USSR ACADEMY OF SCIENCES
INTERNATIONAL UNION OF FORESTRY
RESEARCH ORGANIZATIONS
USSR COMMITTEE FOR UNESCO PROGRAM
«MAN AND BIOSPHERE»

THE ROLE OF INSECT-PLANT RELATIONSHIP IN THE POPULATION DYNAMICS OF FOREST PESTS

(Proceedings of International Symposium IUFRO/MAB, 24—28 August, 1981, Irkutsk, USSR)

Editior-in-Chief
Corresponding Member of the USSR Academy of Sciences
A. S. Isaev

Krasnoyarsk — 1983

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МЕЖДУНАРОДНЫЙ СОЮЗ ЛЕСНЫХ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ ОРГАНИЗАЦИЙ
СОВЕТСКИЙ КОМИТЕТ ПО ПРОГРАММЕ ЮНЕСКО
«ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА»

РОЛЬ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТЕНИЕ-НАСЕКОМОЕ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ВРЕДИТЕЛЕЙ

(Материалы международного симпозиума ИЮФРО/МАБ, 24—28 августа 1981 г., г. Иркутск, СССР)

Ответственный редактор
член-корреспондент АН СССР А. С. Исаев

КРАСНОЯРСК — 1983

Роль взаимоотношений растение-насекомое в динамике численности лесных вредителей. Материалы международного симпозиуса ИЮФРО/МАБ, 24—28 августа 1981 г., Иркутск, СССР. Красноярск, 1983, 300 с.

В работах авторов — ведущих ученых-энтомологов СССР, США, Канады, Швеции, ЧССР отражены достижения современной лесоэнтомологической науки в разработке проблем взаимоо ношения растения-хозяина и насекомых-фитофагов.

The role of plant-insect relationship in the population dynamics of forest pests. Proceedings of International symposium IUFRO/MAB, 24—28 August, 1981, Irkutsk, USSR, Krasnoyarsk, 1983, 300 pp.

In the papers of present volume the entomologists from USSR, USA, Canada, Sweden, CSSR show the last achievements of forest entomology in the development of some aspects of hostplant-phytophage relationship.

© Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, Красноярск, 1983

V. N. Sukachev Institute of Forest and Wood, Sib. Br. USSR Ac. Sci., Krasnoyarsk, 1983

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ПРОБЛЕМЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ СУБАРКТИКИ

И. А. Богачева

СССР, 620008 Свердловск, ул. 8 Марта, 202, Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР

Исследованы экологические и энергетические особенности листогрызущих насекомых субарктики. Коэффициент использования съеденной пищи на рост Δ Р/С снижается от начала к концу сезона, что связано с изменением химизма листьев. Виды весенне-летней группы характеризуются самыми высокими значениями коэффициента, виды летне-осенней группы — наиболее низкими. Весенне-летние виды, быстрый рост которых обеспечивается в первую очередь высокими коэффициентами Δ Р/С, меньше зависят от температуры внешней среды. Они получают на Севере преимущества, из года в год достигая там довольно высокой численности и становясь доминантами в своих консорциях. Высокие темпы роста личинок летних и летне-осенних видов зависят прежде всего от высокой интенсивности питания и, следовательно, от температуры окружающей среды. В холодные годы далеко не все личинки успевают завершить развитие. Это виды с низкой или неустойчивой численностью популяций.

Материалы по питанию беспозвоночных, накопленные к середине 60-х годов, позволили сделать некоторые обобщения, касающиеся их основных энергетических характеристик. Было установлено, что насекомые разных трофических групп — фитофаги, зоофаги, сапрофаги — заметно различаются по основным энергетическим характеристикам. Коэффициент ас-

симиляции A/C резко повышается в ряду сапрофаги-фитофаги-зоофаги соответственно содержанию питательных веществ в корме этих групп. С другой стороны, зоофаги в связи с активным образом жизни отличаются от двух других групп низкими значениями коэффициента использования усвоенной пищи на рост ΔP/A (Macfadyen, 1967).

