АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ СУБАРКТИКИ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1990

УДК 591.5+591.9(211)

Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Рассматриваются процессы временной (погодовой, сезонной) и пространственной динамики отдельных групп насекомых — обитателей тундры и лесотундры, интересных с практической и биоценотической точек зрения. Выявлена ведущая роль абиотических факторов, прежде всего температуры вегетационного сезона, в фенологии развития, динамике численности, пространственной изменчивости состава сообществ насекомых разных экологических групп. Выделены факторы, специфичные для кровососущих комаров, листогрызущих и почвообитающих видов, показаны их адаптации к условиям Севера.

Сборник предназначен для зоологов и экологов, преподавателей и студентов учебных заведений биологического профиля.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **И. А. Богачева**

Рецензент
кандидат биологических наук **Ю. А. Малоземов**

П $\frac{21008—1554—135(87)}{055(02)}$ 15

© УрО АН СССР, 1990

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ СУБАРКТИКИ · 1990

И. А. БОГАЧЕВА

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ СУБАРКТИКИ

Менее трех десятилетий назад сложились представления о химической защите растений [20], около десяти лет прошло со времени создания концепции их индуцированной защиты [25, 28]. С тех пор взаимоотношения растений и животных-фитофагов все чаще рассматриваются в ракурсе химического фактора. Интенсивное развитие экологической химии пока не дало каких-либо крупных обобщений, но позволило, тем не менее, сформировать точку зрения на растение как на ресурс, гетерогенный во времени и в пространстве [39]. Некоторые аспекты пространственной изменчивости, например географическая и биотопическая изменчивость, изучаются и в лабораторных экспериментах [36, 41] с использованием таких показателей, как избирательная повреждаемость, «уязвимость» (*susceptibility*) растений, «приемлемость» (*palatability*) и др. В природе, однако, взаимоотношения растений и насекомых-филлофагов в первую очередь определяются уровнем освоения последними листьев кормового растения. Этот уровень зависит не только от благоприятности кормовых свойств растения, что можно оценить в лаборатории, но и от пригодности данного местообитания для насекомых. Показать относительную роль названных факторов в формировании взаимоотношений растения и насекомого — задача интересная и достаточно сложная. Попытаемся решить ее на примере насекомых-филлофагов, связанных с древесными растениями в высоких широтах, рассматривая пространственную изменчивость этих взаимоотношений и обсуждая факторы, их определяющие.

Говоря о взаимоотношениях растений и насекомых-филлофагов, будем пользоваться следующими показателями: 1) составом консорций отдельных видов растений; 2) поврежденностью листьев — доля поврежденных филлофагами листьев от их общего числа; 3) изъятием — доля фотосинтезирующей поверхности, отчуждаемой совместно листогрызущими и минирующими насекомыми. При этом надо иметь в виду, что непосредственное влияние на взаимоотношения растений и филлофагов оказывает

лишь третий показатель. Поврежденность листьев, хорошо коррелирующая с изъятием, но определяемая гораздо легче, может быть использована как показатель в практических целях. Состав консорций прямого значения не имеет, так как на основе другого видового состава могут сложиться консорции с теми же основными звеньями и теми же связями с кормовым растением. Поэтому в данном аспекте нас могут интересовать лишь крупные перестройки консорций (например, выпадение того или другого важного звена), соответственно отражающиеся на показателях поврежденности и изъятия.

Анализируя пространственную изменчивость во взаимоотношениях растений и их филлофагов, мы будем обсуждать следующие ее виды: 1) географическую, т. е. различия перечисленных выше показателей в географически отдаленных районах; 2) локальную — различия в пунктах, расположенных на сравнительно небольших расстояниях друг от друга (от нескольких километров до нескольких десятков километров); 3) биотопическую — различия в точках, находящихся рядом (в пределах одного километра), но явно различающихся особенностями рельефа и в связи с этим микроклиматическими условиями; 4) индивидуальную — различия от растения к растению в пределах одного биотопа. Из указанных видов пространственной изменчивости индивидуальная представляет собой прежде всего физиологически и генетически обусловленные различия устойчивости растений к фитофагам, а биотопическая — в основном различия, обусловленные абиотическими факторами. Соотношение этих видов изменчивости должно дать главную информацию об относительной роли абиотических и биоценотических (в данном случае — кормового) факторов во взаимоотношениях растение — филлофаг. Конечно, оба эти вида изменчивости включают случайную составляющую, тем более включают ее локальная и географическая изменчивость. В литературе обсуждаются и другие виды пространственной изменчивости, например, различия в поврежденности растений в зависимости от размеров их куртин, но они обусловлены другими факторами и нами не рассматриваются. Гетерогенность кормового ресурса и условий существования в пределах одного растения (т. е. тоже пространственная изменчивость, только меньшего масштаба) частично рассматривалась ранее [6, 7].

Материал и методика

Взаимоотношения насекомых-филлофагов и их кормовых растений на Приобском Севере начали изучать в 1970 г. на стационаре Харп. С 1977 г. были расширены круг изучаемых растений и число обследуемых мест. Кроме трех видов ивы (филиколистной *Salix phylicifolia,* мохнатой *S. lanata* и шерстистопобегой *S. dasyclados*), взяли еще два вида березы (извилистую *Betula*

tortuosa и карликовую *B. nana*) и ольху кустарниковую *Alnus fruticosa*; время от времени обследовали также смородину шершавую *Ribes hispidulum* и синюю жимолость *Lonicera coerulea*.

