АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 125 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1979

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ

СВЕРДЛОВСК

УДК 577.4+591.5

Биоценотическая роль консументов. Сб. статей. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В сборнике рассматриваются различные аспекты воздействия животных-фитофагов (насекомых, грызунов) на древесную и травянистую растительность. Обсуждаются реальные размеры потерь, наблюдающихся в естественных сообществах, ущерб, наносимый кормовым растениям при различных размерах нагрузки и в различных условиях внешней среды, а также восстановление растительности после снятия нагрузки. Приводятся новые методики оценки воздействия грызунов на растительность; прослеживается опосредованное влияние деятельности фитофагов на кормовое растение и их воздействие на другие компоненты биогеоценоза.

Сборник рассчитан на специалистов-биологов широкого профиля, аспирантов, студентов и преподавателей биологических специальностей.

Ответственный редактор Н. Н. Данилов

© УНЦ АН СССР, 1979. Б $\frac{21008-943}{055(02)7}$ 16—1979.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОНСУМЕНТОВ 1979

И. А. БОГАЧЕВА

РЕАКЦИЯ ИВЫ *SALIX LANATA* НА ИЗЪЯТИЕ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ И РОЛЬ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ В ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Листогрызущие насекомые, изымая часть фотосинтезирующей поверхности, воздействуют и на само растение, и на весь биогеоценоз. Разнообразные косвенные влияния часто превосходят прямое воздействие, хотя и не могут быть выражены в единицах потребленной энергии (Шварц, 1957; Чернов и др., 1967; Тихомиров, 1970; Петрусевич, Гродзиньский, 1973; Varley, 1967). Изменяются сложившиеся в биогеоценозе радиационный и температурный режимы, влажность воздуха, водный режим почвы, минеральное питание растений, скорость естественных биологических циклов (Иерусалимов, 1967; Злотин, Ходашова, 1973). Повреждение основной породы верхнего яруса приводит к осветлению и более интенсивному развитию ярусов, расположенных ниже, воздействует на зоокомпоненты биогеоценоза (Tenow, 1963; Nuorteva, 1972), способствует усилению абиогенного и биогенного разрушения опада (Гиляров, 1971; Злотин, Ходашова, 1973). Сильное повреждение основной породы в течение нескольких лет может вызвать крупные сдвиги в биогеоценозе, когда повреждаемая порода заменяется неповреждаемой («Программа и методика...», 1966).

Рассмотрим один из важнейших аспектов деятельности листогрызущих насекомых в биогеоценозах — их воздействие на повреждаемое растение. Это воздействие, несомненно, зависит от размеров изъятия. Некоторые авторы указывают, что при небольших потерях листвы какие-либо изменения в состоянии растений неуловимы (Wilkinson и др., цит. по Franklin, 1970). Иногда отмечается даже стимулирующий эффект (Franklin, 1970; Harris, 1972), обусловленный изреживанием верхней части полога и осветлением нижней, где соответственно нарастает фотосинтез (Рафес, 1970; Varley, 1967), либо улучшением минерального питания растений за счет попадания в подстилку экскрементов листогрызущих насекомых (Стебаев, Гукасян, 1963; Гиляров, 1971), либо стимуляцией фотосинтетической активности

хлоропластов (Рафес, 1972; Рафес и др., 1972). Однако даже сравнительно небольшие потери листвы при определенных условиях могут быть важны для растения и отражаются на его приросте (Luitjes, Minderman, 1959). Даже при 25%-ном изъятии хвои сосны часть деревьев гибнет, правда, на неблагоприятных для вида затененных участках (Beal, цит. по Kulman, 1971).

Хорошо изучена реакция растений на потери большой части фотосинтезирующей поверхности, в частности, смертность деревьев. Полное потребление хвои пилильщиком *Neodiprion rugifrons* вызывает гибель сосны на следующий год (Wilkinson, цит. по Franklin, 1970). При удалении хвои с лиственниц *Larix laricina* в течение двух лет отмирает 50% деревьев (Ives, Nairn, цит. по Franklin, 1970), а при изъятии листвы с березы *Betula tortuosa* погибло 12% растений (Tenow, 1963). В результате двухлетнего полного объедания дубов различных видов непарным шелкопрядом отпад составлял от 41 до 84% (Kegg, 1973). О гибели деревьев из-за потери фотосинтезирующей поверхности сообщают и другие авторы (Churchill и др., 1964; Horman, 1974; Witter и др., 1975). Деревья погибают не только от объедания; их ослабление чаще всего служит причиной последующего разрушения от стволовых вредителей, засухи и др.

