ISSN 0367—0597

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

3

МАЙ—ИЮНЬ

1984

Издательство «Наука»

УДК 591.543.43 : 595.70

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ В КРОНЕ БЕРЕЗЫ ИЗВИЛИСТОЙ У СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

И. А. Богачева

Изучали повреждаемость насекомыми-филлофагами различных частей кроны березы извилистой в Приобской лесотундре. Показано, что насекомые предпочитают южную часть кроны и ее отдельные высотные уровни (0—0,5 и 1—2 м). Такое распределение насекомых в кроне березы, а также вертикальные суточные миграции слоников, выявленные методом послойного энтомологического кошения, объясняются в первую очередь требованиями к температурным условиям.

По мере продвижения от лесной зоны к полярным пустыням ярусность животного населения снижается (Чернов, Матвеева, 1979). В частности, это проявляется в том, что если в таежной зоне наиболее полно осваиваются побеги деревьев самого высокого яруса (Баранчиков, 1981), то в лесотундре — растений кустарникового яруса (Богачева, 1979а).

В Приобской лесотундре верхний ярус растительности представлен в основном березой извилистой (*Betula tortuosa* Ldb.). Хотя ежегодно используется лишь очень небольшая часть продукции березы (Богачева, 1980), с ней связаны достаточно сложные группировки насекомых. Это обстоятельство, а также сравнительно большая вертикальная протяженность яруса (до 4—5 м) определили выбор березы как объекта для изучения пространственной организации консорций на северном пределе распространения древесной растительности; были собраны данные по насекомым-филлофагам.

Работа проводилась в 1981—1982 гг. в низовьях Оби на трех участках: 1) территория Салехардского стационара в г. Лабытнанги, где сохранился участок березового редколесья; 2) березовое редколесье в 1,5 км к северо-западу от г. Лабытнанги; 3) березовый лес в долине р. Собь, Полярный Урал, в 50 км к северо-западу от г. Лабытнанги. Растительность и рельеф всех участков подробно описаны ранее (Богачева, 1980).

Прежде всего нами были изучены различия в распределении насекомых по окружности кроны в зависимости от экспозиции (северная и южная стороны деревьев) на основании анализа повреждения листьев, проведенного в конце вегетационного сезона (5—10 августа 1981 г.). На каждом из трех участков выбирали по 25 деревьев, стоящих так, чтобы они не затенялись соседними деревьями. С северной и южной стороны кроны каждого дерева на высоте до 2 м срезали ветку; все северные (как и все южные) ветки составляли одну общую пробу объемом 1200—1500 листьев (табл. 1).

При разборе проб повреждение каждого листа оценивали в баллах от 0 до 5, а также определяли, кому оно принадлежит. Рассматривали только повреждения грызущими филлофагами и минерами; повреждения, нанесенные сосущими насекомыми (тли, цикадки, медяницы, клопы), не регистрировали. Метод измерения изъятой доли листовой площади подробно описан нами ранее (Богачева, 1979б).

Таблица 1

Доля поврежденных листьев на северной и южной сторонах кроны березы, % от общего количества

Тип повреждений	Лабытнанги, стационар		Окрестности Лабытнанги		Полярный Урал, долина Соби	
	сев.	южн.	сев.	южн.	сев.	южн.
1	0	0,17	0	0	0	0
2	2,32	9,02	4,75	7,64	4,95	10,62
3	0	0	0	0,48	0,14	0,74
4	2,08	1,82	0,77	1,71	3,23	2,21
6	0,31	1,82	0	0,34	0,07	0,29
7	18,15	19,78	17,17	15,29	0	0
8	0	0,08	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0,43	0,22
10	0	0	0,14	0	0	0,07
11	0,23	0,25	0	0,41	0	0,07
12	0,23	1,32	0	0,27	0,14	0,22
13	0	0,25	0	0	0,43	0,59
14	0,07	0,33	0	0,07	0	0,07
15	0,31	0,75	0,07	0,48	0,28	0,22
Всего	21,54	32,44	22,06	24,84	9,46	15,25
Изъятая поверхность, % от общей площади листьев	0,82	3,32	1,39	1,98	0,65	1,28
Число листьев . .	1295	1208	1433	1465	1393	1356