Работы выполняли на четырех постоянных площадках. Пл. 1 — территория стационара ИЭРиЖ в г. Лабытнанги, представляющая собой участок березового редколесья. Исследования проводили на березе извилистой. Пл. 2 располагалась в окрестностях г. Лабытнанги. Березы обоих видов обследовали в березовом редколесье, на южном склоне долины небольшого ручья, ивы мохнатую и филиколистную — в зарослях кустарников вдоль русла ручья. Пл. 3 была выбрана в 50 км от г. Лабытнанги, на Полярном Урале (станция Красный Камень), в долине р. Собь. Растительные ассоциации здесь довольно разнообразны, но ивы изучали в основном в прибрежных кустарниковых зарослях, а березы — в лесных сообществах. Пл. 4 условно называли верхнюю границу произрастания той или иной породы в горах. Для березы извилистой это был южный склон ближайшей горы на высоте 200—250 м, где кончалась лесная и начиналась кустарниковая растительность. Рельеф и растительность всех площадок подробно описаны ранее [4]. С 1977 г. эти стационарные площадки обследовали ежегодно. С той или иной специальной целью проводили разовые обследования в других точках, они будут описаны далее.

Для изучения видового состава консорций применяли два метода. Первый — энтомологическое кошение. Общий объем сборов составлял каждый раз 100 взмахов стандартным сачком. Второй метод — анализ повреждений, оставленных насекомыми на листьях. Он более информативен, так как дает представление о сумме всех воздействий, производимых насекомыми в течение сезона, хотя само обследование проводится однократно в конце сезона. Этот метод применяли только к березе, где довольно тщательно определили принадлежность большинства повреждений (они подробно описаны ранее [6], в данной статье указана только систематическая принадлежность повреждений).

Поврежденность филлофагами подсчитывали, находя процент листьев с погрызами и минами от общего числа листьев, галлы учитывали особо, повреждения сосущими насекомыми не регистрировали. Изъятие — процент общей площади листьев, отчужденный листогрызущими насекомыми и минерами; его определяли методом балльной оценки с последующим переводом в относительные величины площади [3]. Для характеристики поврежденности и изъятия на отдельных растениях с каждого из них в конце сезона брали пробу, содержащую 400—600 листьев; проба, дающая среднюю оценку поврежденности растения для данного биотопа, содержала в среднем 1500 листьев. Ветки брали равномерно по окружности кроны, у березы извилистой — только из нижней ее части, не выше 2 м.

Результаты

Для изучения индивидуальной и биотопической изменчивости поврежденности была выбрана ива филиколистная.

Индивидуальная изменчивость. В 1984 г. в двух биотопах в окрестностях г. Лабытнанги и в четырех биотопах на Красном Камне, в долине Соби, заложили учетные площадки (описание биотопов приведено ниже). На каждой из площадок определили поврежденность и изъятие у четырех растений. В 1985 г. обследование повторили, взяв теперь по пять растений в биотопе и пометив их (табл. 1). В 1986 г. с помеченных растений снова взяли пробы, заменив растения с утраченными метками (в табл. 1 эти повторности отмечены звездочкой) другими.

Величины освоения и изъятия варьируют от растения к растению очень мало. Только при самых низких уровнях изъятия различия могут быть четырехкратными, обычно же не превышают и двукратных; поврежденность варьирует еще меньше. Такая стабильность не зависит от генетической однородности, так как кусты ивы выбирали на расстояниях друг от друга, позволяющих устранить возможность попадания растений одного клона. Специальное обследование растений с учетом признаков, указанных в [45], проведенное в 1987 г., дало однозначный ответ: выбранные в каждом биотопе растения не принадлежат к одному клону.

Мы еще вернемся к причинам стабильности. Укажем лишь, что картина распределения повреждений листогрызущих насекомых создается каждый год заново в зависимости от того, где поместят свое потомство высокоподвижные пилильщики и чешуекрылые, а также листоеды; перемещения личинок с растения на растение, как правило, не происходит. В 1986 г. довольно высокой была поврежденность галлообразующим клещиком *Eriophyes tetanothrix* [9]. Он зимует непосредственно на растении и, попав однажды на куст, образует там обособленное поселение. Поэтому уровень поврежденности клещиком растений в биотопе, в противоположность листогрызущим насекомым, очень варьирует (табл. 1). То же отмечено и для других малоподвижных вредителей, например для щитовок [19].

Биотопическая изменчивость. Пользуясь при оценке поврежденности ивы на Красном Камне одним и тем же маршрутом в течение ряда лет [4], мы со временем стали замечать, что в одних местах ива постоянно повреждена сильно, в других — слабо. Из табл. 1 видно, что средняя поврежденность растений в таких биотопах может различаться в 10—15 раз, хотя находятся они на расстоянии лишь сотен метров друг от друга. Различия эти не одинаковы в разные годы. Выделив такие биотопы, мы смогли разобраться в причинах разной поврежденности, свойственной им. Биотопы 1 и 2 (см. табл. 1) являются высокими, хорошо дренированными участками; кусты ивы защищены здесь от силь-

