ИНСТИТУТ ЛЕСА ИМ. В.Н.СУКАЧЕВА СО РАН
КРАСНОЯРСКИЙ ФИЛИАЛ
РУССКОГО ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Энтомологические исследования в Сибири

Выпуск 3

Под редакцией к.б.н. Е.С.Петренко

Красноярск
2004

Энтомологические исследования в Сибири. Выпуск 3. (Петренко Е.С., ред.) – Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2004. – 156 с.

Третий выпуск непериодического сборника содержит 13 статей, посвященных изучению видового состава, экологии и роли насекомых в лесных биогеоценозах Сибири, экспериментальным подходам к их изучению. Рассчитан на специалистов по лесной энтомологии, экологов, студентов и аспирантов соответствующих специальностей.

Полный текст настоящего выпуска помещен в Интернете – http://forest.akadem.ru/e-publ/3/

Ответственный редактор выпуска
к.б.н. Е.С.Петренко

Рецензенты:
д.б.н., профессор Е.Н.Пальникова (СибГТУ, Красноярск)
к.б.н., доцент О.И.Накрохина (КГПУ, Красноярск)
к.б.н., с.н.с. Ю.П.Кондаков (ИЛ СО РАН, Красноярск)

Утверждено к печати
Ученым советом
Института леса им. В.Н.Сукачева СО РАН

Рисунок на обложке: жужелица *Carabus auronitens* (по Essig E.O. Colledge Entomology. New York: MacMillan, 1942).

© Коллектив авторов, 2004
© Ин-т леса им.В.Н.Сукачева СО РАН, 2004

И.А. Богачева

О ТОПОЛЕВОЙ МОЛИ И НЕ ТОЛЬКО ....

Передо мной лежит коллективная монография "Насекомые-филлофаги зеленых насаждений городов. Видовой состав и особенности динамики численности" (Новосибирск, "Наука", 2004). Её авторы – О.В. Тарасова, А.В. Ковалев, В.Г. Суховольский, Р.Г. Хлебопрос при заметном "доминировании" первого соавтора. С большим интересом взялась за книгу, хотя, занимаясь всю жизнь естественными экосистемами, сравнительно редко смотрю литературу по экосистемам искусственным, в том числе городским ценозам. В мае мне, однако, попал в руки автореферат докторской диссертации О.В. Тарасовой (2004) с почти идентичным названием, вызвавший у меня целый ряд вопросов, получить ответы на которые я надеялась из монографии.

К сожалению, две последние главы диссертации, наиболее интересные для меня, в монографию не вошли. Это мое сожаление – чисто личная эмоция. Ясно, что авторы могут компоновать свою работу, как они считают нужным, и само по себе это не хорошо и не плохо. Правда, соавторы О.В. Тарасовой привнесли в монографию разделы, имеющие очень косвенное отношение к филлофагам зеленых насаждений – например, модели фаунистического обилия насекомых в разделе 3.5. Не связаны непосредственно с филлофагами зеленых насаждений городов и рассуждения на стр. 141 о возможном влиянии потепления климата на возникновение вспышек массового размножения ранее индифферентных видов, хотя фраза "Средняя годовая температура в городах на несколько градусов выше, чем за их пределами", за которую зацепилась память еще на первой странице Введения, казалось бы, очень располагала к рассуждениям на эту тему.

Глава 1 представляет собой краткое описание филлофагов зеленых насаждений на материале многих городов России, причем используются как полные многолетние их списки (скажем, Белов, 2000), так и значительно более многочисленные статьи по отдельным группам (например, Трусевич, 1982), растениям либо для непродолжительных периодов работы. К последним следует относиться с известной осторожностью. Конечно, виды с постоянной высокой численностью можно выявить и за несколько лет работы, но вспышки