Другой хорошо изученный показатель ущерба — уменьшение прироста дерева, вертикального и по диаметру. При одинаковых размерах повреждения оно зависит от времени их нанесения, расположения повреждений в кроне, вида деревьев, состояния их в предыдущие годы, погодных условий текущего года, хотя в общем потери прироста пропорциональны потерям листвы (Kulman, 1971). Так, при частичной потере кроны прирост дуба по диаметру уменьшается на 37—41%, при полной — на 66—75% (Турчинская, 1963). По данным Е. Г. Мозолевской и Н. Г. Марушиной (1976), уменьшение прироста дуба составляет 6—28% в зависимости от степени повреждения. При объедании пилильщиками 40—50% хвои прирост следующего года уменьшается на 50%, а при объедании свыше 85% его может не быть совсем (Моисеенко, Кожевников, 1963). Максимальное объедание молодой сосны пилильщиком *Neodiprion sertifer* вызывает снижение радиального прироста на 90% и несколько менее влияет на прирост в высоту (Wilson, цит. по Franklin, 1970). Прирост осины после сильного повреждения *Malacosoma disstria* уменьшается на 90% (Churchill и др., 1964).

Реже обсуждается в литературе другое последствие повреждения — значительное сокращение биомассы листьев на следующий год (Рафес, 1964, 1968; Embree, цит. по Franklin, 1970; Drooz, цит. по Танскому, 1975). При потере большой доли листовой поверхности и при неблагоприятных для растения условиях такой эффект может наблюдаться в течение нескольких лет. После вспышки массового размножения пяденицы *Oporinia autumnaria* на березе извилистой, наблюдавшейся в 1955 г. в

Абиско, даже к 1961 г. листопродукция составляла менее половины от листопродукции перед вспышкой (Tenow, 1963).

Менее изучены физиологические и биохимические изменения у поврежденных деревьев (Вержуцкий и др., 1971; Иерусалимов, 1974; Петрова, Березовская, 1977; Hori, 1973), хотя вполне возможно, что эти изменения и имеют отношение к прекращению вспышки массового размножения вредителя (Танский, 1975).

Данные по воздействию листогрызущих насекомых на повреждаемое растение разнородны и противоречивы. Кроме того, результаты, полученные в средней полосе, могут быть неприменимы к условиям Севера. Поэтому в условиях Приобской лесотундры мы попытались изучить этот вопрос на примере одного вида древесных растений — ивы мохнатой. Она — одно из самых повреждаемых растений в районе (Богачева, 1974), широко распространена и имеет крупные листья, что удобно с практической точки зрения.

Методика

Воздействие листогрызущих насекомых изучают, используя в качестве контрольных либо те же повреждаемые растения, наблюдая за ними в течение нескольких лет до вспышки массового размножения вредителей; либо слабо повреждаемые растения; либо растения, огражденные от повреждения инсектицидами. Если первый из этих методов не вызывает нареканий, то второй часто и справедливо критикуют (Kulman, 1971). Действительно, вряд ли необъедаемые деревья могут служить контролем, так как те же факторы, которые обусловили их неповреждаемость, могли повлиять на рост и смертность деревьев. Инсектициды сами по себе представляют дополнительный фактор, который может повлиять на изучаемые процессы.

Некоторые стороны влияния насекомых на растительность можно изучить, искусственно моделируя естественные процессы изъятия фитомассы листогрызущими насекомыми (Franklin, 1970). Листву удаляют с деревьев вручную, имитируя объедание ее насекомыми. Несмотря на приблизительность такой аналогии (насекомые удаляют листву постепенно и не вызывают 100%-ной дефолиации, так как какие-то обрывки листьев на растении остаются), искусственная и естественная дефолиации не различаются по многим показателям, в частности по такому важному, как поглощение CO_2.