Таблица 1

Освоение ивы филиколистной насекомыми-филлофагами и клещиком, %

Место	№ биотопа	№ растения	1984 г.	1985 г.	1986 г.	Поврежденность клещиком, 1986 г.
Красный Камень, долина р. Соби	1	1	92,0/29,4	58,4/6,9	80,5/15,9	12,8
		2	86,4/18,8	66,0/12,0	78,5/17,5	2,8
		3	86,1/19,7	68,5/6,9	73,1/13,1	9,0
		4	90,8/24,1	60,0/8,2	73,6/14,0	21,9
		5	Нет. свед.	62,0/9,5	83,5/23,3	24,5
		Средн.	88,8/23,0	63,0/8,7	77,8/16,8	
	2	1	83,3/15,4	70,8/12,2	74,0/17,7	0,0
		2	80,1/17,5	76,0/14,1	78,3/17,4	0,0
		3	85,1/17,5	59,9/9,5	83,0/16,8	1,8
		4	72,1/11,9	62,5/12,4	74,0/14,2	0,5
		5	Нет. свед.	81,6/17,3	72,5/15,5	42,6
		Средн.	80,2/15,6	70,2/13,1	76,4/16,1	
	3	1	29,6/0,8	35,0/4,7	25,7/2,2	0,0
		2	34,0/2,4	19,8/1,8	18,8/1,9	1,2
		3	19,1/2,1	20,4/1,2	9,0/0,7	0,0
		4	15,8/0,6	20,6/1,9	8,7/1,1	2,4
		5*	Нет свед.	26,5/3,9	27,0/2,7	0,0
		Средн.	24,6/1,5	24,5/2,7	17,8/1,7	
	4	1	53,1/4,1	42,2/3,2	36,1/4,2	0,0
		2	61,9/6,2	38,7/2,8	58,4/5,3	0,0
		3	62,3/4,6	38,8/2,8	23,7/2,0	2,0
		4	65,9/3,1	33,1/2,2	38,2/3,0	0,0
		5*	Нет свед.	21,4/2,7	42,3/4,8	10,1
		Средн.	60,8/4,5	34,8/2,7	39,7/3,9	
Окрестности г. Лабытнанги	5	1*	28,6/3,5	31,1/2,8	25,9/2,8	0,0
		2*	41,5/4,7	32,7/3,3	36,4/7,0	0,2
		3*	Нет свед.	26,8/3,0	35,7/4,7	2,8
		4	»	17,1/2,2	29,6/4,1	0,0
		5	»	21,1/2,1	19,3/2,1	0,0
		Средн.	35,0/4,1	25,8/2,7	29,4/4,1	

Окончание табл. 1

Место	№ биотопа	№ растения	1984 г.	1985 г.	1986 г.	Поврежденность клещиком, 1986 г.
Окрестности г. Лабытнанги	6	1*	68,4/12,0	55,7/13,3	53,7/12,4	0,4
		2*	78,7/16,1	51,3/9,4	58,0/11,4	0,0
		3*	79,0/16,5	54,8/11,6	59,1/7,9	0,0
		4*	71,2/15,9	53,0/11,6	60,2/12,0	0,8
		5*	Нет свед.	50,3/9,5	65,7/19,5	0,0
		Средн.	74,3/15,1	53,0/11,1	59,3/12,6	

Примечание. В числителе — поврежденность, в знаменателе — изъятие.

ных ветров более высокой окружающей растительностью. Биотопы 3 и 4 — участки приречных кустарниковых зарослей, весной надолго заливаемые талыми водами. В окрестностях г. Лабытнанги тоже удалось выделить участки с заметно разнящейся повреждаемостью ивы, один из которых (см. биотоп 5 в табл. 1) расположен в более низком месте — кусты в нем заливает водой при весеннем половодье и сильных летних дождях. Интересно, что биотопы 5 и 6 расположены рядом и перепад высот очень незначителен, не превышает 1 м.

Биотопическую изменчивость поврежденности растений и состав консорций насекомых в 80-е годы мы изучали довольно интенсивно, и представить в этой статье все накопленные материалы невозможно. Приведем лишь наиболее показательные. В 1986 г. для сравнения со стационарной пл. 2 в окрестностях г. Лабытнанги взяли участок березового редколесья, расположенный совсем рядом с ней, но не на южном, а на северном склоне долины ручья, очень пологом. Кроме того, примерно в 1,5 км от пл. 2 выбрали еще одну площадку на восточном склоне небольшого холма, на окраине поселка (в табл. 2 — соответственно пл. $К_1$ и $К_2$). Несколько раз в сезон на этих площадках провели энтомологическое кошение на березе извилистой (результаты учетов, выполненных 3—4 августа, представлены в табл. 2). Численность всех групп Homoptera на пл. $К_1$ в 4—10 раз ниже, чем на пл. 2; сеноеды и слоники здесь, на северном склоне, отсутствуют совсем. На пл. $К_2$ численность сосущих насекомых также значительно ниже, чем на пл. 2, но слоники уже появляются, хотя их и немного.

Биотопические различия можно показать также, сравнивая между собой пл. 1 и 2, расположенные на расстоянии 1,5 км друг от друга. На пл. 1 по сравнению с пл. 2 очень мало медяниц, зато больше цикадок (табл. 2); здесь же постоянно в бóльшем количестве присутствуют филлофаги сравнительно редких групп: многие минеры, трубковерты, пилильщики-ткачи и групповые виды пилильщиков сем. Tenthredinidae (табл. 3).