Группа фитофагов также весьма разнородна как по способу питания, так и по качеству кормового субстрата. Однако, методические трудности, связанные с содержанием представителей многих групп фитофагов (ризофаги, минеры, галлообразователи) в лаборатории и с проведением на них энергетических экспериментов, привели к тому, что исследователи сосредоточились в основном на группе открытоживущих грызущих филлофагов. Эта группа выглядит экологически однородной. Большинство видов ведут малоподвижный образ жизни, а калорийность и содержание основных питательных веществ в листьях разных видов растений (в пересчете на сухой вес) меняется в общем довольно мало. Однако, данные по росту, потреблению корма, основным энергетическим характеристикам разных видов насекомых-филлофагов, получаемые разными исследователями и накопившиеся со временем в большом количестве, оказались тем не менее весьма разнородными, что потребовало систематизации и объяснения.

В то же время, интенсивное развитие биохимии растений привело к появлению ряда публикаций о возрастных, сезонных, локальных, погодовых и других различиях содержания основных питательных веществ в листьях растений, а также о накоплении в тканях растений защитных веществ. Взгляд на растение как на пассивный кормовой субстрат для насекомых постепенно отмирает; растение рассматривается теперь как живой организм, сопротивляющийся питанию насекомых. На основании данных по биохимии растений и энергетике листогрызущих насекомых была создана концепция пищевой стратегии видов с разной фенологией развития личиночной фазы (Orians et al., 1974; Rhoades, Cates, 1976; Cates, 1980).

Суть этой концепции сводится к следующему. Молодые листья многолетних растений, богатые белками и водой, представляют собой ценный кормовой субстрат для насекомых. Однако, эти листья, как фотосинтетически наиболее актив-

ные, представляют наибольшую ценность и для самого растения; поэтому растение обеспечивает их защиту токсическими веществами, эффективными в небольших количествах, как, например, сердечные гликозиды. Далеко не все виды насекомых могут приспособиться к этим веществам, зато у тех видов, которые приспосабливаются, имеется в распоряжении кормовой субстрат с высоким содержанием питательных веществ. Поэтому такие виды имеют высокий коэффициент А/С и быстро растут. По мере старения листьев содержание в них белков и воды снижается; прежние защитные вещества разрушаются, но накапливаются новые — ингибиторы питания (таннины и фенолы), действующие в высоких концентрациях. Образуя комплексы с белками, они снижают их усвояемость и тем самым еще более уменьшают питательную ценность листьев, и без того понижающуюся по мере их старения. Поэтому виды летне-осенней группы обычно имеют низкие коэффициенты А/С и характеризуются медленным ростом.

Исследований по энергетике насекомых на Севере проводилось немного. Некоторые данные (Haukioja, Niemelä, 1974; Haukioja et al., 1978; Niemela et al., 1980) позволяют предположить, что сезонные особенности энергетики листогрызущих насекомых, аналогичные таковым в средних широтах, существуют и в субарктике, несмотря на малую продолжительность вегетационного сезона. Однако, насколько нам известно, специально этот вопрос не рассматривался.

Материал и методика

Мы предприняли работу с целью изучить сезонные изменения питания и роста листогрызущих насекомых Севера. Работа проводилась на Салехардском стационаре Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (г. Лабытнанги, 66°43′ с. ш., зона лесотундры). Для экспериментов были использованы те виды листогрызущих насекомых — пилильщиков и чешуекрылых,— по которым в окрестностях Лабытнанги можно было собрать достаточно массовый материал. 12 видов (3 вида чешуекрылых и 9 пилильщиков) питались листьями деревьев и кустарников, и только 2 вида чешуекрылых — травянистыми растениями (табл. 1). Необходимо упомянуть, что часть видов пилильщиков осталась не определенной; они приводятся в таблицах под условными (рабочими) обозначениями.

Таблица 1

Содержание сухого вещества в теле личинок и их корма.

Систематическая принадлежность объекта	Кормовое растение	Год	Сроки эксперимента	Содержание сухого в-ва, %	
				в личинках	в корме
1	2	3	4	5	6
Pieris napi L. (Lep., Sphingidae)	Hesperis sp.	1978	6—24.VIII	19,8	26,5
Celerio gallii Rott. (Lep., Sphinqidae)	Chamaenerium angustifolium	1981	1—17.VIII	—	26,6
Oporinia autumnata Bkh.		1978(а)	8—15.VII	20,2	26,3
(Lep., Geometridae)	Betula tortuosa	1980(б)	10.VII—2.VIII	22,6	33,2
		1981(в)	3—12.VII	20,7	31,4
Lygris prunata L. (Lep., Geometridae)	Ribes hispidulum	1978	9—24.VII	24,4	25,0
Cidaria hastata L. (Lep., Geometridae)	Ribes nigrum	1982	23—31.VIII	—	34,2
Вид N (Hym., Tenthredinidae)	Salix phylicifolia	1981	27.VII—11.VIII	—	37,8
Amauronematus sp. (Hym., Tenthredinidae)	Salix lanata	1981	15—29.VII	26,0	35,7
Groesus sp. (Hym., Tenthredinidae)	Betula tortuosa	1980	5—17.VIII	21,4	34,4
Вид A (Hym., Tenthredinidae)	Betula tortuosa	1980	30.VII—5.VIII	—	34,8