Летом 1973 г. на стационаре «Харп» был поставлен эксперимент для выяснения следующих вопросов: возмещается ли утраченная растением фотосинтетическая поверхность и за счет каких механизмов и какой ущерб причиняют эти повреждения растению. На площадке в долине ручья Тоу-Пугол, покрытой невысокими кустами ив филиколистной *Salix phylicifolia*, мохнатой *S. lanata* и сизой *S. glauca*, было выбрано 60 примерно одинаковых кустов ивы мохнатой высотой 50—60 *см*. Кусты обрабаты-

вали целиком, но подсчеты производили только на произвольно выбранной в проекции куста площадке размером 25×25 *см*: на такую площадку и приводятся все данные в таблицах.

Проведено шесть вариантов опыта: I — полное удаление листвы в ранний срок, во время наиболее интенсивного питания листогрызущих насекомых; II — полное удаление листвы в поздний срок, когда массовые виды листогрызущих насекомых исчезали с ивы; III — полное двукратное удаление листьев; IV — раннее 50%-ное удаление (через лист); V — раннее 50%-ное удаление (удаляли половину каждого листа); VI — контроль (без удаления листьев). Каждый вариант был заложен в десяти повторностях. Результаты опыта учитывали в конце вегетационного сезона (16—19 августа): подсчитывали листья, определяли их вес на единицу площади (в *г* и *мг* сырого веса), а также считали побеги текущего года и измеряли их длину.

На следующий год, убедившись, что результаты опыта в IV и V вариантах практически одинаковы (табл. 1) и, следовательно, способ изъятия не имеет значения, мы в 1974 г. оставили листву в IV варианте нетронутой, а в V обработали так же, как и в предыдущем году. Во время цветения ивы (29 июня 1974 г. и 22 июня 1976 г.) подсчитывали число цветущих растений; в конце вегетационного сезона (15—18 августа 1974 г. и 17—20 августа 1976 г.) учитывали отдаленное влияние изъятия фотосинтезирующей поверхности (табл. 2). Листопродукция в пятом варианте опыта обусловлена влиянием обработки предыдущего и текущего годов, и поэтому данные не приводятся в таблице.

В 1976—1977 гг. были поставлены новые опыты с целью изучения реакции растения на повреждения в зависимости от различных условий среды. В 1976 г. на Полярном Урале, на станции Красный Камень, заложили две площадки: в долине р. Соби (четыре варианта опыта по десять повторностей) и в горах, на верхнем пределе распространения ивы (три варианта опыта по десять повторностей). Методически постановка опытов оставалась такой же, как и на «Харпе»; результаты учитывали в конце каждого вегетационного сезона (табл. 3 и 4). В 1977 г. на Красном Камне заложили еще по одному варианту опыта в десяти повторностях на двух площадках (табл. 5).

Результаты и обсуждение

Механизмы возмещения потерь листвы. Единственный механизм, который удалось обнаружить в экспериментах,— возникновение новых облиствленных побегов из почек будущего года. Этот механизм действует при удалении 100% листвы и не действует при удалении 50% вне зависимости от способа удаления (см. табл. 1). Вероятно, он «включается» в какой-то точке интервала между 50 и 100%. Установить эту точку в своих опытах

Таблица 1

Влияние удаления листьев ивы на их восстановление, побегообразование и рост побегов в текущем году («Харп», 1973 г.)

Показатель	Дата удаления	Степень удаления					
		полное, ранний срок	полное, поздний срок	полное двукратное	50%-ное (через лист)	50%-ное (половина каждого листа)	нулевое (контроль)
Вес листьев, *г* на площадку	13—15.VII	12,70	—	14,08	5,90	6,14	—
	2—3.VIII	—	14,12	3,34	—	—	—
	16—19.VIII	5,16	0,00	0,35	7,80	7,23	17,41
Число листьев	13—15.VII	172,6	—	228,2	153,8	181,5	—
	2—3.VIII	—	199,0	117,8	—	—	—
	16—19.VIII	147,0	—	57,0	194,0	181,0	211,0
Средний вес листа, *мг*	13—15.VII	73,8	—	61,7	76,7	67,6	—
	2—3.VIII	—	71,0	28,4	—	—	—
	16—19.VIII	37,4	—	6,2	85,0	82,0	86,0
Общий прирост, *мм*	16—19.VIII	581	492	403	418	460	593
Число побегов	16—19.VIII	32,0	18,4	18,7	20,2	22,6	24,7
Средняя длина побега, *мм*	16—19.VIII	18,2	26,7	21,6	20,7	20,4	24,0

