ISSN 0367—0597

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

1

ЯНВАРЬ—ФЕВРАЛЬ

1989

Издательство «Наука»

УДК 591.531.1+591.9+595.7

ВОЗМОЖНОСТЬ ПОВТОРНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОРМОВОГО РЕСУРСА НАСЕКОМЫМИ-ФИЛЛОФАГАМИ: ЗОНАЛЬНЫЙ АСПЕКТ

И. А. Богачева

Проверена гипотеза о том, что повреждение листьев защищает их (а при определенном уровне освоения — и все растение) от дальнейших повреждений. Работа выполнена на березах в лесотундре (низовья Оби) и южной тайге (Свердловск). Показано, что в южной тайге грызущие филлофаги избегают уже погрызенных листьев (репелленция), сосущие — погрызенных и пососанных; сдвиги в распределении филлофагов, однако, невелики, феномена создания резистентности на уровне дерева не обнаружено. В лесотундре, напротив, поврежденные листья в дальнейшем повреждаются чаще и более интенсивно. Обсуждаются методические подходы к данной проблеме.

Более десяти лет назад было установлено, что увеличение содержания в тканях растений веществ, имеющих токсическое или репеллентное действие, может происходить в ответ на питание филлофага. Такой тип реакции, когда химические изменения появляются в тканях листа в течение нескольких часов или дней после отторжения части листа и затем довольно быстро исчезают, убедительно показан на многих растениях (Walker-Simmons, Ryan, 1977; Baldwin, Schultz, 1983; VanHoven, 1984; Raupp, Denno, 1984; Wratten et al., 1984). Особенно подробно изучено это явление на березе извилистой *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. Финские исследователи показали, что в поврежденном листе и соседних с ним листьях возрастает количество фенолов. В экспериментах по выкармливанию личинок березовых филлофагов установлено, что ли-

стья с поврежденных побегов задерживают их рост и приводят к снижению веса (а следовательно, плодовитости) имаго (Haukioja, Niemelä, 1977; Niemelä et al., 1979; Haukioja, 1982); для одного вида также отмечено статистически достоверное увеличение смертности (Haukioja, Niemelä, 1979). То же самое было продемонстрировано позднее для филлофагов ивы (Raupp, Denno, 1984), лиственницы (Niemelä et al., 1980) и других древесных растений.

Ввиду явной неблагоприятности питания уже поврежденным листом можно было бы предположить, что у филлофагов существуют механизмы избегания этих листьев; и действительно, в лабораторном эксперименте показано, что гусеницы чешуекрылых предпочитают питаться на неповрежденных листьях березы (Wratten et al., 1984). Такая реакция была бы благоприятной не только для филлофагов, но и для дерева, поскольку вызывала бы перераспределение повреждений внутри кроны (Edwards, Wratten, 1983; Silkstone, 1987), не позволяя ему терять единицы своего объема — ветки. Другое преимущество, которое может получить растение, — отсеивание части филлофагов при переходах за счет падений и хищничества (Edwards, Wratten, 1983). Некоторые исследователи полагают даже, что определенный уровень освоения листьев фоновыми вредителями (60—70%) вызывает такое «накопление суммарной резистентности» (Рафес, 1980; Рафес, Соколов, 1984), что остальные 30—40% листьев остаются нетронутыми. Доказать наличие реакции избегания филлофагами уже поврежденных листьев в природе — основная задача настоящей работы.

При анализе материала мы исходили из того, что об избегании филлофагами уже поврежденных листьев можно говорить в том случае, когда число совместных повреждений достоверно меньше того, что должно наблюдаться при случайном распределении филлофагов по листьям. Этот критерий используют и другие авторы (Putman, 1984; Faeth, 1985; Silkstone, 1987). Нельзя ограничиваться «глазомерной» оценкой вроде «совместных повреждений мало» (Рафес, Соколов, 1984), не подкрепленной таким сравнением.