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6
Вид t (Hym., Tenthredinidae)	Betula tortuosa	1980	21—31.VII	25,2	35,7
Вид TS (Hym., Tenthredinidae)	Alnus fruticosa	1981	10—19.VIII	—	40,1
Pteronidea sp. (Hym., Tenthredinidae)	Ribes nigrum	1982	14—25.VII	19,5	27,1
Вид YS (Hym., Tenthredinidae)	Betula tortuosa	1982	21—30.VII	27,9	34,1
Pamphilius sp. (Hym., Tenthredinidae)	Betula tortuosa (А)	1981	14.VII—1.VIII	22,1	36,4
	Alnus fruticosa (Б)		9—19.VIII	—	39,7

В течение четырех летних сезонов (1978, 1980, 1981, 1982 гг.) мы изучали рост и основные характеристики питания личинок листогрызущих насекомых, стараясь взять виды, питающиеся в разное время сезона. Распределение материала в течение сезона показано в таблице 1. Все виды разбиты на 3 условные группы по фенологии питания их личиночной фазы; к весенне-летней группе мы отнесли виды, питающиеся в основном в I—II декадах июля, к летне-осенней—питающиеся во II—III декадах августа. Виды, личинки которых развиваются в конце июля—начале августа, отнесены нами к промежуточной — летней — группе.

Методика проведения экспериментов подробно изложена нами ранее (Богачева, 1980, 1982). Напомним кратко, что личинки всех видов содержались поодиночке в садках небольшого объема. Ежедневно меняли корм и взвешивали личинок. Количество съеденного корма определяли «графическим» методом (по изъятой площади листа). Чтобы получить данные по сухому весу съеденного корма, раз в несколько дней определяли сырой вес 1 см^2 листа и процентное содержание воды в листьях; по полученным данным строили кривые, по которым потом находили средние значения этих показателей для каждого дня. Данные по сухому весу листьев кормовых растений, средние за время экспериментов, приведены в таблице 1. Для крупных гусениц бражника Celerio gallii Rott. «графический» метод определения количества съеденного корма был заменен весовым; вес съеденного корма вычислялся для них как разность между весом предложенного корма и несъеденных остатков.

Определение содержания сухого вещества в теле личинок проводилось для двух последних возрастов; цифры, приведенные в таблице 1, являются средними данными для двух этих стадий. У нескольких видов из-за нехватки материала содержание сухого вещества в теле личинок было невозможно определить экспериментально. Данные для C. gallii были взяты из работы В. Н. Ольшванга и С. Л. Янкина (1979), для прочих видов — из многочисленных литературных источников, где приводятся данные по близким видам пилильщиков и чешуекрылых. В таблице 1 приводятся только оригинальные данные.

Часть садков с личинками каждого вида содержалась в лаборатории при комнатной температуре (18—25°), другая часть — в неотапливаемом помещении, где температура была обычно на 6—10° ниже (8—16°). В этой статье, однако,

будут приведены лишь данные, полученные при повышенной температуре. Подробные сведения о температуре приводятся в таблице 2; здесь же указан объем материала.