Таблица 2

Отдаленное влияние удаления листьев ивы на их восстановление, побегообразование и цветение (стационар «Харп»)

Показатель	Год	Степень удаления					
		полное, ранний срок	полное, поздний срок	полное двукратное	50%-ное (через лист)	50%-ное (половина каждого листа)	нулевое (контроль)
Вес листьев, *г*	1974	9,94	9,77	8,04	10,07	—	14,30
	1976	13,32	15,33	9,21	13,68	12,43	16,44
Число листьев	1974	181,8	189,3	172,2	149,2	—	188,4
	1976	111,1	155,2	91,2	114,8	158,6	164,5
Средний вес листа, *мг*	1974	57,7	52,2	47,2	69,5	—	78,3
	1976	119,9	98,8	101,0	119,2	78,4	99,9
Общий прирост, *мм*	1974	509	566	485	441	548	539
	1976	709	701	411	492	484	607
Число побегов	1974	24,7	23,2	21,5	19,1	19,6	21,0
	1976	14,6	18,2	10,1	14,0	19,1	19,7
Средняя длина побега, *мм*	1974	24,4	23,8	20,9	23,1	28,2	28,1
	1976	48,6	38,5	40,6	35,1	25,3	30,8
Цветущие растения, %	1974	0,0	30,0	0,0	20,0	30,0	57,0
	1976	0,0	45,0	0,0	10,0	56,0	57,0

Таблица 3

Влияние удаления листьев ивы на листопродукцию, побегообразование и цветение (Красный Камень, нижняя площадка)

Степень и срок удаления	Год	Дата удаления	Вес листьев, *г*	Число листьев	Средний вес листа, *мг*	Общий прирост, *мм*	Число побегов	Средняя длина побега, *мм*	Цветущие растения, %
Полное, ранний срок	1976	28.VI	12,98	208,0	62,4	—	—	—	—
		8—10.VIII	7,53	260,2	28,9	—	—	—	—
	1977	1—2.VIII	6,24	114,0	54,7	325	16,6	19,6	0,0
Полное, поздний срок	1976	18.VIII	16,50	180,9	91,2	—	—	—	—
		8—10.VIII	0,60	31,2	19,2	—	—	—	—
	1977	1—2.VIII	4,27	109,4	39,0	448	17,1	26,2	10,0
50%-ное, поздний срок	1976	19.VII	7,82	94,7	82,6	—	—	—	—
		8—10.VIII	8,37	104,4	80,3	—	—	—	—
	1977	1—2.VIII	8,97	138,0	65,0	444	17,1	26,0	20,0
Нулевое (контроль)	1976	8—10.VIII	15,50	168,4	92,0	—	—	—	—
	1977	1—2.VIII	10,06	152,4	66,0	568	22,1	25,7	10,0

Таблица 4

Влияние удаления листьев ивы на листопродукцию, побегообразование и цветение (Красный Камень, верхняя площадка)

Степень и срок удаления	Год	Дата удаления	Вес листьев, *г*	Число листьев	Средний вес листа, *мг*	Общий прирост, *мм*	Число побегов	Средняя длина побега, *мм*	Цветущие растения, %	Вес сухих побегов, *г*
Полное, поздний срок	1976	19—20.VII	9,97	146,2	68,2	—	—	—	—	—
		11.VIII	1,95	66,6	29,3	—	—	—	—	—
	1977	3.VIII	5,43	130,5	41,6	291	18,4	15,8	0,0	5,92
50%-ное, поздний срок	1976	19—20.VII	6,10	93,3	65,4	—	—	—	—	—
		11.VIII	6,49	97,2	66,8	—	—	—	—	—
	1977	3.VIII	7,76	166,8	46,5	317	20,9	15,2	30,0	2,95
Нулевое (контроль)	1976	11.VIII	9,31	146,2	63,7	—	—	—	—	—
	1977	3.VIII	8,40	131,5	63,9	315	16,1	19,6	20,0	1,88

Таблица 5

Влияние условий увлажнения на восстановление листвы ивы (Красный Камень, 1977 г.)