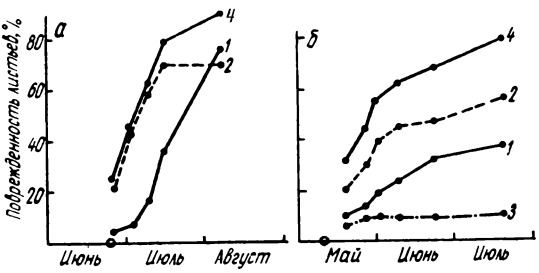
В 1986 г. такой анализ был выполнен для березы извилистой на материале, собранном нами в 1983—1984 гг. в низовьях Оби (окрестности г. Лабытнанги) и на Полярном Урале. Изучения совместных повреждений листьев разными филлофагами в Субарктике ранее не предпринимали, хотя появление в листе фенолов в ответ на его повреждение было найдено именно в этой зоне и для данной березы. Нами в 1985 г. проанализирована совместная встречаемость на листьях разных типов повреждений, принадлежащих грызущим и минирующим филлофагам (всего 15 типов; Богачева, 1984); кроме того, подсчитана встречаемость повреждений на соседних листьях укороченных побегов. Эти способы не позволили выявить избегания филлофагами ранее поврежденного (или соседнего с ним, где также накапливаются защитные вещества) листа.

Судя по литературным данным, убедительного доказательства избегания филлофагами поврежденного листа не получено и в средней полосе, хотя само явление изучалось там достаточно широко. Для его обозначения одни авторы используют термин «антибиоз», другие — «конкуренция», третьи — «репелленция». Поскольку два первых термина охватывают довольно широкий круг явлений, мы будем использовать термин «репелленция» как наиболее точно отражающий суть.

В 1987 г. мы провели наблюдения параллельно в зоне лесотундры (г. Лабытнанги, территория стационара, березовое редколесье) и в южной тайге (г. Свердловск, территория лесопарка, сосново-березовый лес). В лесотундре работа проводилась на березе извилистой, в южной тайге — на березах повислой *Betula pendula* и пушистой *B. pubescens*; явление «быстрого отклика» существует у обоих видов и вызывает одинаковую реакцию филлофагов (Edwards et al., 1984; Silkstone, 1987).

Анализ совместной встречаемости повреждений проводился на этот раз в начале сезона, когда «быстрый отклик» проявляется наиболее отчетливо (Haukioja, Niemelä, 1979). Выбирали по одной модельной ветви на дереве в нижней части кроны (10 деревьев — в Свердловске и 12 — в Лабытнанги). Ветку маркировали, а расположение побегов и листьев зарисовывали. По определенной схеме вели записи, отмечая присутствие на листьях насекомых и их повреждений, а для грызущих насекомых и минеров — также количество повреждений на листе и их примерную величину в баллах (Богачева, 1979). Первый раз наблюдения провели вскоре после распускания листьев, затем повторили трижды с недельными перерывами; кроме этого в Свердловске проведены еще две регистрации, в Лабытнанги — одна. Таким образом, за время полевых наблюдений мы проследили судьбу каждого листа и довольно точно знали время нанесения всех повреждений и их принадлежность.

В местах наших наблюдений, значительно удаленных друг от друга, большинство групп филлофагов было общим. В первые недели сезона листву обгрызают пяденицы (в Лабытнанги — *Oporinia autumnata* Bkh., в Свердловске — два не определенных вида). Позднее появляются одиночные пилильщики Tenthredinidae, производящие почти такие же погрызы (повреждение типа 1). Еще два вида пилильщиков наносили повреждения других типов: скелетирование мелких участков листа, обычно с нижней стороны (тип 2), и фигурные выгрызы листовой пластинки, не выходящие на край листа и не пересекающие крупных жилок (тип 3). Многочисленными были мелкие погрызы края листа, принадлежащие слоникам *Polydrusus* (тип 4). В Свердловске, кроме того, встречался очень ранний вид листовертки, производящий множественные погрызы всей листовой пластинки (тип 5) в первую неделю после распускания листьев. В Лабытнанги изредка встречались характерные «свертки» пилильщиков *Pamphilius* sp., (тип 6), в Свердловске не отмеченные. Из сосущих филлофагов были преимущественно тли (на Севере — *Euceraphis punctipennis* Zett.), значительно реже встречались цикадки и клопы из сем. Miridae и Acanthosomatidae. Мин на листьях было немного. В Лабытнанги зафиксировано всего шесть мин (в августе), принадлежащих Lyonetiidae. В Свердловске большинство мин появилось рано и принадлежало *Coleophora*; в середине лета отмечены одиночные мины Agromyzidae (Гусев, Римский-Корсаков, 1951). Изменение поврежденности листьев в течение периода наблюдений показано на рисунке. Галлообразователи в обоих местах были очень редкими, и галлы не учитывали.



Изменение поврежденности листьев березы филлофагами разных групп за период наблюдений (*а* — Лабытнанги, *б* — Свердловск):

1 — грызущие; *2* — сосущие; *3* — минирующие филлофаги; *4* — общая поврежденность; кружком на оси абсцисс обозначено время развертывания листьев.