продромальных видов удается зафиксировать лишь при известном везении, а список индифферентных видов вообще можно пополнять сколь угодно долго. Вероятно, между краткими периодами для одного населенного пункта могут быть значительные различия если не в составе, то в относительной роли отдельных видов и групп филлофагов. Чтобы не быть голословной, скажу, что я с трудом узнаю в списках Пентина и Шаблиовского (1937; цит. по Тарасова и др., 2004, стр. 11) ту действительность, за которой я имею возможность наблюдать последние лет 30. Конечно, у нас встречаются боярышница, лунка серебристая, непарный шелкопряд и стрельчатки, но я ни разу не видела их массовых размножений в городе (Свердловск = Екатеринбург). Как по числу видов, так и по численности (не доходящей, впрочем, до вспышечного уровня) у нас явно преобладают пяденицы. Есть в городе также и ивовый, и тополевый листоеды (Тарасова и др., 2004, стр. 14) – если поискать хорошенько, но гораздо более многочисленны на ивах и тополях виды рода *Phrato*та и *Plagiodera versicolora* ... Что это – обычные ли многолетние флуктуации или направленные последствия громадных изменений в планировке города за прошедшие 70 лет, включая структуру зеленых насаждений, а возможно, и изменений климатических? Эта проблема ещё ждет своих исследователей.

Ранее упомянутый материал в главе 1 располагается по эколого-трофическим группам (ясно и кратко охарактеризованным лишь в главе 2; может быть, с этого следовало начать?), как и изложение собственных данных О.В. Тарасовой по Красноярску. Внутри этих групп он располагается в систематическом порядке. Считаю всю эту часть монографии весьма ценной, особенно для начинающих исследователей. Еще более информативны подробные повидовые данные для Красноярска, включающие кормовые растения, обилие в насаждениях и тип динамики численности насекомого и сведенные в Приложение. Мне кажется, правда, что определённо недостает уточнения, какие именно кормовые растения в нём указаны: характерные только для зеленых насаждений Красноярска (как иначе можно понять "многояден: береза" для *Lymantria dispar*?), для зеленых насаждений городов вообще (но тогда откуда берутся такие кормовые растения, как багульник, голубика, земляника?), для региона (тогда откуда виноград и бук?) или это кормовые растения вида по всему ареалу? Осоки – кормовое растение для *Crepidodera plutus* (Тарасова и др., 2004, стр. 165), следует, вероятно, читать как "осины" (или как "осокорь" – *Populus nigra* ?): для жуков этого рода в качестве кормовых растений указаны лишь ивовые (Дубешко, Медведев, 1989).

Материал во второй главе анализируется уже только по эколого-трофическим группам. С использованием рангового распределения здесь проводится анализ сходства структуры комплексов в разных го-

родах. На стр. 44 выделяются 8 таких групп, они же фигурируют и в Приложении. (На рисунке 2.4. их, правда, уже только шесть – что-то, видимо, объединили?). Но вот какой смысл имеет сравнение материала по Красноярску и Москве, если последний подразделен всего на 4 группы, причем принципиально отличные от групп, выделенных О.В.Тарасовой для Красноярска? Различия для разных типов городских местообитаний приведены почему-то только для Москвы (табл. 2.2: Белов, 2000), хотя ведь и Тарасова работала с разными микрорайонами города и разными уровнями загрязненности (Тарасова, 2004). Ну, и, наконец, напрашивающиеся сравнения лесных и городских биоценозов. Но кому принадлежат данные, помещенные в таблице 2.3? Похоже, не Тарасовой, поскольку в монографии не говорится, что она занималась еще и лесными биоценозами, да и выделенные эколого-трофические группы здесь опять-таки "не ее". Ссылка на автора была бы очень кстати.

Тем не менее, сделанный авторами монографии вывод о доминировании в городских насаждениях скрытноживущих вредителей и видов с сосущим типом ротового аппарата выглядит вполне резонным.