При изучении распределения насекомых по высотным уровням кроны было выделено четыре таких уровня: 0—0,5; 0,5—1,0; 1,0—2,0 и 2,0—4,0 м. Эта работа также выполнялась путем анализа повреждений листьев в конце вегетационного сезона (12—13 августа 1982 г.), но только на одном участке — на территории стационара в г. Лабытнанги. Кроме того, 18—19 июля, в период, когда население березовых крон становится наиболее богатым, проведены четыре кошения в разное время суток через шесть часов: 22—23, 4—5, 10—11 и 16—17 ч. С этой целью территория стационара была поделена на четыре части, и кошение каждый раз проводилось на новом месте. Одновременно брали по одной пробе — 50 взмахов сачка — из каждого выделенного уровня. Полученные результаты дали представление не только о приуроченности отдельных групп филлофагов к определенным уровням кроны, но и о суточных вертикальных миграциях филлофагов. При обсуждении суточных миграций мы привлекали материалы круглосуточных наблюдений за активностью личинок некоторых обычных на севере видов филлофагов, проведенных в разные годы; их методика описана ранее (Богачева, 1977).

Идентификация повреждений. Повреждения, наносимые листьям березы листогрызущими насекомыми, были идентифицированы в ходе

изучения состава березовых консорций, которое проводилось нами в Приобской лесотундре с 1977 г. Принадлежность мин устанавливали по определителю М. Н. Римского-Корсакова (1931) с последующими уточнениями по «Определителю насекомых европейской части СССР» (1978, 1981).

При определении повреждений, наносимых насекомыми-филлофагами, мы стремились к возможно большей детализации. В одних случаях по характеру повреждений можно безошибочно соотнести их с вполне конкретным видом насекомого, в других — с родом или семейством, а в третьих недоступна идентификация даже до отряда. Поэтому мы считаем необходимым кратко охарактеризовать выделенные типы повреждений, указывая их принадлежность.

Тип 1. Два листа березы сложены верхними поверхностями внутрь, соединены по зубчикам паутинкой и скелетированы с внутренней поверхности образовавшегося свертка. Характерное повреждение, принадлежащее пяденице *Cidaria hastata* L.

Тип 2. Погрызы листа разной величины с простой формой линии погрыза, начинающиеся обычно с края листовой пластинки. Могут принадлежать либо пяденице *Oporinia autumnata* Bkh., либо некоторым одиночным видам пилильщиков из сем. Tenthredinidae.

Тип 3. Замысловатые выгрызы листовой пластинки, не касающиеся края листа и не пересекающие крупных жилок. Принадлежат пилильщику из сем. Tenthredinidae; личинка зеленая, с черной головой.

Тип 4. Мелкие участки листа скелетированы с нижней поверхности. Принадлежат пилильщику из сем. Tenthredinidae; личинка мелкая, зеленовато-белесая, полупрозрачная, с уплощенным грудным отделом тела.

Тип 5. Несколько (часто — много) листьев на ветке объедены до черешка. Среди них обычно находится грубо скелетированный лист, на котором личинки начинали свое развитие. Повреждения групповых пилильщиков (*Croesus* sp. и др.) из сем. Tenthredinidae.

Тип 6. Несколько (обычно 3—4) листа объедены почти до черешка, на огрызках остатки паутины. Повреждения пилильщика-ткача *Pamphilius* sp. (сем. Pamphiliidae); по-видимому, один вид.

Тип 7. Небольшие извилистые погрызы края листовой пластинки. Принадлежат слоникам *Polydrosus ruficornis* Bonsd. и *Phyllobius maculatus* Tourn.

Тип 8. Характерные «свертки» березового трубковерта *Deporaus betulae* L.

Тип 9. Небольшие, иногда значительные участки листа скелетированы с верхней поверхности. Повреждение принадлежит листоедам, скорее всего, одному виду — *Phyllodecta polaris* Schneid.

Описание характерных признаков разных типов мин было бы повторением типов М. Н. Римского-Корсакова (1931), поэтому мы ограничимся только указанием их принадлежности.

Тип 10. Сем. Eriocraniidae, род *Eriocrania*.

Тип 11. Сем. Gracilariidae, род *Parornix*.

Тип 12. Сем. Lyonetiidae, род *Lyonetia*.

Тип 13. Сем. Lyonetiidae, род *Leucoptera*.

Тип 14. Сем. Tenthredinidae, род *Scolioneura*.

Тип 15. Сем. Tenthredinidae, род *Fenusa*.

Таким образом, всего выделено 15 типов повреждений, опираясь на которые мы будем обсуждать распределение насекомых в кроне березы.