Самый простой метод анализа — сравнение реального и теоретически ожидаемого числа совместных повреждений на одном листе (табл. 1); однако следует предостеречь от рандомизации проб, которая обычно рекомендуется при подобных работах (Putman, 1984). Подсчитывая теоретически ожидаемое число совместных повреждений для такой усредненной пробы, мы исходили из предположения, что филлофаги везде встречаются более или менее равномерно. В природе, однако, это реализуется редко; напротив, обычно насекомые избирательно повреждают как отдельные деревья, так и разные участки кроны дерева. Если экологические требования двух рассматриваемых видов (или групп) различны, может наблюдаться отрицательная корреляция встречаемости их повреждений на модельных ветвях (Рафес, Соколов, 1976); иначе говоря, насекомые расходятся по разным ветвям (или деревьям) по причинам, не имеющим отношения к репелленции, и их совместные повреждения поэтому встречаются реже, чем это ожидалось бы при равномерном распределении филлофагов. Если экологические требования видов одинаковы и корреляция их встречаемости положительна (см. табл. 1), то совместных повреждений встретится больше, чем при равномерном распределении филлофагов. Поэтому материал надо анализировать по отдельным веткам и, если проба содержит много веток, считать теоретически ожидаемое для пробы число не путем усреднения данных по пробе, а путем суммирования результатов по отдельным веткам. Разница может получиться весьма существенной, как в табл. 1 на

примере грызущих и сосущих насекомых, и повлиять на выводы. Рандомизированная проба поэтому не годится для анализа, так как правильных выводов по интересующему нас вопросу на таком материале сделать нельзя.

Таблица 1

Число листьев березы, поврежденных совместно филлофагами разных групп

Место работы	Дата	Общее число листьев	Грызущие+сосущие				Грызущие+минеры		
			Теоретически ожидаемое		Реальное	r	Теоретически ожидаемое		Реальное
			при равномерном распределении	истинное			при равномерном распределении	истинное	
Лабытнанги	26.06	734	6,8	12,8	8	+0,68	—	—	—
	03.07	766	23,0	37,5	35	+0,66	—	—	—
	10.07	768	73,6	89,0	85	+0,58	—	—	—
	16.07	767	202,3	206,6	208	+0,32	—	—	—
	08.08	766	409,0	413,5	425	+0,19	—	—	—
Свердловск	18.05	450	9,0	12,6	5 *	+0,45	2,5	2,7	6
	26.05	402	17,0	22,5	14 *	+0,56	5,0	5,2	8
	01.06	410	30,2	37,9	29	+0,68	7,5	8,0	9
	09.06	424	44,6	50,9	39	+0,59	9,3	10,6	10
	23.06	459	69,5	73,3	57 *	+0,30	13,8	13,6	13
	20.07	453	93,3	94,2	76 *	+0,08	17,3	18,7	19

* Достоверные отличия: $p<0,05$.

Из табл. 1 видно, что ни грызущие, ни сосущие насекомые не избегают листьев, поврежденных минерами. Взаимное избегание в зоне южной тайги проявляется только у грызущих и сосущих филлофагов; на Севере не наблюдается и этого.

Чтобы выяснить, кто в паре грызущие — сосущие филлофаги играет активную роль в избегании, мы проследили дальнейшую судьбу поврежденных листьев, выявив отношение к ним филлофагов каждой группы. Ввиду громоздкости соответствующих таблиц изложим только выводы. На Севере ни сосущие, ни грызущие филлофаги не избегают листьев, поврежденных насекомыми другой группы; повреждения насекомых той же группы, напротив, встречаются в дальнейшем на листьях даже чаще, чем на неповрежденных листьях (для сосущих насекомых различия достоверны; $p<0,01$). Видимо, насекомые предпочитают использовать для питания одни и те же листья.

В средней полосе для грызущих филлофагов также не выявлено избегания листьев, ранее поврежденных сосущими, но последние явно избегают питаться на погрызенных листьях. Обе группы в дальнейшем также меньше повреждают листья, уже поврежденные ранее филлофагами той же группы; различия, правда, недостоверны. Однако вряд ли здесь можно говорить о репелленции, так как выясняется, что насекомые обеих групп предпочитают питаться на неповрежденных листьях освоенных побегов ($p<0,05$). Так как защитные вещества накапливаются не только в поврежденных, но и в соседних с ними листьях (Хаукиойа, 1980; Haukioja, Niemelä, 1977; Niemelä et al., 1979; Wratten et al., 1984), то при проявлении репеллентного действия следовало бы ожидать избирательного питания филлофагов на неповрежденных побегах. Однако наблюдается другое: по мере роста удлиненных побегов филлофаги переходят на вновь развернувшиеся листья, оставаясь в пределах выбранного побега.