Подавляющая часть третьей главы – модели динамики численности и фаунистического обилия – вполне возможно, интересна сама по себе, но, взглядывая на название монографии, я пропускаю обсуждение этих моделей. Зато тесно связаны с основной темой монографии первый и третий разделы главы. В первом дается классификация основных типов динамики численности насекомых (авторы вернутся к нему и позднее, в гл. 5), в третьем основные виды эколого-трофических групп соотнесены с этими типами динамики численности. Более того, структура типов динамики численности сравнивается по Красноярску и городам европейской части РФ (табл. 3.1.). Найденные значительные различия, к сожалению, не получают никакого объяснения. Кроме того, здесь, вероятно, есть и ошибка в таблице. По смыслу приведенных показателей, цифры в столбце II (абсолютное число видов) не могут быть меньше, чем в столбце I, однако в шестой строке это именно так. Поскольку, исходя из этих цифр, рассчитываются суммы в столбцах, а затем и доли для каждой группы, исправление этой ошибки повлечет изменения как минимум ещё и в пятом столбце таблицы.

Лично для меня наибольший интерес имела четвёртая глава, целиком посвященная тополевой моли-пестрянке как вредителю, постоянно имеющему в Красноярске высокую численность. Раздел, посвященный морфологии вида на всех стадиях развития и экологии вида в самом широком смысле этого слова (включая трофическую приуроченность), включает как собственные данные автора, так и хороший

литературный обзор. Фенология представляет собой практически только данные для Красноярска; текстовые описания сопровождаются здесь очень ёмкой таблицей 4.1, в которую включен материал по 1994-2003 гг. (Для последующих построений в таблице было бы желательно только отметить ещё один момент – начало развертывания листьев тополя).

Далее следует раздел, посвященный потенциальной плодовитости моли, и затем раздел 4.3, названный "Размещение яиц тополёвой моли на листе", но на самом деле включающий и другие аспекты её размещения в кроне. Во всяком случае, начинается он с различий в заселённости апикальной и базальной части веток. Опустим пока тот факт, что неплохо бы дать определение этим понятиям (т.е. описать методику взятия пробы) и обратимся к основному выводу автора: плотность мин на апикальных листьях в несколько раз выше, чем на базальных. Читаю этот раздел в трамвае, который как раз медленно движется через старую часть города со старыми же и очень сильно в этом году заселёнными тополями. Отрываю взгляд от тополей описанных к тополям реальным и вижу картину, привычную для конца августа: крона даже не бурая, а какая-то серебристая – небо видно буквально сквозь каждый лист! – но в её периферийной части просматриваются и ветки с совершенно незаселёнными, зелёными листьями. Ситуация обратная описанной и совершенно понятна: продолжают расти удлинённые побеги, и их апикальные части молью уже не заселяются – время моли прошло. К какому же времени сезона относится ситуация, представленная в монографии, т.е. когда взята проба? Снова заглядываю в текст, но никаких данных на этот счёт там нет... Значит, не над чем больше и размышлять. Вывод: при изложении конкретных данных наблюдений – методика и еще раз методика, чтобы читателю всё по возможности было ясно!

Обратимся теперь к распределению яиц моли по листьям. Авторами было обнаружено, что в начале откладки яиц распределение яиц по листьям не отличается, а в середине откладки – достоверно отличается от случайного. Я так и не смогла уловить из текста, считают ли авторы, что имела место смена модели откладки яиц на листья или что некая модель осуществлялась с самого начала, но это не так важно. Важно, что в период максимума откладки яиц молью обнаруживается отчётливо бимодальное распределение их по листьям. Авторы приводят два возможных объяснения этого факта: (1) выявление в процессе откладки яиц молью двух групп листьев – привлекательных и не привлекательных для неё; (2) предпочтение молью тех листьев, на которые уже были отложены яйца. Авторы выбирают второе объяснение и строят все дальнейшее рассуждение, исходя из него. Я же предложила бы использовать первое объяснение.