Площадка	Дата удаления	Вес листьев, *г*	Число листьев	Средний вес листа, *мг*
Сухая	3.VII	10,73	192,9	55,6
	16.VIII	2,89	121,0	23,9
Влажная	29—30.VI	10,45	159,9	65,4
	16.VIII	4,44	114,3	38,8

мы не пытались; скорее всего, она определяется конкретными погодными условиями, состоянием растений и т. д.

В природе появление на иве дополнительных летних побегов наблюдалось нами дважды. В 1975 г. при невысоком общем фоне повреждения отдельные кусты ивы мохнатой, потерявшие значительную долю листовой поверхности, развивали к началу августа небольшое число новых побегов. В 1977 г. это явление у ив мохнатой и сизой было обычным. Поврежденность растений листогрызущими насекомыми была невелика, однако ивы интенсивно поражались ржавчиной, что также исключило из фотосинтеза большую площадь листовой поверхности. Действие других механизмов возобновления листовой поверхности: возникновение поросли, увеличение оставшихся на побегах листьев (Аврамчик, 1939) — нами не наблюдалось.

Влияние срока изъятия листвы на листопродукцию и прирост. Удаление 100% листовой поверхности приводит к различным результатам в зависимости от времени удаления. Мы старались придерживаться либо ранних, либо поздних фенологических сроков. Согласно полученным результатам, при изъятии листвы в начале сезона она замещается другой (см. табл. 1, 3, 5). Новые листья могут быть даже более многочисленны (до 125%), чем прежние (см. табл. 3), но они всегда мельче и составляют по площади максимум 59% от прежних. Новая биомасса листьев, созданная растением к концу вегетации, не составляет ни в одном варианте и 50% от контроля. Чем позднее удаляется листва, тем меньше новых листьев, тем они мельче и тем меньше биомасса, создаваемая в итоге растениями. Если листва удаляется за две-три недели до начала пожелтения (см. табл. 1), то растения не продуцируют новой листвы. Видимо, процесс накопления питательных веществ к этому времени уже закончен, и нет необходимости в образовании новой фотосинтезирующей поверхности.

Период, когда растение особенно активно восстанавливает утраченную фотосинтетическую поверхность,— это период развертывания листьев и еще некоторый срок после того, как лист достигнет своих окончательных размеров. В условиях Севера

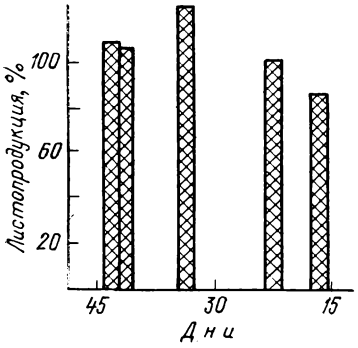

Рис. 1. Суммарная листопродукция ивы при однократном полном удалении листьев в разные сроки (указано количество дней до конца вегетационного сезона).

он длится всего несколько недель (Вахтина, 1964). Если листья удаляли с растений в это время, а вновь образовавшиеся — в конце сезона, то сумма снятой биомассы превышала контроль. Превышение было наиболее велико, если в первый раз удалялись листья, почти достигшие своей конечной величины, т. е. за пять-шесть недель до конца вегетационного сезона. Результаты, полученные в разные годы и в разных местах исследований, представлены на рис. 1. Листопродукцию выражали в процентах к контролю с поправкой на число листьев в данном варианте.

На следующий год после повреждения растения дают меньшую массу листвы, чем контрольные (см. табл. 2), так как листья поврежденных растений заметно мельче (Богачева, 1975). Листовая масса растений, подвергавшихся двукратному ощипыванию, в 1974 г. достигала только 56% от контроля; растения, подвергавшиеся однократному ощипыванию, дали 64—70% листвы от контроля.

Изучение состояния растений, проведенное в 1976 г., показало, что листовая масса и через три года после двукратного ощипывания достигает лишь 55% от контроля. Однако листья продуцируются нормальных размеров. Уменьшение листопродукции обусловлено отмиранием части побегов прошлых лет (см. табл. 4). В результате поврежденные растения дают меньше побегов текущего года, чем контрольные. Этот процесс слабее выражен у растений, подвергавшихся однократному ощипыванию, а в варианте, где листва была удалена в конце сезона (см. табл. 2), листопродукция практически не отличалась от контроля.