Таблица 2

Наличие насекомых-филлофагов на березе извилистой в Приобской лесотундре и на Полярном Урале, экз/100 взмахов сачка

Систематическая принадлежность филлофагов	Номера площадок						
	1	2	3	4	K_1	K_2	C_1
Homoptera							
Aphidoidea . . .	74	40	150—200	58	4	17	22
Cicadoidea . . .	414	236	100—150	4	44	84	303
Psylloidea . . .	6	206	3	2	55	12	125
Hemiptera	0	0	0	0	0	2	0
Psocoptera	0	5	0	0	0	0	8
Coleoptera							
Curculionidae . .	24	18	0	0	0	3	60
Chrysomelidae . .	0	0	1	0	0	0	0
Lepidoptera	0	1	0	0	1	0	0
Hymenoptera							
Tenthredinidae .	12	8	6	18	4	6	17
Pamphiliidae . .	8	0	0	0	1	0	0
Cimbicidae . . .	0	0	0	0	0	3	0
Всего	538	514	>250	82	109	127	535
Общее число видов .	8	10	9	5	8	10	9

Таблица 3

Поврежденность листьев березы извилистой грызущими и минирующими насекомыми на Приобском Севере в 1983 г. (числитель) и 1984 г. (знаменатель), %

№ типа повреждения	Принадлежность повреждений	Номера площадок				
		1	2	3	4 (1983)	C_1 (1984)
1	Пяденица *Cidaria hastata*	0,16/0,32	0,32/0,00	0,00/0,00	0,00	0,09
2	Пяденица *Oporinia autumnata* и одиночные Tenthredinidae	12,19/15,90	15,15/14,29	12,17/24,83	12,89	17,20
3	Групповые Fenthredinidae	0,08/0,16	0,00/0,00	0,00/0,00	0,00	0,00
4	Пилильщик, скелетирующий листья	1,36/5,56	0,64/7,01	4,59/8,20	14,58	0,44
5	*Pamphilius* sp.	0,64/0,16	0,18/0,00	0,00/0,45	0,00	0,27
6	Curculionidae	43,70/58,66	37,48/55,91	0,00/0,00	0,00	52,75
7	*Deporaus betulae*	0,32/0,16	0,00/0,00	0,00/0,00	0,00	0,00
8	Chrysomelidae	0,48/0,96	0,09/1,00	5,56/0,22	9,11	1,15
9	*Epiocrania*	0,08/0,00	0,00/0,00	0,00/0,00	0,13	0,00
10	*Parornix*	0,24/1,75	0,36/0,51	0,08/0,34	0,13	1,15
11	*Lyonetia*	0,16/0,16	0,09/0,10	0,35/0,00	0,39	0,18
12	*Leucoptera*	0,24/0,64	0,00/0,00	0,53/1,80	46,61	0,09
13	*Scolioneura*	0,24/0,16	0,27/0,62	0,00/0,67	0,13	4,61
14	*Fenusa, Messa*	0,00/0,00	0,00/0,00	0,00/0,22	0,00	0,27
	Суммарное изъятие	3,9/2,7	3,1/3,1	1,2/2,8	3,1	8,0

Таблица 4

Поврежденность листьев березы извилистой листогрызущими и минирующими насекомыми в березовом редколесье окрестностей г. Лабытнанги (10.08.83 г.), %

№ типа повреждения *	Номера точек				
	1	2	3	4	5
2	26,86	23,03	20,90	30,18	21,29
4	0,00	0,24	0,51	0,10	0,18
5	0,00	0,00	0,81	0,00	0,00
6	32,85	0,08	0,10	0,00	24,53
8	1,34	14,67	1,73	5,93	22,46
9	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00
10	0,52	0,16	0,20	0,10	0,09
11	0,31	0,00	0,00	0,00	0,27
12	0,00	0,08	0,10	0,00	0,00
13	0,52	0,08	0,31	0,20	0,00
Суммарное изъятие . .	4,7	2,2	2,1	2,0	2,7

* Те же, что в табл. 3.

Специально для рассмотрения биотопических различий в 1983 г. в березовом редколесье, протянувшемся на север от г. Лабытнанги вдоль Оби, были взяты пробы березовых веток. Первая проба взята недалеко от окраины г. Лабытнанги, на крутом южном склоне небольшого оврага. Каждую следующую пробу брали на маршруте в 1 км от предыдущей. Вторая проба пришлась на западный склон холма в нижней его части — место избыточно увлажненное. Третью пробу взяли на восточном склоне холма, тоже в месте с избыточным увлажнением; кустарниковый ярус в точках 2 и 3 хорошо выражен и представлен в основном карликовой березкой. Пробы 4 и 5 — из сухих участков березового редколесья, где кустарниковый ярус почти отсутствовал. Точка 4 располагалась на ровном участке вершины холма, точка 5 — на сухой гряде, протянувшейся между двумя заболоченными участками тундры.

Оказалось, что консорции березы в местах, расположенных сравнительно недалеко друг от друга, слагаются разными видами фитофагов (табл. 4). Целые систематические группы могут доминировать в одних местах и практически отсутствовать в других. К таким сильно варьирующим группам относятся слоники и листоеды (см. табл. 3 и 4); видимо, они занимают в пределах территории лишь самые благоприятные биотопы, но в них достигают высоких плотностей. Это было ранее показано на слонике *Polydrusus ruficornis*, который предпочитает только хорошо прогреваемые участки березовых редколесий с нарушенным растительным покровом. Напротив, пилильщики Tent-

hredinidae распределены по территории довольно равномерно (см. табл. 2—4).

