейству Galerucinae.

Первые результаты работ по линьке субарктических насекомых, начатых в самое последнее время, дали основание по крайней мере для трех важных выводов: (1) насекомые разных систематических групп имеют очень неодинаковую продолжительность линьки; (2) короткая линька пилильщиков и части листоедов способствует их проникновению на Север, но является не адаптацией, а преадаптацией к существованию в высоких широтах, поскольку виды этих групп имеют ту же особенность и в более низких широтах; (3) у насекомых с продолжительной линькой невозможность сравнительно быстро перелинять при низких температурах может ограничить их распространение в высокие широты (Bogacheva, 1993).

Другие пути сокращения общей продолжительности развития. Приспособления к условиям Субарктики, представляющие из себя существенное упрощение и даже полное отсутствие отдельных элементов цикла развития, описаны в литературе достаточно полно (Downes, 1964, 1965; Чернов, 1974, 1978; Ланцов, Чернов, 1987; Чернов и др., 1993; Kukal, Dawson, 1989). У листоедов специфическими приспособлениями для ускорения развития в регионах с низкими температурами (север, горы) являются яйцеживорождение и живорождение. При неблагоприятных погодных условиях в конце лета или при поздней весне может отсутствовать дополнительное питание (Богачева, Дубешко, 1975; Lamb, Gerber, 1985). Наконец, благополучному завершению развития насекомого в течение одного сезона в Субарктике способствуют малые размеры особей.

Раздел 8.5. Специфика роста и развития филлофагов разных таксономических групп.

Мы рассматриваем эту проблему, исходя из разных сезонных стратегий разных таксономических групп грызущих филлофагов и их различий в температурной зависимости скорости роста и в продолжительности линьки. Пилильщики сем. Tenthredinidae, адаптированные к питанию зрелыми листьями и начинающие развитие сравнительно поздно, растут относительно медленно, но низкие температуры в конце вегетационного сезона не мешают ни росту, ни линьке; они успевают пройти развитие до стадии эонимфы, в которой зимуют. Листоеды подсемейства Chrysomelinae нуждаются в относительно высоких температурах, используют поведение обогрева, зато их весенние виды развивают такую высокую скорость роста, что развитие генерации завершается к концу июля; впрочем, к концу сезона успевают завершить развитие и гербофаги, и летние виды дендрофагов. Зимуют все они в стадии имаго. Обе эти группы продвигаются далеко на Се-

вер, а пилильщики в арктических тундрах доминируют среди филлофагов. Листоеды п/сем Galerucinae при их длительной линьке и отсутствии живорождения доходят только до южной границы тундровой зоны; немного дальше продвигаются и крупные пилильщики сем. Cimbicidae, имеющие высокую пороговую температуру развития и к тому же ночную активность питания. Наконец, чешуекрылые активно используют солнечную радиацию для повышения температуры тела, в том числе - во время линьки для ее сокращения; весенние виды с их быстрым ростом, особенно мелкие, развиваются здесь вполне благополучно. Для крупных видов стратегия однолетней генерации неадаптивна уже в южной Субарктике.

Наиболее преадаптированной к южной Субарктике оказывается экологическая группа весенних дендрофагов, сформированных для питания весенней листвой и из-за этого строго моновольтинных и в лесной зоне. Они не только обладают быстрым ростом, но адаптировались и к пониженим температуры в период роста (в южной тайге - конец апреля-начало мая). Именно такие виды доминируют в консорциях древесных растений и могут давать время от времени вспышки численности даже в южной Субарктике.

Раздел 8.6. Грызущие филлофаги: стратегия пассивных адаптаций к условиям существования на Севере

Кроме совершенствования механизмов, обеспечивающих быстрый рост особи при сохранении ее сезонности, для продвижения вида на Север существует и второй путь - стратегия пассивных адаптаций. Сами мы не имели дело с видами, использующими эту стратегию, поскольку в южной Субарктике они очень редки, и знакомы с предметом только по литературным источникам (Чернов, 1974, 1978, 1980; Чернов и др., 1993; Хрулева, 1994; Kukal, Dawson, 1989).

Несомненно, что и у таких видов существуют какие-то предпосылки перехода к этой стратегии, заключающиеся во взаимоотношениях с кормовым растением. Так, возможность зимовки на стадии личинки наблюдается на Севере только у тех групп, у которых она возможна и в средних широтах; там она, видимо, развивается именно как результат адаптации к питанию специфическими растениями и (или) в специфических условиях. Мы показали, как приспособления филлофагов к питанию растущим листом древесных растений создают основания для адаптаций к условиям Севера как по активному, так и по пассивному типу. Утрата строгой фенологической привязки развития к определенному времени сезона, в том числе приобре-

тение возможности неоднократной зимовки на стадии личинки - действительная адаптация к Северу.

Расширение пищевого спектра, наблюдающееся у видов с пассивной стратегией, возможно только на основе уже имеющейся у вида полифагии. Поскольку при расширении пищевого спектра скорость роста снижается, оно тем самым является принадлежностью пассивной стратегии адаптаций к Северу.