Таблица 2

Основные характеристики питания и роста личинок северных видов

№ п.-п.	Вид	Возраст	Среднесуточная t° периода экспериментов, °С	n	Количественные характеристики питания и роста, мг/мг сух. в-ва в сутки×100, %		
					Коэффициент использования съеденной пищи на рост, ΔP/C	Интенсивность питания, C/P	Интенсивность роста, ΔP/P
2	2	3	4	5	6	7	8
1	Pieris napi	ПП*	18—22	6	29,1	122,7	22,8
		П	18—22	7	25,0	86,9	15,7
2	Celerio gallii	П	25,4	7	27,4	219,2	61,7
		П	18,0	6	23,0	91,9	17,3
3а	Oporinia autumnata	ПП	18—22	6	30,2	217,4	55,7
		П	18—22	9	26,5	150,6	36,8
3б		ПП	19,9	3	29,7	152,8	48,4
		П	17,5	8	22,3	130,6	23,0
3в		ПП	19,0	5	38,2	190,0	38,8
		П	19,6	5	19,2	175,0	26,6
4	Lygris prunata	ПП	18—22	9	45,7	107,3	38,1
		П	18—22	9	36,3	96,8	32,5
5	Cidaria hastata	П	22,7	4	21,1	205,0	49,6
6	Пилильщик, вид N	П	25,2	9	8,9	352,7	28,8
		П	19,0	8	11,4	210,0	18,6
7	Amauronematus sp.	ПП	22,4	11	15,1	202,3	35,5
		П	21,4	8	15,0	156,7	17,3
8	Croesus sp.	ПП	17,6	8	24,7	217,4	53,3
		П	18,0	9	13,5	181,4	18,2
9	Пилильщик, вид A	П	17,9	3	15,8	259,5	27,0
10	Пилильщик, вид t	ПП	21,3	7	18,9	159,6	28,2
		ПП	24,8	3	14,4	325,0	37,9
11	Пилильщик,	П	23,0	8	11,2	241,0	21,8

2	2	3	4	5	6	7	8
	вид TS	ПП	17,8	3	18,1	277,3	47,5
		П	17,6	9	13,0	145,0	11,4
12	Pteronidea sp.	ПП	21,2	10	21,8	219,3	46,7
		П	22,8	10	10,8	202,6	20,0
	Пилильщик,	ПП	19,1	6	28,3	209,2	54,7
13	вид YS	П	19,4	9	12,7	256 7	38,5
		П	24,7	8	13,0	336,6	55,9
14а	Pamphilius sp.	ПП	20,4	9	20,2	195,1	39,8
		П	21,8	10	13,0	146,2	14,6
14б		ПП	23,7	3	15,3	169,2	49,8
		П	24,2	3	10,5	195,4	8,8

* ПП — предпоследний возраст, П — последний.

Результаты и их обсуждение

Коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$. Это — важнейшая энергетическая характеристика питания личинок, указывающая, какую долю съеденного корма личинка превращает в ткани своего тела. Повышение этого коэффициента при прочих равных условиях ведет к увеличению интенсивности роста.

Вопросы изменения энергетики листогрызущих насекомых Севера при изменении температуры среды были подробно рассмотрены нами ранее (Богачева, 1982; Богачева, Кулакова, 1982); показано, что коэффициент $\Delta P/C$ остается почти неизменным. Повозрастные изменения этого показателя в общем довольно хорошо изучены; они отчетливо прослеживаются в таблице 2, но специально обсуждаться в этой статье также не будут. В данном случае нас больше интересуют повидовые различия. Из таблицы 2 видно, что есть виды, у которых коэффициент $\Delta P/C$ составляет всего около 10% и даже менее (в последнем возрасте), в то время как у других видов он поднимается до очень больших величин — 30% и более. Легко заметить, что данные повидовые различия являются сезонными: высокие значения коэффициента $\Delta P/C$ присущи видам весенне-летней группы (пяденицы Oporinia autumnata и Lygris prunata), наиболее низкие — некоторым видам пилильщиков летней и летне-осенней групп.

Сезонные различия в величине коэффициента ΔP/C известны и широко обсуждаются. Так, Т. Саусвуд (Southwood, 1972) прямо указывает, что величина этого коэффициента зависит от времени вегетационного сезона. Дж. Скрайбэр (Scriber, 1977) на гусеницах Hyalophora cecropia показал, что коэффициент ΔP/C падает от мая к октябрю с 29,5% до 13,6%. П. Фини (Feeny, 1970) сообщает, что весенние виды чешуекрылых, питающиеся листвой дуба, имеют высокие показатели ΔP/C и заканчивают развитие через 2—3 недели; позднелетние виды питаются более 2 месяцев и все равно не могут завершить личиночное развитие на дубе. Э. Хаукиойя и П. Ниемела (Haukioja, Niemelä, 1974) приводят данные о довольно высоком коэффициенте ΔP/C (17%) у пяденицы Oporinia autumnata и низком (9%) у пилильщика Dineura virididorsata — вида с позднелетней фенологией развития личиночной фазы.