Во время работы на стационаре Харп мы установили, что в тундровых сообществах ивы имеют более простые консорции (22 вида против 39) и гораздо меньше повреждаются, чем те же виды ив в азональных кустарниковых сообществах [2] (уровень изъятия 1,5 % против 7—10 %). Различия обусловливаются, видимо, в первую очередь микроклиматическими факторами, которые влияют на состав сообществ и численность слагающих их видов, а через них — на поврежденность кормовых растений; микроклиматические условия на открытых тундровых участках более суровы. Они закономерно изменяются также по мере подъема в горы. Вместе с этим меняется состав сообществ насекомых. На табл. 2 и 3 это можно видеть, сравнивая пл. 3 и 4. При подъеме в горы уменьшается обилие сосущих насекомых — тлей и цикадок, что отмечено и другими исследователями [23]. Это, однако, неоднозначный процесс; некоторые виды насекомых в горах, напротив, более многочисленны, например, некоторые виды пилильщиков (см. табл. 2, 3), листоеды, часть минеров (см. табл. 3). Массовое размножение минеров вообще отмечалось только в горах (см. табл. 3), на что указывают и другие авторы [32]. За счет таких видов уровень изъятия у берез на верхнем пределе их распространения в горах может быть даже выше, чем в соседних долинных сообществах (см. табл. 3). Те же древесные растения, для которых верхним пределом распространения в горах является кустарниковая тундра (ива мохнатая, карликовая березка), повреждаются там заметно меньше, чем в долинных кустарниковых ассоциациях [5].

Локальная изменчивость. Для ее характеристики можно сравнить пл. 1 и 2 с пл. 3, удаленной от них на 50 км, или с площадкой в окрестностях г. Салехарда, отстоящей от них примерно на 20 км (на табл. 2 и 3 — пл. C_1), по рельефу и растительности очень сходной с пл. 2.

Группировки березовых филлофагов в окрестностях г. Салехарда также очень напоминают таковые на пл. 2; во всяком случае, они гораздо более сходны, чем население пл. 2 и K_1, находящихся всего на расстоянии 200 м друг от друга. При кошении на пл. 2 и C_1 были зарегистрированы насекомые одних и тех же групп и примерно одинаковой численности (см. табл. 2). Но более высокая численность одиночных пилильщиков, слоников и некоторых минеров приводит к бóльшему уровню изъятия листовой массы берез в окрестностях г. Салехарда (см. табл. 3). Из этого следует, что сходство видового состава консорций — еще не гарантия того, что и биоценотические взаимоотношения между растительностью и фитофагами окажутся одинаковыми в обоих сообществах.

Не всегда можно объяснить причину наблюдаемых локальных различий в составе консорций, но иногда это удается. На

Полярном Урале (см. табл. 2, 3, пл. 3), например, нет слоников *P. ruficornis*, столь многочисленных в окрестностях г. Лабытнанги. Этот вид проникает в приобскую лесотундру лишь по долине Оби. Но заметно меньшее количество медяниц на пл. 3 по сравнению с пл. 2 и другие различия (см. табл. 2, 3) объяснить трудно; по-видимому, в локальной изменчивости консорций сравнительно велика доля ее случайной составляющей.

Вопрос о локальной изменчивости консорций и поврежденности растений был изучен — тоже на березе извилистой — финскими исследователями [27, 34]. На протяжении 110 км с севера на юг они заложили 11 учетных площадок, где проводили обследование в 1972—1973 гг. Некоторые из этих площадок весьма сходны как по составу консорций, так и по уровню поврежденности березы, другие заметно различались, вплоть до почти полного выпадения ряда важнейших групп филлофагов.

Географическая изменчивость. Мы проводили исследования в одном географическом районе, поэтому рассмотреть географическую изменчивость только на собственном материале невозможно. Обсудим ее, сравнивая наши материалы с данными финских исследователей. Консорции березы извилистой подробно изучены на субарктическом стационаре Кево [26]; в основных чертах они очень напоминают те, что сложились в окрестностях г. Лабытнанги. Основными потребителями листьев березы и здесь и там являются чешуекрылые, пилильщики и слоники; листоеды распространены меньше. Многие обычные и массовые виды общие для этих двух мест: пяденица *Oporinia autumnata*, слоник *Polydrusus ruficornis*, листоед *Phyllodecta polaris*, тля *Euceraphis punctipennis* и др. Наиболее заметные отличия — преобладание среди минеров на Приобском Севере пилильщиков, а на севере Фенноскандии — чешуекрылых (в первую очередь *Eriocrania*) и широкое распространение там галлообразующих *Diptera* (*Massalongia*), почти полностью отсутствующих в нашем районе. В двух этих местах, таких удаленных друг от друга, очень сходными оказываются обычно и уровни потребления листьев березы.

Однако следует заметить, что сходство консорций не обеспечивает автоматически сходства взаимоотношений между растением и его фитофагами. Во всей северной Фенноскандии с периодичностью в 10 лет происходят вспышки массового размножения пяденицы *Oporinia autumnata*, уже приведшие к усыханию березовых лесов на громадных территориях. На Приобском Севере эта пяденица — нормальный член биоценозов березовых редколесий, но возможность массовых размножений предотвращается здесь заметно более низкими зимними температурами [8].

Широкое географическое изучение березовых консорций было предпринято финнами [30, 31] в Фенноскандии, Исландии, Гренландии, Северной Америке. Выявлены большие раз-

личия в видовом составе березовых консорций; например, в Гренландии отсутствуют листоеды, слоники, пилильщики, минирующие чешуекрылые и галлицы. Наиболее значимым фитофагом там являются грызущие чешуекрылые, в основном пяденица *Operophthera bruceana*. Тем не менее Гренландия — это единственное место, кроме Фенноскандии, где наблюдалась гибель части березовых кустов из-за деятельности филлофагов. Консорции карликовой березки на западе (Аляска) и востоке (Лабрадор) Северной Америки, напротив, были очень сходными и по составу, и по численности многих видов филлофагов [33].