ВЫВОДЫ

1. Фауна южной Субарктики составлена преимущественно из видов, широко распространенных в лесной зоне. Именно такие виды доминируют здесь, в частности, в консорциях деревьев и кустарников.

2. Взаимоотношения растений и насекомых и в южной Субарктике, и в лесной зоне складываются как под воздействием химизма кормового растения, так и под действием абиотических факторов.

3. Те черты взаимоотношений, которые объясняются химизмом кормового ресурса, одинаковы как в Субарктике, так и в лесной зоне. В Субарктике филлофаги предпочитают растения тех же жизненных форм, что и в средних широтах: двудольные травянистые и листопадные древесные растения; среди последних особую роль играют ивы. Листва разного возраста - наиболее заметный источник внутрикронной изменчивости повреждаемости. Предпочтение многих насекомых к молодым листьям вызывает избирательную их повреждаемость летом и большую плотность популяций весенних видов насекомых, использующих в пищу самую ценную весеннюю растущую листву, формируя соответствующие модели сезонной динамики сообществ насекомых и поврежденности растений.

4. Весь комплекс явлений, происходящих при вспышке численности филлофага, совершенно тот же, что известен нам по лесной зоне.

5. Напротив, те черты взаимоотношений насекомых и растений, которые складываются под влиянием абиотических факторов, не вполне соответствуют наблюдаемым в лесной зоне. Выбор наиболее благоприятных биотопов происходит по причине благоприятности абиотических факторов и создает большую пространственную гетерогенность сообществ насекомых и поврежденности растений, обеспечиваемую малыми изменениями рельефа. Внутри кроны существует более единообразная приуроченность насекомых к южной стороне, внешней части и нижним уровням кроны. Наконец, общая поврежденность растений в южной Субарктике более низкая, и только изъятие листовой поверхности в интразональных биотопах вполне соответс-

твует обычному для лесных сообществ. Плотность популяций держится на низком уровне в основном за счет абиотических факторов, действующих на насекомых непосредственно, тогда как в лесной зоне - опосредованно, через их кормовые растения.

6. Причиной всех этих отличий является доминирование на Севере абиотических факторов, и в первую очередь низких температур. Но всё это различия скорее количественные, не делающие юг Субарктики чем-то качественно отличным от лесной зоны: напротив, в самой лесной зоне роль лимитирующего фактора по мере продвижения от ее южных границ на север постепенно переходит от дефицита влаги к дефициту тепла.

7. Соответственно доминированию обычных фитофагов умеренной зоны преобладающей в южной Субарктике является стратегия активных адаптаций, предполагающая ускорение развития при сохранении сезонных циклов.

8. Широкораспространенные и бореальные растительноядные виды проникают в лесотундру, существенно не меняя отношений, уже сложившихся у них с кормовым растением в умеренной зоне, так что повышение эффективности питания не может служить основой для увеличения скорости роста. Питание двудольными травянистыми растениями и молодой листвой древесных растений можно поэтому рассматривать лишь как преадаптацию к существованию на Севере, обеспечивающую высокую скорость роста за счет высокой эффективности питания.

9. Скорость роста увеличивается в основном за счет интенсивности питания, а оно в свою очередь - за счет увеличения температуры тела; это вызывает к жизни определенные модели пространственного (в том числе внутрикронного) распределения фитофагов. Большую роль в повышении температуры тела играет поведение обогрева личинок.

10. Преадаптации к существованию при низких температурах - основа существования широкораспространенных видов филлофагов в Субарктике. Различные их группы в силу своей биологической специфики используют разные конкретные приспособления в рамках стратегии активных адаптаций: пилильщики - возможность питания и роста при низких температурах и короткую линьку, чешуекрылые и листоеды п/сем. Chrysomelinae - повышение температуры тела. Последней группе заметно содействуют также короткая линька и у ряда видов - живорождение.

11. Филлофагам с пассивной стратегией развития, населяющим высокоширотную Арктику, свойственны многолетнее развитие и полифагия. То и другое тоже возможно только на основе преадаптаций, которые предположительно складываются как приспособления к кормовым растениям.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

Богачева И.А. Пилильщики Hymenoptera, Tenthredinoidea и их роль в биогеоценозах Приобского Севера. // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала.- Свердловск: УрО АН СССР, 1977. - С. 85-103.

Богачева И.А. Величина естественного изъятия листовой поверхности листогрызущими насекомыми в условиях лесотундры Южного Ямала. // Биоценотическая роль консументов. - Свердловск, 1979. - С. 3-7.

Богачева И.А. Реакция ивы Salix lanata на изъятие фотосинтезирующей поверхности и роль листогрызущих насекомых в тундровых биогеоценозах. // Биоценотическая роль консументов. - Свердловск: УрО АН СССР, 1979. - С. 39-51.

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

Богачева И.А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и их локальные различия. // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. - Свердловск: УрО АН СССР, 1980. - С. 45-68.

Богачева И.А. Энергетические потребности некоторых чешуекрылых Приобского Севера. // Экологическая оценка энергетического баланса животных. - Свердловск, 1980. - С. 7-18.

Богачева И.А. Энергетика развития некоторых листогрызущих насекомых Севера при разных температурах. // Экология. - 1982. - N 5. - С. 55-61.