Исхожу я при этом, во-первых, из того, что предположение "никаких качественных различий между характеристиками листьев нет" на современном уровне знаний о разнокачественности листьев на удлинённых побегах выглядит крайне далеким от реальности. (Мне даже не хочется приводить здесь литературные источники. Мое собственное знакомство с этим предметом началось со статьи Ю.Н.Баранчикова (1983), но за прошедшие два десятилетия работ о существовании и сути этой разнокачественности вышло очень много). Поскольку про данный случай известно, что для откладки яиц имаго выбирают молодые, но полностью развившиеся листья (авторы, правда, зря ссылаются в этом вопросе на Auerbach, Simberloff, 1989: эта статья посвящена минеру дуба *Lithocolletis quercus*), заражение вообще начинается только через какое-то время после раскрывания листьев, так что первые бабочки тополевой моли погибают, не отложив яиц – некуда, хотя листья на дереве есть (Тарасова и др., 2004, стр. 82). Но вот прошло какое-то время. Листья, раскрывшиеся первыми, теперь пригодны для заражения; в то же время на конце каждого удлиненного побега есть (и долго ещё будут!) листья, для заражения чересчур молодые. Так что две группы листьев, явно разные по качеству, существует уже при начале яйцекладки.

Авторы считают, что "если бы предположение о разнокачественности листьев тополя было верно, распределение яиц на листьях с самого начала лёта отличалось бы от пуассоновского" (стр. 96). Оно, может быть, и отличается, но при малом освоении листьев и малом объёме пробы в начальный период отличия от случайного распределения не могли быть обнаружены. Десять яиц на 50 листьев, о чем речь-то! Это закономерность чисто математическая, и подводить под неё какую-то биологическую основу не стоит.

Со временем листья, развернувшиеся первыми, становятся слишком старыми для откладки яиц тополевой молью; заражаться начинают те категории листьев, которые раньше были для этого слишком молодыми. Категория молодых листьев, которые не могут быть заражены, все ещё, однако, существует – удлинённые побеги тополей у нас (в Екатеринбурге) растут по крайней мере до середины августа, а то и дольше. Моль все время выбирает при откладке яиц листья наиболее предпочитаемого возраста (а значит, с определенными физическими и химическими свойствами; по ним, видимо, и происходит выбор). Число яиц на таких листьях все увеличивается, мало пригодные листья остаются мало заселёнными или не заселяются вовсе. Вот так выглядит вербальная модель, исходящая из того, что разнокачественность листьев реально существует. Она удобна по крайней мере тем, что нет нужды измышлять существование у моли стратегии откладки яиц на уже заселённые листья (стр. 101-102) – феномен выделения

группы сильно зараженных листьев возникает сам собой. Какая именно из двух моделей реализуется в действительности, можно проверить лишь на практике, если брать пробы листьев так, чтобы учитывалось место листа в кроне, в особенности на побеге, когда можно будет увидеть, на какие именно листья поступают все новые и новые порции яиц. Рандомизированная проба нам в этом не поможет. А кстати, как именно брала пробы Тарасова? Ну конечно же, ни слова об этом нет...

Раз уж авторы предположили наличие у тополевой моли определённой стратегии, они пытаются объяснить, зачем такая стратегия нужна. Строится математическая модель зависимости выживаемости тополевой моли от плотности расположения яиц на листе (стр. 99-104). Я – невеликий специалист по математическим моделям и требую от них обычно двух вещей: чтобы основные посылки, заложенные в модель, не противоречили здравому смыслу и известным уже фактам и чтобы феномены, существование которых вытекает из модели, соответствовали реально наблюдаемым. Посмотрим на модель (рис. 4.7) с этой точки зрения.

Принято считать, что конкуренция осуществляется и через антибиоз листа; так могут конкурировать и разобщенные во времени виды. Значит, факторы конкуренции и антибиоза не независимы, вопреки мнению авторов (стр. 100), либо им следовало привести свои определения этих понятий. В то же время, такой фактор, как заражённость паразитами, почему-то в модель не введен, хотя он весьма значим как у данного вида (Тарасова и др., 2004, стр. 109-112), так и вообще у минеров (Баранчиков, Ермолаев, 1998).