В качестве показателя состояния растений после повреждения использовали также вертикальный прирост. Чаще всего он мало отличается от контроля, но может и отставать от него, если на данном участке или в данный год условия для развития растений были неблагоприятными (см. табл. 3). Наименьший прирост дают растения, на которых проводилось раннее и особенно двукратное удаление листвы.

Надежный показатель состояния растений — их цветение. Растения, подвергшиеся раннему удалению листвы, не цвели ни на следующий, ни на третий год после повреждения (см. табл. 2, 3). При позднем отчуждении листвы часть растений может цвести (Богачева, 1975).

Влияние величины изъятия на листопродукцию и прирост. Как уже указывалось, растения не возмещают утраченную фотосинтезирующую поверхность, если потери превышают 50% площади листвы (см. табл. 1, 3, 4), причем способ и время изъятия не имеют значения (Богачева, 1973). Однако на следующий год такие растения уступают контрольным по многим показателям — цветению, продуцируемой массе листьев, их числу и приросту (см. табл. 2, 3). Показатели выравниваются только через два года после повреждения.

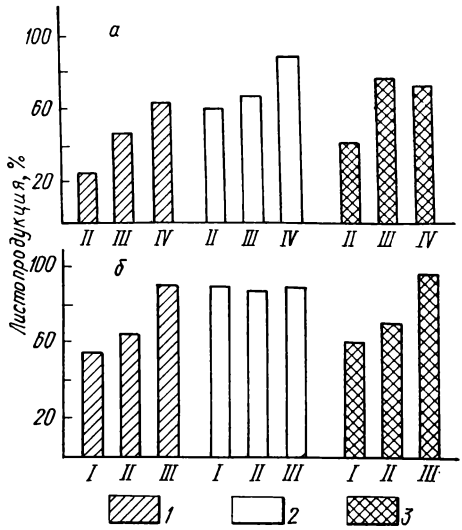

Рис. 2. Вторичная листопродукция ивы после удаления листьев на нижней (*а*) и верхней (*б*) площадках в процентах к уровню предыдущего года.

1 — общий вес листьев, *2* — число листьев, *3* — средний вес листа; I—IV — варианты опыта.

Как известно (Kulman, 1971), уменьшение прироста в общем пропорционально потере листвы. В наших опытах растения, с которых удаляли 100% листьев, имели более низкие показатели, чем растения, потерявшие только 50% листвы (см. табл. 3, 4); однако прирост такой тенденции не обнаруживает (Богачева, 1975).

Влияние условий произрастания на листопродукцию и прирост. Реакция растений на потерю листвы зависит от окружающих условий: погоды в год повреждения и предшествующие годы, степени благоприятности биотопа и т. д. При неблагоприятных условиях растения болезненнее реагируют на отчуждение листвы: резко уменьшается прирост, возрастает усыхание побегов, часть растений погибает.

Предполагая, что неблагоприятные условия создаются для растений в горах, на верхнем пределе их распространения, мы взяли для сравнительного изучения иву мохнатую, произрастающую в долине р. Соби и на горе Сланцевой, на 500—600 *м* выше. На верхнем пределе распространения ива не создает сплошных зарослей, а встречается в виде отдельных кустов высотой 30—70 *см*. Растения отличаются от долинных рядом особенностей: более мелкими листьями, более короткими побегами и т. д. (см. табл. 3 и 4). Было установлено, что в год повреждения растения на верхней площадке при удалении 100% листвы вновь распускают бóльшее число листьев (45,2% от начального количества), чем на нижней (17,4%), причем новые листья у первых крупнее

(соответственно 45,8% и 20,8% от контроля). К концу сезона горные растения вновь создают листовую массу, равную 21,0% от контроля, а равнинные — лишь 3,6%.

На следующий год растения на равнине чувствовали себя хуже, чем в горах (рис. 2). Этот неожиданный, на первый взгляд, результат легко объясним. Летние месяцы 1976 и 1977 гг. были необычайно сухими для Севера: по нескольку недель не выпадало дождей. Условия увлажнения оказались более благоприятными на площадке в горах, где растения получают конденсационную влагу, а толстый моховой покров предохраняет почву от пересыхания. Видимо, в некоторые годы растения в горах могут получать преимущество по сравнению с равнинными, несмотря на то, что находятся в более суровых климатических условиях.