На нашем материале можно также выполнить анализ совместной встречаемости разных типов повреждений, т. е. повреждений, принадлежащих разным видам (или группам видов) грызущих филлофагов. Мы не обнаружили, чтобы одни виды грызущих филлофагов избегали других на березах в лесотундровой зоне (табл. 2). Для Свердловска такой случай отмечен: листья, поврежденные в начале сезона листоверткой (тип 5), в дальнейшем не повреждаются чешуекрылыми и пилильщиками (тип 1).

Таблица 2

Число листьев, поврежденных совместно разными видами грызущих филлофагов

Типы повреждений	Лабытнанги			Типы повреждений	Свердловск		
	Теоретически ожидаемое		Реальное		Теоретически ожидаемое		Реальное
	при равномерном распределении	истинное			при равномерном распределении	истинное	
1+2	25,0	14,3	20	1+2	4,8	6,7	6
1+4	84,4	83,9	81	1+3	0,5	0,6	0
1+6	0,5	0,4	1	1+4	3,8	4,3	1
2+4	98,2	99,0	99	1+5	8,4	9,2	0*
2+6	0,6	0,3	0	2+3	0,1	0,0	0
4+6	2,6	1,7	1	2+4	0,6	0,8	1
				2+5	1,4	2,0	2
				3+4	0,1	0,0	0
				3+5	0,1	0,0	0
				4+5	1,1	1,4	1

* Достоверные различия: $p<0{,}01$.

На материале табл. 2 еще раз покажем необходимость учета пространственной неоднородности материала. Повреждения типов 1 и 2 (Лабытнанги) на модельных ветвях проявляют высокую отрицательную корреляцию встречаемости, и в результате истинное значение теоретически ожидаемого числа совместных повреждений меньше того, которое ожидалось бы при равномерном распределении. Из табл. 1 и 2 следует также, что наличие отрицательной корреляции встречаемости разных групп филлофагов на отдельных ветвях нельзя использовать как доказательство существования репелленции, как иногда делается (Рафес, Соколов, 1976).

Как филлофаги узнают о том, что лист ранее был поврежден? Предполагается участие в этом процессе тактильных, ольфакторных и особенно вкусовых стимулов (Silkstone, 1987). Но если последнее преобладает, то, возможно, о репелленции вернее судить не по наличию или отсутствию повреждения, а по его величине: филлофаг начал питание, но быстро его прекратил. Для грызущих филлофагов такой анализ возможен, хотя применяемый нами метод оценки съеденной площади для этих целей мог оказаться недостаточно точным. Обнаружено, что на листьях, поврежденных грызущими филлофагами, при повторном повреждении было съедено еще 3,6% площади; на листьях, поврежденных сосущими, — 3,2%, на неповрежденных листьях — 2,1% (различия достоверны). В Свердловске эти величины составляют соответственно 4,3; 10,5 и 11,8% (различия недостоверны ввиду небольшого материала). Таким образом, на Севере лист, уже поврежденный грызущими филлофагами, не только повреждается в дальнейшем чаще, чем неповрежденный, но при этом изымается бóльшая доля его; в Свердловске проявляются противоположные тенденции.

Таким образом, в средней полосе на березе у насекомых-филлофагов грызущей и сосущей групп обнаружены определенные тенденции избегания уже поврежденных листьев. Сосущие насекомые избегают любых ранее поврежденных листьев, а грызущие безразлично относятся к повреждениям сосущих, но погрызенные листья повреждают меньше; кроме того, у таких листьев они изымают меньшую долю поверхности. То же самое для грызущих филлофагов берез было выявлено в Англии (Silkstone, 1987) в полевом эксперименте.

Нельзя, однако, не отметить, что даже в средних широтах репелленция не имеет такого значения, какое ей приписывали ранее (Рафес, 1980). Не всегда поврежденные листья избегаются вредителями других групп. Так, грызущие и сосущие филлофаги повреждают листья, уже поврежденные до них ранними минерами Coleophora, с той же частотой, что и неповрежденные листья; не выявлено и избегания грызущими филлофагами пососанных листьев. Устранение конкуренции видов внутри одной группы (грызущие филлофаги) также не является общим правилом. Сдвиги в распределении насекомых из-за репелленции также невелики; не всегда исследователи, занимающиеся этой проблемой, обнаруживают их (Silkstone, 1987). Вряд ли эти сдвиги могут иметь серьезное значение даже для перераспределения насекомых внутри кроны дерева. «Накопления резистентности», обеспечивающего прекращение дальнейших повреждений листьев и сохранение 30—40% листьев на дереве интактными, не наблюдалось: уже к середине сезона на модельных ветвях было повреждено 71—95% листьев.