Но наибольшее удивление вызывает характер полученной зависимости. Из рисунка 4.7 следует, что наименьшую выживаемость имеют особи при плотности 0,02 яйца на 1 см^2 или 1 мина на крупный лист в 50 см^2. Признаться, мне не приходилось читать, что выживаемость минеров самая низкая при размещении их на листьях поодиночке. Знают ли авторы что-либо о соответствии их модели действительности? Нет сведений... Есть, правда, график зависимости заражённости мин от их числа на листе (рис. 4.12), и зависимость эта действительно обратная, но модель на рисунке 4.7 фактора заражённости как раз не включает, так что и к делу он не относится. Кроме того, по рисунку 4.12 нельзя сказать, чтобы заражённость паразитами одиночных мин была в среднем ниже общей группы, включающей от 5 до нескольких десятков мин на лист. (Любопытно, между прочим, почему на этот график не попали листья с 2-4 минами? Не было таких?)

Но вернемся к антибиозу. По устоявшимся в литературе представлениям (Рафес, 1980, 1981; Edwards, Wratten, 1983; Faeth, 1985; Silkstone, 1987), его существование ведет к стратегии "разбегания" вредителей, чтобы минимизировать возможный ущерб от его дейст-

вия. Тополевая моль, по мнению авторов, действует ровно наоборот – она скапливается на одном листе, чтобы преодолеть его антибиоз. Существование стратегии предпочтения уже зараженного (даже неоднократно зараженного) листа, однако, не доказано; к феномену многократного заражения одних и тех же листьев, как я уже говорила, приведёт и предпочтение их молью по каким-либо качествам. Скорее всего, это просто листья подходящего возраста. (Ситуация вполне аналогична таковой с тлей – тополевым пемфигом, высокая численность и выживаемость которого на наиболее крупных листьях создает впечатление выбора листьев по их качеству (Whitham, 1978; Zucker, 1982), но в действительности является результатом того, что пемфиг всего лишь заселяет листья подходящего для этого возраста (Rhomberg, 1984), которые лишь впоследствии окажутся самыми крупными на побеге). Но почему, собственно, авторы решили, что целью создания "колоний" является именно преодоление антибиоза, а не снижение зараженности паразитами? Ведь существование обратной зависимости зараженности от плотности авторы сами же и показали?

Авторы, однако, идут дальше: от "кооперативной стратегии освоения кормовых объектов", обнаруженного (якобы) у тополевой моли, они делают обобщение для фитофагов вообще (это попало в основные выводы монографии, стр. 149), закрыв глаза на всю имеющуюся по этому вопросу литературу и не приводя решительно никаких своих данных. Из данных по разным группам филлофагов, обнаруженных в автореферате докторской диссертации О.В. Тарасовой (таблица 8 автореферата), я не поленилась рассчитать теоретически ожидаемое число листьев, которые остались бы неповрежденными при случайном распределении повреждений. Неповрежденных листьев в действительности во всех случаях меньше, чем ожидалось, т.е. насекомые предпочитают "разбегаться" для питания на разные листья. Из процедуры такого сравнения, правда, не следует вывода о непременной роли антибиоза в этом разбегании (Богачева, 1989), но оснований говорить о "кооперативной стратегии" и вовсе нет.

Глава 5 – "Имитационное компьютерное моделирование динамики численности насекомых" – начинается опять-таки с тополевой моли, на этот раз с многолетней динамики численности. Приводится компьютерный график изменения плотности популяции тополевой моли в 1970-2009 гг., но снова без сравнения с реальными данными, которые должны быть у О.В. Тарасовой по крайней мере за 10 лет. (Всегда жалею о таких моментах). Модель дает возможность выделить ключевые факторы динамики численности. Для тополевой моли основным фактором оказались паразиты, что позволило авторам дать рекомендации по снижению плотности популяции тополевой моли, заключающиеся в неполной уборке листового опада, возврату его вес-

ной обратно в городские насаждения (стр. 131) и замене тополя на другие породы (стр. 132). Все эти рекомендации, несомненно, верны, и первая, я знаю, частично используется – опад уничтожают не везде и не всегда (из других, правда, соображений). Вторая выглядит чистой фантастикой. Не думаю, чтобы коммунальные службы согласились осенью вывозить из города "мусор", а весной ввозить его обратно! А третья... Лучший способ борьбы с колорадским жуком – перестать сажать картофель?