Различия в распределении насекомых по окружности кроны березы в зависимости от экспозиции. Как видно из табл. 1, целый ряд групп насекомых явно предпочитает южную сторону кроны дерева: большинство видов сем. Tenthredinidae (типы 2 и 3), пяденица *O. autumnata* (тип 2),

пилильщики-ткачи (тип 6); многие минеры также тяготеют к южной стороне кроны березы (типы 12, 14, 15). Объясняется это тем, что на южной стороне кроны дерева личинки находятся в более благоприятных температурных условиях; по этой же причине в горных лесах Западной Сибири пилильщики больше повреждают растительность на склонах южной экспозиции (Строганова, 1980). Пребывание личинок на южной стороне кроны обеспечивается поведением имаго, которые в основном откладывают яйца в первой половине дня на листья, освещенные в это время солнцем. Находясь во время яйцекладки в условиях повышенных температур, самка тем самым обеспечивает такие же условия для своего будущего потомства. Мы не раз наблюдали за откладкой яиц у пилильщиков Tenthredinidae и Pamphiliidae, а Вильямс (Williams, 1981) обнаружил аналогичное поведение у бабочки *Euphydryas gillettii* Barnes. в условиях гор. Вероятно, это приспособление, обычное для насекомых арктических и альпийских местообитаний, которые во время питания не могут совершать больших перемещений в кроне. В то же время такие активные и подвижные филлофаги, как слоники *Ph. maculatus* и *P. ruficornis*, не отдают предпочтения какой-либо стороне кроны березы (табл. 1).

Распределение насекомых по высотным уровням кроны березы. Для изучения вертикального распределения насекомых в кроне мы применили метод послойного изучения повреждений и метод послойного кошения. Первый метод удобен тем, что в результате суммируются все повреждения, нанесенные березе в течение сезона. Второй при соответствующей повторяемости кошений дает возможность обнаруживать более тонкие (сезонные или суточные) различия в распределении насекомых по уровням кроны.

Таблица 2

Вертикальное распределение повреждений насекомых в кроне березы (в % от общего числа листьев)

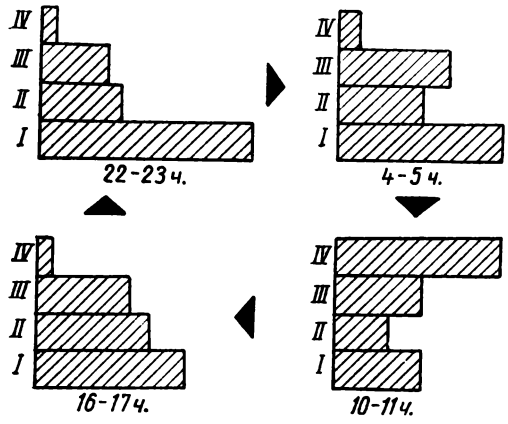
Тип повреждений	Уровни кроны, м			
	0—0,5	0,5—1,0	1,0—2,0	2,0—4,0
2	4,13	5,44	3,38	5,59
3	0,95	0	0	0
4	1,64	1,89	0,54	5,72
5	0,86	0,38	0	0,20
6	0,34	0,53	0	0
7	65,55	46,41	74,11	36,42
11	0,60	0,08	0,42	0,39
12	0,86	0,76	0,42	0,20
13	0,09	0,08	0	0,39
14	0,34	0,38	0,30	0,39
Всего	70,28	53,29	75,98	45,69
Изъятая поверхность, % от общей . . .	3,31	2,80	3,61	2,29
Число листьев . . .	1161	1323	1657	1521

Из табл. 2 видно, что по типу вертикального распределения в кроне насекомые более или менее ясно распадаются на две группы: 1) заселяющие нижнюю часть кроны — некоторые виды одиночных пилильщиков из сем. Tenthredinidae (тип 3), пилильщики Pamphiliidae (тип 6), моли рода *Lyonetia* (тип. 12); 2) предпочитающие верхнюю часть кро-

ны — в основном повреждения типов 4 и 13. Групповые пилильщики Tenthredinidae (тип 5), судя по данным табл. 2, встречаются преимущественно в нижней части кроны, но результаты табл. 3 противоречат такому выводу. На основании наших наблюдений мы также знаем, что некоторые групповые виды пилильщиков селятся на высоте 2 м и выше, так что у разных видов распределение в кроне, видимо, различное.