На Севере никаких тенденций избегания поврежденных листьев не найдено. Напротив, проявляется тенденция к повторному использованию одних и тех же листьев, по каким-то качествам наиболее подходящих для филлофагов. Возможно, что освещенность листьев и их положение в кроне, создающее для насекомых благоприятные температурные условия при питании, на Севере значительно важнее, чем ухудшение их кормовых качеств в результате повреждения, хотя существование такого ухудшения и вызываемые им у филлофагов неблагоприятные воздействия убедительно доказаны в лаборатории.

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР

Поступила в редакцию
11 марта 1988 г.

ЛИТЕРАТУРА

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

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

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

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

Рафес П. М., Соколов В. К. О взаимодействии фоновых вредителей листвы с кормовым деревом. — ДАН СССР, 1976, 228, № 1, с. 246—247.

Рафес П. М., Соколов В. К. Взаимодействие фоновых вредителей листвы с кормовым деревом. — В кн.: Исследование биоценозов лесостепи Зауралья (на примере Троицкого лесостепного заповедника). Свердловск, 1984, с. 85—89.

Хаукиойа Э. Влияние зимних температур на вспышки размножения *Oporinia autumnata* (Lepidoptera, Geometridae). — В кн.: Адаптация животных к зимним условиям. М., 1980, с. 126—132.

Baldwin T. J., Schultz J. C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. — Science, 1983, 221, N 4607, p. 277—279.

Edwards P. J., Wratten S. D. Wound induced defences in plants and their consequences for pattern of insect grazing. — Oecologia (Berl.), 1983, 59, N 1, p. 88—93.

Faeth S. H. Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels. — Ecology, 1985, **66**, N 3, p. 870—875.
Haukioja E. Inducible defences of white birch to a geometrid defoliator, *Epirrita autumnata*. — Proc. 5-th Symp. Insect-Plant Relationships, Wageningen, 1982, p. 199—203.
Haukioja E., Niemelä P. Retarded growth of a geometrid larvae after mechanical damage to leaves of its host tree. — Ann. Zool. Fennici, 1977, **14**, N 1, p. 48—52.
Haukioja E., Niemelä P. Birch leaves as a resource for herbivores: seasonal occurence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves. — Oecologia (Berl.), 1979, **39**, N 2, p. 151—160.
Niemelä P., Aro E. M., Haukioja E. Birch leaves as a resource for herbivores. Damage-induced increase in leaf phenols with trypsin-inhibiting effects. — Rep. Kevo Subarctic Research Station, 1979, **15**, p. 37—40.
Niemelä P., Ojala H., Ojala M.-L., Haukioja E. Retarded growth of lepidopteran larvae after mechanical damage to leaves of tamarack and dwarf birch near Schefferville, central Quebec-Labrador peninsula. — McGill Sub.-Arct. Res. Rep., 1980, **30**, p. 52—56.
Putman R. J. Detection of inter- and intra-specific competition in the insect communities of british trees: a practical exercise in community ecology. — J. Biol. Educ., 1984, **18**, N 4, p. 313—315.
Raupp M. J., Denno R. F. The suitability of damaged willow leaves as food for the leaf beetle, *Plagiodera versicola*. — Ecol. Entomol., 1984, **9**, N 4, p. 443—448.
Silkstone B. E. The consequences of leaf damage for subsequent insect grazing on birch (*Betula* spp.): a field experiment. — Oecologia (Berl.), 1987, **74**, N 1, p. 149—152.
VanHoven W. Trees' secret warning system against browsers. — Custos, 1984, **13**, N 5, p. 14—16.
Walker-Simmons M., Ryan C. A. Wound-induced accumulation of trypsin-inhibitor activities in plant leaves. — Plant Physiology, 1977, **59**, N 3, p. 437—439.
Wratten S. D., Edwards P. J., Dunn J. Wound-induced changes in the palatability of *Betula pubescens* and *B. pendula*. — Oecologia (Berl.), 1984, **61**, N 3, p. 372—375.