Влияние условий увлажнения специально исследовалось в эксперименте, проведенном в 1977 г. На прежней площадке в долине р. Соби было отобрано еще 10 растений (см. табл. 5), кроме того, выделили новую площадку в сходном биотопе, но с достаточным увлажнением. При удалении 100% листвы ива, растущая на сухой площадке, к концу сезона выбросила листья в количестве, составляющем 62,8% от исходного; на влажной площадке — 71,3%. Вес нового листа на сухой площадке составил 43,0% от веса удаленных листьев, на влажной — 61,2%. В результате ивы на площадке с недостаточным увлажнением создали листопродукцию, равную 27,0% от снятой в начале сезона, а на влажной — 42,6%.

Заключение

Судя по результатам наших экспериментов, большие потери листвы у ивы мохнатой возмещаются за счет распускания побегов будущего года. В случае раннего изъятия растения к концу сезона способны возместить часть потерь в то же лето, так что суммарная листовая масса, созданная растением, превышает контроль. Однако фотосинтезирующая поверхность функционирует в течение значительно меньшего времени, и растение не может накопить достаточное количество запасных питательных веществ. Поэтому на следующий год сильно поврежденные растения не цветут и дают меньшую листовую массу (иногда почти вдвое); прирост также уменьшается, но менее заметно. Гибели растений в течение трех лет практически не наблюдалось.

В случае потребления меньшей (до 50%) части листовой поверхности растения не возмещают потери, так же как и при утрате большой доли фотосинтезирующей поверхности к концу вегетационного сезона. На следующий год они отстают от контрольных по листопродукции, хотя и в меньшей мере, и закладывают меньше генеративных побегов; к третьему году различия сглаживаются. Прирост у таких растений практически не отли-

чается от контроля. В неблагоприятных условиях среды (недостаточное увлажнение) растения хуже переносят повреждения, что наиболее заметно сказывается на листопродукции текущего и следующего годов и в меньшей степени — на приросте.

Как было показано ранее (Богачева, 1974), на Приобском Севере все листогрызущие насекомые — члены ивовой консорции — потребляют в среднем около 10% потенциальных запасов корма в ивняках и около 2% в тундровых сообществах, хотя отдельные растения бывают повреждены значительно более сильно. Кусты, листва с которых была объедена почти целиком, встречались в 1971 г. на «Харпе» и в 1977 г. на Полярном Урале. Последствия повреждений у отдельных растений должны исчезать в промежутке от одного массового размножения листогрызущих насекомых до другого. У основной массы растений повреждения не должны вызывать ощутимых последствий. Поэтому листогрызущих насекомых в биогеоценозах Севера нельзя считать «вредителями». Это члены биогеоценозов, производящие перераспределение органической материи, созданной на первом трофическом уровне, и ускоряющие круговорот веществ в естественных циклах тундровых биогеоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. Отавность у некоторых кормовых растений на тундровых пастбищах.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, сер. Оленеводство, вып. 4. Л., 1939.

Богачева И. А. Листовая продукция ивняков тундры Южного Ямала и ее возобновление.— Тезисы докладов Уральской конференции молодых ученых «Человек и биосфера». Свердловск, 1973.

Богачева И. А. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых в тундровых биогеоценозах.— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 88. Свердловск, 1974.

Богачева И. А. Отдаленное влияние удаления листвы на иву *Salix lanata* в зоне лесотундры.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1975.

Вахтина Т. В. Динамика урожайности и использование листьев некоторых кормовых кустарников тундры в оленеводстве.— Проблемы Севера, вып. 8. М.— Л., «Наука», 1964.

Вержуцкий Б. Н., Докийчук Т. А., Животова М. М. Биохимические изменения в хвое лиственничного подроста, поврежденного пилильщиком *Pristiphora wesmaeli* (Tischb.), и значение этих изменений для хвоегрызущих насекомых.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., № 10, вып. 2. Новосибирск, 1971.

Гиляров М. С. Роль почвенных животных в круговороте веществ в биогеоценозах.— Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценологических стационаров, ч. 1. Л., 1971.

Злотин Р. И., Ходашова К. С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота.— Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.

Иерусалимов Е. Н. Влияние объедания верхнего полога листогрызущими насекомыми на некоторые элементы лесного биогеоценоза. Автореф. канд. дисс. М., 1967.