Повреждения типа 2, которые могут принадлежать и одиночным видам Tenthredinidae, и пяденице *O. autumnata*, встречаются почти поровну на всех уровнях кроны. Однако из табл. 3 видно, что пилильщики предпочитают нижнюю часть кроны березы, тогда как *O. autumnata*, согласно нашим наблюдениям и данным Ниемела (Niemelä, 1979),— верхнюю (3-й и 4-й уровни).

Слоники — единственная группа насекомых, совершающая настоящие вертикальные суточные миграции; утром они поднимаются в верхнюю часть кроны, а во второй половине дня спускаются обратно, в нижние горизонты. На рисунке представлены вертикальные суточные миграции слоника *P. ruficornis*; миграции другого вида, *Ph. maculatus*, совершенно аналогичны. Данные о распределении слоников по высотным уровням (табл. 3) в общем совпадают с данными о повреждаемости ими листьев на этих уровнях (табл. 2). Однако если судить о питании слоников не на основании повреждаемости листьев, а по потребляемой доле листовой поверхности (на I—IV уровнях соответственно 1,7; 1,1; 2,8; 1,0% площади листьев), можно сделать вывод, что наиболее интенсивно они питаются в первой половине дня, когда находятся на III высотном уровне. Явное предпочтение этой же части кроны тлей *E. punctipennis* (см. табл. 3) позволяет высказать предположение, что здесь находится большой запас удлиненных, долго растущих побегов с молодыми листьями, которыми, как известно, преимущественно питаются слоники. Это предположение, однако, еще нуждается в проверке.



Распределение слоника *P. ruficornis* по высотным уровням кроны в разное время суток:

I—IV — уровни: *I* — 0—0,5 м; *II* — 0,5—1,0 м; *III* — 1,0—2,0 м; *IV* — 2,0—4,0 м.

Факторы, обусловливающие распределение насекомых в кроне березы. В работах, посвященных распределению насекомых в кроне дерева, различия в составе сообществ насекомых и в повреждаемости кроны на разных высотных уровнях рассматриваются как результат различий микроклиматических условий, складывающихся на этих уровнях, и экологических требований отдельных видов (напр., Медведев, Каландадзе, 1972). Однако в тех случаях, когда какой-то фактор оказывается лимитирующим сразу для многих групп насекомых, он однонаправленно действует на их размещение в кроне и в результате определяет структуру сообщества и поврежденность кроны. Так, показано (Носова и др., 1976), что на лещине, растущей в еловом лесу в условиях сильного затенения, поврежденность листьев неуклонно возрастает от нижних уровней кроны к верхним.

В условиях Субарктики таким лимитирующим фактором является температура. Выбор участков кроны с наиболее благоприятными температурами очень существен для северных видов насекомых-филлофа-

гов. В этом направлении возможны два пути приспособления. Первый — использование приземной части кроны, где температура и влажность воздуха обычно выше, а скорость ветра — заметно ниже. Такой путь адаптации свойствен, например, листоеду *Melasoma collaris* L. в аль-

Таблица 3

Вертикальное распределение насекомых в кроне березы, среднее по четырем учетам (экз. на 50 взмахов сачка)

Группа насекомых	Тип повреждений	Высотные уровни, м			
		0—0,5	0,5—1,0	1,0—2,0	2,0—4,0
Одиночные пилильщики Tenthredinidae	2	2,5	1,2	0,5	0,8
Пяденица *O. autumnata*	2	0	0,2	0,2	0
Одиночный пилильщик Tenthredinidae	3	0,5	0	0	0,2
Групповые пилильщики Tenthredinidae	5	0	0	1,8	0
Пилильщики-ткачи	6	1,8	0,2	0,2	0,2
Слоник *P. ruficornis*	7	91,2	47,0	52,2	23,8
Слоник *Ph. maculatus*	7	3,2	2,2	3,5	4,2
Тля *Euceraphis punctipennis* Zett.	—	24,5	27,0	58,2	23,5
Цикадки Cicadellidae	—	16,5	6,2	11,2	7,2
Медяницы Psyllidae	—	1,0	0	0,2	0
Клопы Hemiptera	—	0,5	0	0,5	0,2
Всего		141,5	84,2	129,2	60,2

пийских местообитаниях Норвегии (Hagvar, 1975), личинка которого, высаженная на куст выше 40 см, гибнет. Второй путь — использование верхней части кроны; это позволяет личинке осуществлять обогрев за счет солнечной радиации, что чрезвычайно характерно для видов арктических и альпийских местообитаний (Стрельников, 1940; Downes, 1964; Kevan a. o., 1982). По этой же причине личинки предпочитают южную сторону кроны дерева.