Быстро пробегаю глазами конец пятой главы и заключение. Всё! Я – дочитала.

Но что же мне посоветовать тем, кто еще не видел книги?

Купите её и прочтите! Первая и вторая главы, вместе с большой таблицей Приложения – неплохое пособие для начинающих исследователей вредителей городских зелёных насаждений. Полезной в этом случае окажется и библиография. Книге можно простить многочисленные ошибки, оговорки и недоработки – таков, похоже, современный стиль. Да и четвёртая глава, с ее многочисленными внутренними противоречиями, могла бы стать вдумчивому читателю хорошей гимнастикой для ума. К сожалению, многие из нас склонны принимать на веру все то, о чем они читают в научной работе, и спокойно цитировать затем выводы авторов, не давая себе труда подумать, как были получены подобные результаты и что они, собственно, означают.

Литература

Баранчиков Ю.Н. Экологическая неоднородность побегов древесных растений и уровень их освоения насекомыми-филлофагами // Роль взаимоотношений растение-насекомое в динамике численности лесных вредителей. – Красноярск, 1983. – С. 49-72.

Баранчиков Ю.Н., Ермолаев И.В. Факторы динамики популяций насекомых-минеров // Энтомологические исследования в Сибири. – Вып. 1. – Красноярск, 1998. – С. 4-32.

Белов Д.А. Грызущие и минирующие листву насекомые зеленых насаждений Москвы Автореф. канд. дис. биол. наук. – М.: МГУ, 2000. – 28 с.

Богачева И.А. Возможность проявления индуцированной защиты в ответ на питание филлофагов у древесных растений // Журнал общей биологии. – 1989. – № 4. – С. 545-550.

Дубешко Л.Н., Медведев Л.Н. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск: Иркутский госуниверситет, 1989. – 224 с.

Рафес П.М. Биогеоценологические исследования растительноядных лесных насекомых. – М.: Наука, 1980. – 168 с.

Рафес П.М. Взаимоотношения лесных насекомых, повреждающих листья, с кормовыми деревьями // Итоги науки и техники / Энтомология. – Т. 5. – М.: ВИНИТИ, 1981. – С. 140-202.

Тарасова О.В. Насекомые-филлофаги зеленых насаждений городов: особенности структуры энтомокомплексов, динамики численности популяций и взаимодействия с кормовыми растениями. Автореф. докт. дис. – Красноярск. – 2004. – 43 с.

Трусевич А.Г. О фауне минирующих насекомых – вредителей зелёных насаждений на Южном Урале // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. – Свердловск, 1982. – С. 146-152.

Auerbach M., Simberloff D. Oviposition site preference and larval mortality in a leaf-mining moth // Ecol. Entomol. – 1989. – V. 14. – P. 131-140.

Edwards P.J., Wratten S.D. Wound induced defenses in plants and their consequences to pattern of insect grazing // Oecologia. – 1983. – V. 59. – P. 88-93.

Faeth S.H. Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels // Ecology. – 1985. – V. 66, N 3. – P. 870-875.

Rhomberg L. Inferring habitat selection of aphids from the dispersion of their galls over the tree // Am. Nat. – 1984. – V. 124. – P. 751-756.

Silkstone B.E. The consequences of leaf damage to subsequent leaf grazing on birch (*Betula* spp.): a field experiment // Oecologia. – 1987. – V. 74, N 1. – P. 149-152.

Whitham T.G. Habitat selection by *Pemphigus* aphids in response to resource limitation and competition // Ecology. – 1978. – V. 59. – P. 1164-1176.

Zucker W.J. How aphids choose leaves: the role of phenolic in host selection by a galling aphid // Ecology. – 1982. – V. 63, N 4. – P. 972-981.