Для наглядного отображения изучаемой зависимости сами по себе календарные даты не очень пригодны, так как коэффициент ΔP/C, строго говоря, должен зависеть не от календарных, а от фенологических дат. Объективной характеристикой этих фенологических дат является содержание воды в листьях древесных растений, поэтому мы приводим график зависимости коэффициента ΔP/C от содержания воды в листьях (рис. 1). На рисунке видно, что по мере убывания

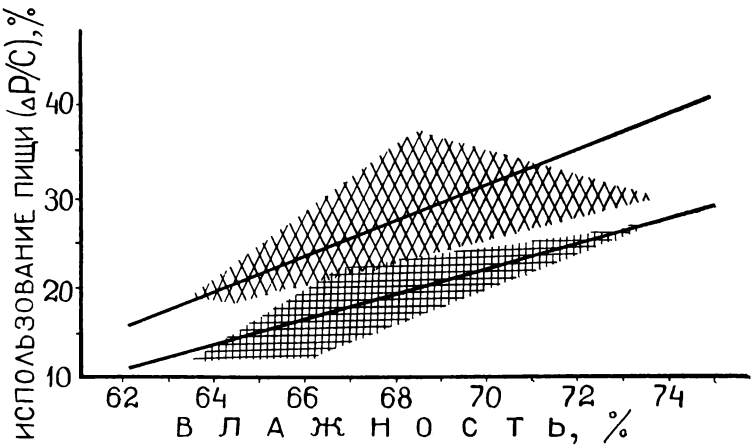

Рис. 1. Изменение коэффициента использования съеденной пищи на рост у видов, питающихся березой: верхняя линия — личинки предпоследнего возраста, нижняя — последнего.

содержания воды в листьях (то есть, по мере приближения к концу вегетационного сезона) падает и коэффициент ΔP/C. Эти величины тесно скоррелированы; коэффициент корреляции r=0,85. На рисунке 1 продемонстрирована зависимость коэффициента ΔP/C от содержания воды в листьях только на примере видов, питающихся березой — раздельно для личинок предпоследнего и последнего возрастов.

Причина уменьшения коэффициента ΔP/C по мере приближения к концу сезона заключается в снижении усвояемости корма, или коэффициента ассимиляции A/C, которая, в свою очередь, зависит от сезонных изменений качества корма. Такие изменения происходят параллельно по многим факторам, имеющим значение для листогрызущих насекомых. Ряд авторов считает ключевым фактором именно уменьшение содержания воды в листьях, снижающее утилизацию питательных веществ (Scriber, 1977, 1978; Schroeder, Malmer, 1980). Другими причинами могут быть снижение содержания азота в листьях и повышение концентрации веществ, ингибирующих его усвоение (Rhoades, Cates, 1976; Feeny, 1976; Haukioja, Hakala, 1975; Haukioja et al., 1978).

Полагая, что действие производит весь комплекс одновременно меняющихся факторов, мы, однако, должны отметить, что некоторые признаки указывают на главенствующую роль уменьшения содержания воды в листьях. Так, наибольшее снижение коэффициента ΔP/C происходит от весенне-летних видов к летним, т. е. к третьей декаде июля, когда достигаются максимальные значения содержания сухого вещества в листьях древесных растений (табл. 3). После этого уровень содержания сухого вещества в листьях стабилизируется и даже несколько падает к концу сезона; перестает снижаться и коэффициент ΔP/C. Кстати, то же самое наблюдал и Хаукиойя с соавторами (Haukioja et al., 1978); хотя основной упор он делает на изменение содержания таннинов и фенолов в листьях березы, графики изменения содержания воды в листьях березы и изменения переваримости листьев березы в течение сезона, приведенные в его статье, практически совпадают. Далее, есть растения, которые и в конце вегетационного сезона сохраняют значительную обводненность листьев—например, черная смородина (табл. 1). При кормлении такими листьями дендрофаги (Cidaria hastata) и в конце сезона сохраняют довольно высокий для этого времени коэффициент использования съеденной пищи на рост — 20% в

Таблица 3

Значение основных характеристик питания и роста у дендрофагов разных фенологических групп

Характеристика видов по фенологии их питания	Возраст	Основные показатели питания и роста, мг/мг сух. в-ва в сутки × 100, %		
		Коэффициент использования съеденной пищи на рост, ΔP/C	Интенсивность питания, C/P	Интенсивность роста, ΔP/P
Весенне-летние	ПП*	34,1	183,5	45,5
	П	23,1	151,1	27,8
Летние	ПП	20,6	191,6	39,6
	П	12,3	243,1	29,0
Летне-осенние	ПП	—	—	—
	П	12,6	189,1	17.1

* Смотри таблицу 2.