Богачева И.А. Сезонные изменения листьев древесных растений и проблемы динамики численности листогрызущих насекомых Севера. // Роль взаимоотношений растение-насекомое в динамике численности лесных вредителей. - Красноярск, 1983.- С. 84- 100.

Богачева И.А. Распределение насекомых-филлофагов в кроне березы извилистой у северной границы древесной растительности. // Экология. - 1984. - N 3. - С. 60-66.

Богачева И.А. Сезонные различия роста и энергетики питания личинок северных видов листогрызущих насекомых. // Энергетика роста и развития животных. - Свердловск: УрО АН СССР, 1985. - С. 99-108.

Богачева И.А. Исследование влияния различных факторов на динамику численности растительноядных насекомых Субарктики. // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. - Свердловск: УрО АН СССР, 1986. - С. 10-25.

Богачева И.А. Сезонная динамика использования фитомассы лиственных пород Субарктики. // Растительноядные животные в биогеоценозах суши. - 1986. - М.: Наука. - С. 51-54.

Богачева И.А. Экология и энергетика двух видов слоников и их роль в некоторых экосистемах Севера. // Экологическая энергетика животных. - Свердловск, 1988. - С. 135-146.

Богачева И.А. Возможность повторного использования кормового ресурса насекомыми-филлофагами: зональный аспект. // Экология. - 1989. - N 1. - С. 66-72.

Богачева И.А. Возможность проявления индуцированной защиты в ответ на питание филлофагов у древесных растений. // Журнал общей биологии. - 1989. - N 4. - С. 545-550.

Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. - Свердловск: УрО АН СССР, 1990.- 137 с.

Богачева И.А. Пространственные аспекты взаимоотношений растительности и насекомых-филлофагов Субарктики. // Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики. - Свердловск, 1990. - С. 3-18.

Богачева И.А. Абиотические и биоценотические факторы отношений зеленоядных насекомых с кормовыми растениями в Субарктике. // Ценотические взаимодействия в тундровых экосистемах. - РАН: М., 1992. - С. 52-60.

Богачева И.А. Сравнение методов учета потерь площади листовой поверхности от насекомых-филлофагов. // Лесоведение. - 1992. - N 3. - С. 78-85.

Богачева И.А. Повреждение насекомыми листьев березы извилистой в периферической и внутренней частях кроны. // Экология. - 1993. - N 5. - С. 66-71.

Богачева И.А. Компенсация потерь листвы у ивы в лесотундре в период массового размножения листогрызущих насекомых. // Лесоведение. - 1994. - N 6. - С. 62-69.

Богачева И.А. Взаимоотношения в системе "растение-фитофаг" в лесотундре низовьев Оби при вспышке численности листоеда. // Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость. Мат-лы совещания. - М., 1995. - С. 19-29.

Богачева И.А. Особенности адаптивных стратегий листогрызущих насекомых Субарктики. // Зоол. журнал. - 1995. - Т. 74. - N 8. - С. 83-93.

Богачева И.А. Воздействие поврежденных растений на состояние листоеда

Gonioctena pallidus L. в ходе вспышки его численности на Полярном Урале. // Экология. - 1996. - N 5. - С. 361-365.

Богачева И.А. Факторы, ограничивающие распространение насекомых-филлофагов на Север: случай с брюквенницей и капустницей. // Экология. - 1997. - N 4. - С. 291-294.

Богачева И.А., Бабкина О.Н. Последствия питания на сильно поврежденных растениях ивы филиколистной для ее обычных филлофагов. // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала. - Екатеринбург: УрО РАН, 1992. - С. 154-155.

Богачева И.А., Дубешко Л.Н. Экология и энергетика питания листоеда Gonioctena pallida L. в тайге и лесотундре Сибири. // Экология. - 1975. - N 3. - С. 94-96.

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

Богачева И.А., Николаева Н.В. Факторы динамики численности насекомых в Субарктике. // Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера. - Тезисы докл. Всесоюзн.совещания, Таллин. - 1984. - С. 21-25.

Богачева И.А., Ольшванг В.Н. О проникновении некоторых южных видов насекомых в лесотундру. // Фауна, экология и изменчивость животных. - Свердловск: УрО АН СССР, 1978. С. 16-18.

Ольшванг В.Н., Богачева И.А. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Приобского Севера. // Энтомол.обозрение.- 1990. - N 2. - С. 332-341.

Bogacheva I.A. Repeated damage of leaves by phyllophagous insects: is it influenced by rapid inducible resistance? // Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees. - 1989, August 13-17; Abakan, Siberia, USSR. - Gen.Tech. Rep. NE-153. Randor, P.A. - U.S.Dept. of Agriculture, Forest service, N.-E. Forest Exp.Station, 1991. - P.113-122.

Bogacheva I.A. Molt in lepidopterans and tenthredinids and their life strategies in the Arctic. // Russian Entomological Journal. - 1993. - Vol. 2. - N 5-6. - P. 105-112.

Bogacheva I.A. Leaf size selection by insects: a phenomenon created by random sampling. // Oikos. - 1994. - V.69. - N 1. - P. 119-124.