Насекомые, способные к активному передвижению в кроне (слоники), используют одновременно оба пути, опускаясь во второй половине дня в нижнюю часть кроны, в слой теплого, нагретого за день воздуха, а утром, после ночного похолодания, поднимаясь в верхнюю часть, освещенную солнечными лучами. Сходные вертикальные миграции, только меньшего масштаба, обнаружены нами и у личинок некоторых видов филлофагов, которые в ранние утренние часы перебираются на концевые листья побегов, освещенные солнцем. В 1982 г. мы наблюдали такое поведение у гусениц *O. autumnata,* а в 1971—1972 гг.— у личинок листоеда *Phytodecta pallidus* L. на иве. Личинки одиночных видов пилильщиков подобных миграций не совершают.

Таким образом, распределение насекомых в кроне березы в условиях Субарктики контролируется в первую очередь их требованиями к температурным условиям. Выбор участков кроны с наиболее благоприятным температурным режимом объясняет более высокую повреждаемость южной части кроны, а также отдельных ее высотных уровней (0—0,5 и 1,0—2,0 м). Каждый вид, обладающий ограниченной подвижностью, заселяет вполне определенную часть кроны березы; различие путей адаптации видов даже среди групп, систематически и экологичести сходных, не позволяет связать эти группы с какими-либо из выделенных участков кроны. В то же время различные способы распределения в кроне малоподвижных видов, с одной стороны, и существование подвижных видов, совершающих вертикальные суточные миграции,

с другой, приводят к достаточно равномерному освоению всех частей кроны березы.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
4 июля 1983 г.

ЛИТЕРАТУРА

Баранчиков Ю. Н. Экологическая неоднородность побегов древесных растений и уровень их освоения насекомыми-филлофагами.— Тезисы докладов советских участников к симпозиуму ИЮФРО/МАБ. Иркутск, 1981, с. 5—6.

Богачева И. А. Пилильщики (Hymenoptera, Tenthredinoidea) и их роль в биогеоценозах Приобского Севера.— В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 85—103.

Богачева И. А. Величина естественного изъятия листовой поверхности листогрызущими насекомыми в условиях лесотундры Южного Ямала.— В кн.: Биоценотическая роль консументов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979а, с. 3—7.

Богачева И. А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми.— В кн.: Применение количественных методов в экологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979б, с. 110—116.

Богачева И. А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия.— В кн.: Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 45—68.

Медведев Л. Н., Каландадзе Н. И. Опыт учета потребления листвы березы фитофагами.— Лесоведение, 1972, вып. 1, с. 67—70.

Носова Л. М., Фомичева Л. И., Золотокрылина А. Н. Структура консорций *Corylus avellana* в лесных биоценозах Подмосковья.— Уч. зап. Пермского пед. ин-та, 1976, т. 150, с. 39—42.

Определитель насекомых европейской части СССР. Л.: Наука, 1978, т. 4, ч. I; 1981, ч. II.

Римский-Корсаков М. Н. Определитель повреждений деревьев и кустарников. М.—Л.: Учпедгиз, 1931, 131 с.

Стрельников И. Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых.— Зоол. журнал, 1940, **19**, вып. 3, с. 387—406.

Строганова В. К. Ландшафтно-биотопическое распределение пилильщиков в горных лесах Западной Сибири.— В кн.: Фауна и экология растительноядных и хищных насекомых Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 228—243.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре.— В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 166—200.

Downes J. A. Arctic insects and their environment.— Can. Entomol., 1964, **96**, p. 267—277.

Hagvar S. Studies on the ecology of *Melasoma collaris* L. (Col., Chrysomelidae) in Alpine habitats of Finse, south Norway.— Norw. J. Entomol., 1975, **22**, № 1, p. 31—47.

Kevan P. G., Jensen T. S., Shorthouse J. D. Body temperatures and behavioral thermoregulation of high Arctic wooly-bear caterpillar and pupae (*Gynaephora rossii*, Lymantriidae: Lepidoptera) and the importance of sunshine.— Arct. and Alpine Res., 1982, **14**, № 2, p. 125—136.

Niemelä P. Topographical determination of Oporinia-damagies: experimental evidence of the effect of winter temperature.— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1979, **15**, p. 33—36.

Williams E. H. Thermal influences on oviposition in the montane butterfly *Euphydryas gillettii*. — Oecologia, 1981, **50**, № 3, p. 342—346.