последнем возрасте, тогда как у других видов он опускается в это время до 10% и даже ниже.

Потребление корма. Количество корма, потребленного личинкой за единицу времени, зависит прежде всего от размеров самой личинки. Чтобы избавиться от влияния этого фактора, используют не абсолютное, а относительное потребление, выражаемое как отношение веса корма, съеденного личинкой за единицу времени (сутки), к весу ее тела в предыдущий день (C/P). Эта величина, называемая интенсивностью питания, и будет обсуждаться нами в дальнейшем.

Интенсивность питания, как хорошо известно, повышается у холоднокровных с повышением температуры. Существуют и повозрастные различия этого показателя, которые хорошо продемонстрированы в таблице 2. Ранее нами (Богачева, 1982; Богачева, Кулакова, 1982) обсуждались особенности интенсивности питания, свойственные северным видам листогрызущих насекомых. Было указано, что интенсивность питания у северных видов выше, чем у видов умеренных и южных широт. В данном случае, однако, нас интересуют сезонные различия этого показателя.

Как следует из таблицы 3, интенсивность питания несколько увеличивается от начала к концу сезона (особенно заметно — от начала к середине сезона), т. е. ее величина

находится в обратной зависимости от величины коэффициента ΔP/C. Такая же взаимосвязь между этими показателями обнаруживается и на материале других исследователей. Так, при питании на растениях с низким содержанием азота капустная белянка Pieris brassicae имеет низкие коэффициенты ΔP/C и высокую интенсивность питания, а при питании на растениях с высоким содержанием азота — наоборот (Scriber, 1978). Интенсивность питания, необычайно высокую для дендрофагов, имеют пилильщики, питающиеся хвоей — кормом, имеющим малую пищевую ценность (Slansky, 1980).

Можно предположить, что любой фактор, вызывающий снижением коэффициента ΔP/C, должен был бы приводить к компенсаторному увеличению интенсивности питания. Поскольку в конце сезона листогрызущие насекомые питаются менее ценным кормом (и поэтому имеют низкие коэффициенты ΔP/C), то не кажется удивительным повышение у них в это время интенсивности питания.

Интенсивность роста. Интенсивность роста, определяемая как увеличение веса тела личинки за единицу времени (ΔP/P) — важная характеристика, от которой зависит время прохождения видом личиночной стадии развития. Изменения этого показателя в течение возраста мы неоднократно рассматривали ранее (Богачева, 1980, 1982), так же, как и его повозрастные различия. Зависимость интенсивности роста от температура внешней среды в общих чертах хорошо известна и также обсуждалась ранее. Была отмечена высокая интенсивность роста, свойственная северным видам листогрызущих насекомых. Из обычного энергетического уравнения следует, что интенсивность роста тем выше, чем выше потребление корма и (или) доля корма, идущая на прирост личинки. Изменение обоих этих показателей в течение сезона мы уже рассмотрели.

Из таблицы 3 видно, что у летних видов коэффициент ΔP/C уменьшен почти вдвое по сравнению с видами весенне-летней группы, зато увеличена интенсивность питания (у личинок последнего возраста — в 1,6 раза). Это приводит к тому, что интенсивность роста у видов летней группы остается на уровне весенне-летних видов. У видов летне-осенней группы интенсивность питания и соответственно интенсивность роста падают. По-видимому, это связано просто с понижением температуры (личинки летне-осенних видов воспитывались при температуре, в среднем почти на 3° более низкой, чем для видов летней группы), которая непосредственным образом

влияет на величину этих показателей. Таким образом, при благоприятных температурах темпы роста личинок могут быть достаточно высокими и в конце сезона.

Особенности питания и роста насекомых-дендрофагов, принадлежащих к различным систематическим группам. Еще в 1978 г. (Богачева, 1980) мы поставили задачу сравнения в энергетическом плане насекомых-дендрофагов из различных систематических групп. Однако, в течение нескольких лет мы не могли найти материала, необходимого для решения этой задачи. С одной стороны, мы не могли найти пилильщиков, которые достаточно рано появлялись бы на растениях; с другой стороны, нам не удавалось найти и достаточно многочисленных летне-осенних видов чешуекрылых. Поэтому материал подобрался таким образом, что в начале вегетационного сезона мы проводили опыты в основном на чешуекрылых, а в середине и конце — на пилильщиках. Поэтому нельзя было решить, объясняется ли вся разница, обнаруженная между чешуекрылыми и пилильщиками, только лишь сезонными различиями в качестве корма или имеются еще особенности, присущие чешуекрылым и пилильщикам как объектам разной систематической принадлежности.