Обсуждение

Рассматривая взаимоотношения между древесными растениями и их филлофагами в Субарктике в пространственном аспекте, мы замечаем в первую очередь высокую биотопическую изменчивость. Размах ее может быть очень большим. Фактор пространственного удаления как таковой не играет здесь никакой роли; биотопическая изменчивость создается микроклиматическими условиями, т. е. абиотическими факторами — температурой, условиями аэрации почвы и т. д., которые, в свою очередь, обеспечиваются особенностями рельефа. В качестве ведущего фактора выступают температурные условия, значение которых в высоких широтах подчеркивали многие исследователи и которые особенно важны для насекомых как холоднокровных организмов [18, 35]. Поэтому наиболее легко объяснимы такие биотопические различия, как неодинаковость северного и южного склонов, кустарниковых биотопов и открытых тундровых площадок, горных и долинных ассоциаций. Любопытно, однако, что часто не меньшие по величине различия в составе консорций и поврежденности растений создаются при очень незначительных изменениях рельефа, и площадка, выбранная вначале как однородная, при детальном обследовании может оказаться весьма гетерогенной. Необходимо также указать, что степень этой гетерогенности в отношении различных видов может быть совершенно разной; при этом типичные северные виды распределены по территории более равномерно.

Анализ литературы дает возможность выявить, чем именно определяется биотопическая изменчивость. В наиболее холодных зонах (Арктика и Субарктика) это температурные условия [29, 35, 43]. Этот фактор сохраняет свою ведущую роль и в суровых условиях северотаежной зоны, где на склонах южной экспозиции повреждаемость деревьев и кустарников выше [14], вплоть до формирования здесь очагов массовых повреждений [10, 24]. В более южных зонах, где лимитирующим фактором становится влага, роль ведущих переходит к условиям увлажненности и освещенности [12, 15, 1, 13, 44, 22, 40]. Наконец,

в тропических лесах, где условия температуры и увлажненности однородны на больших пространствах, биотопическая изменчивость не выражена [17].

При рассмотрении различий между точками, удаленными друг от друга на 20—30 км, пространственный фактор сам по себе может играть значительную роль; однако, поскольку при выборе учетных площадок трудно подобрать полностью сходные биотопы, выявляемые различия опять-таки сводятся к биотопическим. При исследовании консорций березы извилистой в северной Фенноскандии в качестве основных причин локального различия консорций авторы [27, 34] называют высоту местности над уровнем моря и экспозицию склона. В Аляске наиболее бедными оказываются консорции карликовой березки в арктических и альпийских местообитаниях [33]. Следовательно, и в формировании локальных различий абиотические факторы играют решающую роль. Если подобрать максимально сходные биотопы, то локальные различия оказываются очень небольшими.

В формировании географических различий, несомненно, преобладает пространственный фактор. Но для обсуждения географических различий необходимо собирать материал таким образом, чтобы устранить биотопическую и межгодовую изменчивость, т. е. в большом числе биотопов (или в сходных биотопах) в течение ряда лет. Это, однако, делается далеко не всегда.

Возвращаясь к индивидуальной изменчивости, следует вспомнить, что наши исследования на фоне сильной биотопической выявили слабую индивидуальную изменчивость поврежденности растений. Ранее такие работы в Субарктике почти не проводились; встречаются лишь указания [37, 16] на меньшую поврежденность молодых растений. В то же время в лесных сообществах эта форма изменчивости, видимо, велика. Так, сообщается о сильной вариабельности поврежденности отдельных деревьев лиственницы лиственничной листоверткой *Zeiraphera improbana* в северной тайге [38]. Установлено, что в подмосковном лесу у березы уровень изъятия листогрызущими насекомыми колеблется от дерева к дереву от 3 до 12 %, т. е. четырехкратно [11]. Различия в заселенности почек осины гусеницами листовертки в горных лесах США оказались шестикратными [45]. Сообщается о значительной индивидуальной вариации поврежденности комплексом насекомых листвы дубов в Румынии [21] и эвкалиптов в Австралии [43]. Найдено высокое разнообразие пораженности субантарктического бука *Nothofagus moorei* в австралийских горных лесах листоедом *Novocastria nothofagi* [40]. Значительная изменчивость поврежденности растений *Cecropia* и *Trichilia* обнаружена в тропическом лесу на Барро Колорадо [17]. В качестве причин индивидуальной изменчивости выдвигаются физиологическое состояние растений [21, 42, 38], генетически обусловленная устойчивость [45] либо просто случай-

ные явления [17, 40]. В целом создается впечатление, что в южных лесных экосистемах соотношение индивидуальной и биотопической изменчивости обратное тому, которое наблюдается в высоких широтах. Это еще один довод в пользу того, что при формировании отношений насекомое — растение на Севере наибольшее значение имеют абиотические факторы, а в лесах умеренной и тропической зон — биоценотические.

Находясь под ограничивающим влиянием абиотических факторов, листогрызущие насекомые на Приобском Севере не могут достигнуть того уровня численности, когда определяющим в динамике их численности становится влияние корма. Это характерно для южных зон. В Субарктике такое происходит редко, причем в биотопах с наиболее благоприятными температурными условиями, где влияние температуры сказывается в наименьшей степени. О массовых размножениях пяденицы *Oporinia autumnata* в северной Фенноскандии мы уже упоминали. Но и на Приобском Севере некоторые виды могут достигать такой численности, что потребляют значительную часть фотосинтезирующей поверхности своих кормовых растений. У ив изъятие листовой массы на отдельных растениях может достигать 30 % (см. табл. 1). Такие повреждения не проходят бесследно для растений; во всяком случае, поврежденность последних в таких биотопах на следующий год резко снижается, затем возрастает снова (см. табл. 1). По-видимому, здесь как раз осуществляется биоценотическая регуляция путем ухудшения качества кормовых ресурсов. Но микроклиматические условия в таких биотопах остаются наиболее благоприятными, что по-прежнему привлекает сюда имаго, откладывающих яйца. Поэтому и в годы снижения численности филлофагов растения на подобных участках все-таки оказываются более поврежденными, чем в неблагоприятных биотопах. Таким образом, и здесь абиотические факторы превалируют, хотя биоценотический контроль также имеет место.