Иерусалимов Е. Н. О содержании крахмала и жиров в повреждавшихся сосновым шелкопрядом деревьях сосны обыкновенной.— Вопросы защиты леса, вып. 65. М., 1974.

Мозолевская Е. Г., Марушина Н. Г. Влияние лунки серебристой на состояние и прирост дуба.— Изв. высш. учебн. завед., Лесной ж., 1976, № 3.

Моисеенко Ф. П., Кожевников А. М. Потери прироста в сосняках, поврежденных пилильщиками.— Лесное хозяйство, 1963, № 9.

Петрова В. П., Березовская Н. М. Динамика флавоноидов, растворимых углеводов и общего азота в листьях дуба при повреждении дубовой листовой филлоксерой.— Ж. общ. биол., 1977, т. 38, № 1.

Петрусевич К., Гродзиньский В. Значение растительноядных животных в экосистемах.— Экология, 1973, № 6.

Программа и методика биогеоценологических исследований. Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М., «Наука», 1966.

Рафес П. М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе.— Защита леса от вредных насекомых. М., «Наука», 1964.

Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М., «Наука», 1968.

Рафес П. М. Принципы определения ущерба, наносимого насекомыми лесу.— Труды МОИП, отд. биол., 1970, т. 38.

Рафес П. М. О взаимоотношениях между листогрызущими насекомыми и кормовым растением.— Докл. АН СССР, 1972, т. 207, № 2.

Рафес П. М., Гниненко Ю. И., Соколов В. К. О взаимодействиях дерева и листогрызущих насекомых.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, № 6.

Стебаев И. В., Гукасян А. Б. Прямокрылые насекомые (*Tettigonioidea* и *Acrididae*) как стимуляторы микробиологических процессов распада и минерализации растительной массы в луговых степях Западной Сибири.— Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 2.

Танский В. И. Оценка роли кормового режима в динамике численности насекомых с точки зрения общей теории системы.— Ж. общ. биол., 1975, т. 36, № 5.

Тихомиров Б. А. Особенности зоокомпонента биогеоценозов тундры. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1970.

Турчинская И. А. Влияние объедания листьев непарным шелкопрядом и другими листогрызущими вредителями на рост дуба.— Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 2.

Чернов Ю. И., Ходашова К. С., Злотин Р. И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения.— Ж. общ. биол., 1967, т. 48, № 2.

Шварц С. С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозе.— Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 5.

Churchill G. B., John H. H., Duneon D. P., Hodson A. C. Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar.— Ecology, 1964, vol. 45.

Franklin R. T. Insect influences on the forest canopy.— Ecol. Stud., 1970, vol. 1.

Harris P. Insects in the population dynamics of plants.— Insect/Plant Relationships: Symp., London, 1971. Oxford, 1972.

Hori K. Studies on the feeding habits of *Lygus disponsi* Linnavouri (Hemiptera: Miridae) and the injury to its host plant. IV. Amino acids and sugars in the injured tissue of sugar beet leaf.— Appl. Entomol. and Zool., 1973, N 3.

Horman D. M. Regeneration of foliage in European larches, *Larix decidua* Mill., after attack by the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* Htg. in Maryland.— Chesapeake Sci., 1974, vol. 15, N 1.

Kegg J. D. Oak mortality caused by repeated gypsy moth defoliation in New Jersey.— J. Econ. Entomol., 1973, vol. 66, N 3.

Kulman H. M. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees.— Ann. Rev. Entomol., 1971, vol. 96, N 1—2.

Luitjes J., Minderman C. De spinselblattwesp van de lariks.— Nederl. bosbouw.-tijdschr., 1959, vol. 31, N 9.

Nuorteva P. A three-year survey of the duration of development of *Cynomyia mortuorum* (L.) (Dipt., Calliphoridae) in the conditions of a subarctic fell.— Ann. Entomol. Fenn., 1972, vol. 38, N 2.

Tenow O. Leaf-eating insects on the mountain birch of Abisko (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites. Uppsala, 1963.

Varley G. C. The effect of grazing by animals on plant productivity.— Secondary productivity of terrestrial ecosystems, vol. 2. Warszawa-Krakow, 1967.

Witter J. A., Mattson W. Y., Kulman H. M. Numerical analysis of a forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) outbreak in northern Minnesota.— Can. Entomol., 1975, vol. 107, N 8.