В 1982 г. нам впервые удалось провести эксперименты с весенне-летним видом пилильщика (Pteronidea sp.) и летне-осенним видом пяденицы (Cidaria hastata). Полученный материал дает указания на то, что, возможно, систематические особенности энергетики действительно существуют. Пяденица C. hastata имеет показатель ΔP/C, весьма высокий для летне-осеннего вида — 21,1%; правда, отчасти это может быть объяснено тем обстоятельством, что листья черной смородины — кормового растения C. hastata — и в самом конце августа имеют еще достаточно обводненные листья. Наоборот, пилильщик Pteronidea sp. имеет коэффициент ΔP/C, очень низкий для весенне-летних видов, зато заметно более высокую интенсивность питания (табл. 2 и 3).

Если мы сравним два эти вида между собой, то окажется, что пяденица C. hastata развивается на месяц позднее пилильщика. Несмотря на это, коэффициенты ΔP/C находятся у них в обратном соотношении, чем можно было бы предположить, имея в виду сезонные изменения качества листьев. Возможно, что для пилильщиков как для группы в целом вообще характерны более низкий коэффициент ΔP/C и более высокая интенсивность питания, чем для чешуекрылых. Однако для того, чтобы считать это доказанным, необходимо про-

вести дополнительное изучение весенне-летних видов пилильщиков и летне-осенних видов чешуекрылых.

Особенности питания и роста насекомых-гербофагов. Как известно, содержание воды в листьях травянистых растений выше, чем в листьях древесных растений. Так, в листьях кипрея и гесперис в конце вегетационного сезона содержится 74% воды (табл. 1); такой уровень обводненности у древесных растений приходится на самое начало вегетационного сезона. Листья травянистых растений содержат также больший процент белков (Scriber, Feeny, 1979).

Корм, близкий по составу к корму филлофагов весенне-летней группы, обусловливает и сходные черты в энергетике гербофагов и весенне-летних дендрофагов. Они имеют высокие коэффициенты ΔP/C и относительно высокую скорость роста (табл. 2), но, в противоположность филлофагам весенне-летней группы, также и высокую интенсивность питания. О таких же особенностях у гербофагов по сравнению с дендрофагами сообщают Дж. Скрайбэр и П. Фини (Scriber, Feeny, 1979); при изучении питания насекомых-филлофагов они считают необходимым рассматривать питание насекомых этих двух групп по отдельности.

Выводы

1. В районах Субарктики среди листогрызущих насекомых по экологическим и энергетическим особенностям их питания можно выделить те же фенологические группы, что и в средней полосе, хотя из-за краткости вегетационного сезона они и выражены менее отчетливо.

2. Коэффициент использования съеденной пищи на рост ΔP/C снижается от начала к концу сезона, что связано с изменением химизма листьев. Виды весенне-летней группы характеризуются самыми высокими значениями коэффициента, виды летне-осенней группы — наиболее низкими.

Наблюдается высокая корреляция коэффициента ΔP/C с обводненностью корма насекомых-фитофагов; коэффициент корреляции $r=0,85$.

4. Интенсивность питания личинок повышается по мере снижения коэффициента ΔP/C, в значительной мере компенсируя это снижение.

5. Весенне-летние виды, быстрый рост которых обеспечивается в первую очередь высокими коэффициентами ΔP/C, меньше зависят от температуры внешней среды. Они получа-

ют на Севере преимущества, из года в год достигая там довольно высокой численности и становясь доминантами в своих консорциях.

6. Высокие темпы роста личинок летних и летне-осенних видов зависят прежде всего от высокой интенсивности питания и, следовательно, от температуры окружающей среды. В холодные годы далеко не все личинки успевают завершить развитие. Поэтому это виды с низкой и (или) неустойчивой численностью.

ЛИТЕРАТУРА

Богачева И. А. Энергетические потребности некоторых чешуекрылых Приобского Севера. — В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, т. 7—18.

Богачева И. А. Энергетика развития некоторых листогрызущих насекомых Севера при разных температурах. — Экология, № 5, 1982, с. 55—61.