Выводы

1. Среди всех видов пространственной изменчивости консорций и поврежденности растений в Субарктике наиболее велика биотопическая. Она создается изменением абиотических (микроклиматических) факторов, в первую очередь температуры.

2. Насекомые-филлофаги активно избирают участки, обеспечивающие им оптимальные условия существования в активный период и возможность благополучной зимовки: склоны южной экспозиции и другие места, хорошо прогреваемые и дренированные, защищенные от сильных ветров. В таких местах поврежденность растений наиболее велика. Высокая изменчивость рельефа создает пеструю картину состава сообществ насекомых, связанных с тем или иным видом растения, и поврежденности последнего.

3. Степень неоднородности территории различна для разных видов насекомых. Виды и группы, лучше приспособленные к условиям Субарктики, равномернее осваивают территорию.

4. С увеличением высоты местности над уровнем моря численность большинства видов филлофагов закономерно снижается. Есть, однако, виды, достигающие наивысшей плотности не в долинных биогеоценозах, а на границе лесной зоны в горах. Какими факторами это обеспечивается, пока неясно.

5. В наиболее благоприятных биотопах численность насекомых-филлофагов может в отдельные годы повышаться до такой степени, что ухудшение качества корма резко снижает их численность на следующий год. Однако привлекательность таких биотопов для насекомых сохраняется, в связи с чем поврежденность растений остается в них относительно высокой.

6. По мере продвижения к югу температура как фактор формирования биотопической неоднородности постепенно сменяется влажностью, а сама биотопическая изменчивость уменьшается; на первый план выходит индивидуальная изменчивость консорций и поврежденности растений.

7. На Севере индивидуальная изменчивость поврежденности растений внутри биотопа невелика; это показывает, что поврежденность определяется не генетически обусловленной устойчивостью самих растений, а абиотическими факторами, общими для всего биотопа, и случайными причинами.

8. Локальная изменчивость состава консорций и поврежденности растений, если изучать ее в сходных биотопах, также очень невелика.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Апостолов Л. Г., Барсов В. А. Насекомые-вредители крон лесов Присамарья и меры борьбы с ними // Труды комплексной экспедиции Днепропетровского университета. 1977. Вып. 8. С. 108—115.

2. Богачева И. А. Итоги изучения насекомых ивовой консорции на стационаре «Харп» (Приобская лесотундра) // Информационные материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974. Ч. 1. С. 5—7.

3. Богачева И. А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми // Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979. С. 37—45.

4. Богачева И. А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 45—68.

5. Богачева И. А. Ущерб, наносимый лиственным породам Приобского Севера насекомыми-дендрофагами // Динамика численности и роль насекомых в биогеоценозах Урала. Свердловск, 1983. С. 11—13.

6. Богачева И. А. Распределение насекомых-филлофагов в кроне березы извилистой у северной границы древесной растительности // Экология. 1984. № 3. С. 60—66.

7. Богачева И. А. Сезонная динамика использования фитомассы лиственных пород Субарктики // Растительноядные животные в биогеоценозах суши. М., 1986. С. 51—54.

8. Богачева И. А. Исследование влияния различных факторов на динамику численности растительноядных насекомых Субарктики // Регуляция

численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 10—25.

9. Гусев В. Н., Римский-Корсаков М. Н. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников европейской части СССР. М.: Гослесбумиздат, 1951. 580 с.

10. Кондаков Ю. П. Хвое- и листогрызущие насекомые — вредители лесов бассейна оз. Байкал // Фауна лесов бассейна оз. Байкал. Новосибирск, 1979. С. 5—43.

11. Медведев Л. Н., Каландадзе Н. И. Опыт учета потребления листвы березы фитофагами // Лесоведение. 1972. № 1. С. 67—70.

12. Наумов Р. В. Влияние климатических факторов на протекание массовых вспышек листогрызущих вредителей леса в Ульяновской области // Уч. зап. Ульянов. гос. пед. ин-та. 1958. Т. 11, № 2. С. 108—123.

13. Носова Л. М., Фомичева Л. И. Консортивные связи лещины с Hemiptera в лесах Подмосковья // Фауна и экология беспозвоночных. М., 1979. С. 117—123.

14. Строганова В. К. Ландшафтно-биотопическое распределение пилильщиков в горных лесах Западной Сибири // Фауна и экология растительноядных и хищных насекомых Сибири. Новосибирск, 1980. С. 228—243. (Труды БИ СО АН СССР: Вып. 43).

15. Щербакова Л. Н. Роль хермесов в ослаблении подроста ели при постепенных рубках в Ленинградской области // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 178—180.

16. Chapin F. S., Bryant J. P., Fox J. F. Lack of induced chemical defence in juvenile Alaskan woody plants in response to simulated browsing // Oecologia (Berl.). 1985. V. 67, N 4. P. 457—459.

17. Coley P. D. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species // Ecology. 1983. V. 64, N 3. P. 426—433.

18. Downes J. A. Adaptations of insects in the Arctic // Ann. Rev. Entomol. 1965. V. 10. P. 257—274.

19. Edmunds G. F., Alstad D. N. Coevolution in insect herbivores and conifers // Science. 1978. V. 199, N 4332. P. 941—945.

20. Fraenkel G. S. The nutritional value of green plants for insectes // Proc. 9th Intern. Congr. Entomol. 1953. V. 2. P. 90—100.

21. Fratian A. Consecinte ale defolierilor provocate de insecte asurpa arboretelor de cvercinee // Probl. Ecol. Terestra, Bucuresti. 1978. N 2. P. 175—183.

22. Futuyma D. J., Saks H. The effect of variation in host plant on the growth of an oligophagous insect, *Malacosoma americanum,* and its polyphagous relative, *Malacosoma disstria* // Entomol. Exp. Appl. 1981. V. 30, N 2. P. 163—168.

23. Hågvar S. Altitudinal zonation of the invertebrate fauna on branches of birch (*Betula pubescens* Ehrl.) // Norw. J. Entomol. 1976. V. 23, N 1. P. 61—73.

24. Håkansson M. Untersökning av dvärgbarrvecklarens, *Grapholitha (Steganoptycha, Epinotia) nananas* biologi med beskrivning av angreppet i ankarvattnet och Stora Blasjön, norra Jamtland // Rapp. Och. Uppsats, Inst. Skogzool. Skogshögsk. 1975. N 19. S. 36.

25. Haukioja E., Hakala T. Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1975. V. 12. P. 1—9.

26. Haukioja E., Koponen S. Birch herbivores and herbivory at Kevo // Ecol. Stud. 1975. V. 17. P. 181—188.

27. Haukioja E., Koponen S., Ojala H. Local differences in birch leaf consumption by invertebrates in northern Norway and Finland// Turun Yliopiston Julk. Sar. A. 1973. V. 11, N 53. P. 29—33.

28. Haukioja E., Niemelä P. Birch leaves as a resource for herbivores: seasonal occurence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves // Oecologia (Berl.) 1979. V. 39, N 2. P. 151—160.

29. Kallio P., Lehtonen J. On the ecocatastrophe of birch forests caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) and the problem of reforestation // Ecol. Stud. 1975. V. 17. P. 174—180.

30. Koponen S. Notes on herbivorous insects on the birch in southern Greenland // Rep. Kevo Subarctic Rec. Stat. 1978. V. 14. P. 13—17.

31. Koponen S. Insect herbivores of birch foliage in the Quebec — Labrador peninsula, southern Greenland and Fennoscandia // McGill Sub.— Arct. — Res. Rep. 1980. N 30. P. 40—46.

32. Koponen S. Outbreaks of *Dineura virididorsata* and *Eriocrania* (Lepidoptera) on mountain birch in northernmost Norway // Notulae entomol. 1981. V. 61, N 1. P. 41—44.

33. Koponen S. Abundance of herbivorous insects on dwarf birch near the tree line in Alaska // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1984. V. 19. P. 19—24.

34. Koponen S., Iso-Iivari L., Herbivorous insects on the mountain birch *(Betula pubescens ssp. tortuosa)* in eastern Finnmark (Norway) and northern Lapland (Finland) // Norw. J. Entomol. 1978. V. 25, N 2. P. 157—163.

35. MacLean S. F. Ecological adaptations of tundra invertebrates // Physiological adaptations to the environment / Ed. J. Vernberg. N. Y., 1975. P. 269—300.

36. MacLean S. F., Jensen T. S. Food plant selection by insect herbivores in Alaskan arctic tundra: the role of plant life form // Oikos. 1985. V. 44, N 1. P. 211—221.

37. Niemelä P. Dependence of *Oporinia autumnata* (Lep., Geometridae) outbreaks on summer temperature // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1980. V. 16. P. 27—30.

38. Niemelä P., Tuomi J., Haukioja E. Age — specific resistance in trees: defoliation of tamaracks (*Larix laricina*) by larch bud moth (*Zeiraphera improbana*) (Lep., Tortricidae) // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1980. V. 16. P. 49—57.

39. Schowalter T. D., Hargrove W. W., Crossley D. A. Herbivory in forested ecosystems // Ann. Rev. Entomol. 1986. V. 31. P. 177—196.

40. Selman B. J., Lowman M. D. The biology and herbivory rates of *Novocastria nothofagi* Selman (Coleoptera: Chrysomelidae), a new genus and species on *Nothofagi moorei* in Australian temperate rainforests // Aust. J. Zool. 1983. V. 31, N 2. P. 179—191.

41. Southwood T. R. E., Brown V. K., Reader P. M. Leaf palatability, life expectancy and herbivore damage // Oecologia (Berl.). 1986. V. 70, N 4. P. 544—548.

42. Springett B. P. On the ecological role of insects in Australian eucalypt forests // Austral. J. Ecol. 1978. V. 3, N 2. P. 129—133.

43. Tenow O. Topographical dependence of an outbreak of *Oporinia autumnata* Bkh. (Lep., Geometridae) in a mountain birch forest in northern Sweden // Zoon. 1975. V. 3, N 2. P. 85—100.

44. Tischler W. Kontinuität des Biosystems Erle *(Alnus)* — Erlenblattkäfer (*Agelastica alni*) // Z. Angew. Zool. 1977. V. 64, N 1. S. 69—92.

45. Witter J. A. The effect of differential flushing times among trembling aspen clones on lepidopteran caterpillar populations: a review // The role of insect-plant relationship in the population dynamics of forest pests / Ed. A. S. Isaev. Krasnoyarck, 1983. P. 150—161.