Богачева И. А., Кулакова Л. В. Особенности энергетики питания листогрызущих насекомых как приспособление к жизни в высоких широтах. — В кн.: Адаптации на разных уровнях биологической организации, Тезисы докладов VI Всесоюзной конференции по экологической физиологии, т. 2, Сыктывкар, 1982, с. 86.

Ольшванг В. Н., Янкин С. Л. Питание гусениц подмаренникового бражника. Celerio gallii Rott. (Lepidoptera, Sphingidae) на Южном Ямале. — В кн.: Биоценотическая роль коннсументов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 8—10.

Cates R. G. Feeding pattern of monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. — Oecologia (Berl.), 1980, 46, 1, p. 22—31.

Feeny P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar. — Ecology, 1970, 51, 4, p. 565—581.

Feeny P. Plant apparency and chemical defenses. — Rec. Adv. Phytochem., 1976, 10, p. 1—42.

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

Haukioja E., Niemelä P. Growth and energy requirements of the larvae of Dineura viridiдorsata (Retz) (Hym., Tenthredinidae) and Oporinia autumnata (Bkh.) (Lep., Geometridae) feeding on birch. — Ann. Zool. Fennici, 11, 1974, p. 207—211.

Haukioja E., Niemelä P., Iso-Iivari L., Ojala H., Aro E. M. Birch leaves as a resource for herbivores. 1. Variation in the suitability of leaves. — Rep. Kevo Subactic Res. Stat., 1978, 14, p. 5—12.

Macfadyen A. Methods of investigation of productivity of invertebrates in terrestrial ecosystems. — In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems, 2, 1967, p. 383—412.

Niemelä P., Iso-Iivari L., Laine Ch., Laine K. J. Food plant preference and larval growth of larval colour forms of Entephria caesiata (Schiff.) (Lep., Geometridae). — Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 16, 1980, p. 45—48.

Orians G. H., Cates R. G., Rhoades D. F., Schultz J. C. Producer-consumer interactions. — In: Proc. Ist Int. Congr. Ecol. Hague, Wageningen, 1974, p. 213—217.

Rhoades D. F., Cates R. G. Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry. — Rec. Adv. Phytochem., 1976, 10, p. 168—215.

Scriber J. M. Limited effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of Hyalophora cecropia (Lepidoptera, Saturniidae). — Oecologia (Berl.), 1977, 28, 3, p. 269—287.

Scriber J. M. The effect of larval feeding specialization and plant biomass and nitrogen: an ecological consideration. — Entomol. exp. et appl., 1978, 24, 3, p. 694—710.

Scriber J. M. Feeny P. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. — Ecology, 1979, 60, 4, p. 829—850.

Schroeder L. A., Malmer M. Dry matter, energy and nitrogen conversion by Lepidoptera and Hymenoptera larvae fed leaves of black cherry. — Oecologia (Berl.), 1980, 45, 1, p. 63—71.

Slansky F. High consumption rate by Neodiprion sertifer? A comment on a paper by Larsson and Tenow. — Oecologia (Berl.), 1980, 46, 1, p. 133—134.

Sohthwood T. R. E. The insect/plant relationship — an evolutionary perspective. — In: Insect/Plant relationships: Symp.. London, 1971; Oxford, 1972, p. 3—30.

SEASONAL FOLIAGE CHANGES OF WOODY PLANTS AND POPULATION DYNAMICS OF FOLIVOROUS INSECTS IN THE SUBARCTICS

I. A. Bogacheva

Institute of Plant and Animal Ecology, Research Centre of Ural, Academy of Sciences USSR, 620008, Sverdlowsk, USSR

Ecological and energetical peculiarities of folivorous insects in the Subarctics are investigated. Efficiency of conversion of ingested food ($\Delta P/C$) decreases from the beginning the season through the end due to changes in the leaves chemistry. Eearly-seasonal species are characterized by the highest value of this parameter while the last-seasonal species having the

lowest one. Early-seasonal species have the high growth rate owing primarily to the high efficiency of conversion of ingested food ($\Delta P/C$) and are less dependent on the environmental temperature. In the North they have favourable conditions to increase yearly the population number and to dominate in their consorts. The intensive development of the larvae in the summer results mainly from the high consumption rate and, hence, from the environmental temperature. In the cold seasons not all larvae complete their development. These are species with low or unstable population number.