РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН

ЭКОСИСТЕМЫ СЕВЕРА:
СТРУКТУРА, АДАПТАЦИИ, УСТОЙЧИВОСТЬ

Материалы общероссийского совещания

(26 - 28 октября 1993 г., Петрозаводск)

Москва, 1995

Ответственный редактор
академик РАН **И. А. Шилов**

Подготовлено к печати Научным советом
по проблемам экологии биологических систем РАН

ЭКОСИСТЕМЫ СЕВЕРА: СТРУКТУРА, АДАПТАЦИИ, УСТОЙЧИВОСТЬ

Материалы совещания

УДК 574.34+591.9+595.768.12

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМЕ "РАСТЕНИЕ-ФИТОФАГ" В ЛЕСОТУНДРЕ НИЗОВЬЕВ ОБИ ПРИ ВСПЫШКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЛИСТОЕДА

И. А. Богачева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Массовые размножения насекомых-филлофагов, обычные в средней и южной части лесной зоны, становятся довольно редкими на ее северной границе и в лесотундре. Наиболее известны циклические колебания численности пяденицы Epirrita autumnata Bkh., массовые размножения которой охватывают огромные пространства в северной Фенноскандии (Tenow, 1963; Kallio, Lehtonen, 1975). Это единственный пример, когда в арктической экосистеме прослежены все стороны взаимодействий листогрызущего насекомого с кормовым растением, вплоть до выявления последствий этих массовых размножений для экосистемы в целом (Lehtonen, Yli-Rekola, 1979). Остальные упоминаемые в литературе случаи (Медведев, Чернов, 1969; Богачева, 1977; Koponen, 1981, 1983) касаются, насколько можно судить, непериодических подъемов численности филлофагов, относящихся к разным систематическим группам (листогрызущие и минирующие чешуекрылые, пилильщики, листоеды). Однако кроме регистрации факта вспышки и общей оценки ее воздействия на кормовое растение в этих работах не приводится никаких сведений, которые помогли бы выявить общие особенности прохождения таких вспышек в арктических экосистемах.

Работая в низовьях Оби с 1970 года, лишь в конце 80-х годов я впервые столкнулась с такой высокой численностью филлофага, что его кормовое растение на больших площадях теряло листву практически полностью. Вспышка численности наблюдалась у листоеда Gonioctena

pallidus L., предпочитаемым кормовым растением которого в изучаемом районе является ива филиколистная Salix phylicifolia. Настоящее сообщение ввиду его небольшого объема не претендует на детальный анализ разных аспектов взаимоотношения "растение-фитофаг", которые явятся в будущем предметом отдельных статей; мы намерены лишь кратко охарактеризовать здесь вспышку в целом.

Прежде всего следует сказать несколько слов о ситуации с листоедом до вспышки. Это широкораспространенный бореальный вид, в разных местах своего ареала предпочитающий разные кормовые растения - лещину, рябину, черемуху, ивы (Дубешко, Медведев, 1989). В изучаемом районе листоед питается исключительно на ивах, кроме типично тундровых стелющихся и приподнимающихся форм. Оптимальные биотопы - кустарниковые заросли по берегам водоемов, на Полярном Урале - в долинах, хотя он поднимается и в горы до крайних пределов распространения сообществ этого типа, а также выходит на тундровые участки, где обитает в основном на иве мохнатой S. lanata. Находясь в лесотундре на северной границе ареала, листоед, тем не менее, достигает в оптимальных биотопах высоких плотностей, при которых он отчуждает до 10% поверхности листьев ивы (Богачева, 1990). Уровень численности год от года менялся незначительно и не зависел от температуры вегетационного сезона, как у многих других "южных" видов филлофагов. Поэтому, показав, что численность филлофагов возрастает на Севере после двух теплых летних сезонов (Богачева, 1990) и зная, что на северной границе леса наиболее вероятны вспышки численности весенних видов филлофагов (Niemelä, 1983), мы, тем не менее, не предугадали повышения численности именно этого вида в 1989 году, после необычно теплых для Севера 1987 и 1988 годов. Массовые повреждения ивы в начале июля в 1989 году не остались, однако, незамеченными, и

с этого времени начались наблюдения за ходом вспышки.

Работа проводилась на Полярном Урале (ст. Красный Камень, 50 км к северо-западу от Лабытнанги, 66-67° с.ш.). Еще в начале 80-х годов мы обнаружили, что в долине р. Собь с биотопами, где ива повреждается сильно, соседствуют биотопы с почти не поврежденными растениями. С 1984 года начато систематическое наблюдение и проведение ежегодной оценки поврежденности растений в конце сезона. Сделан вывод: малая поврежденность растений в ряде биотопов зависит от того, что листоеды в подстилке, еще не вышедшие с зимовки, сильно страдают при весеннем половодье; малая способность листоеда к миграции способствует тому, что различия между биотопами стабильны из года в год. В годы вспышки численность листоеда повысилась во всех биотопах, однако различия в уровнях поврежденности сохранялись по-прежнему. В оптимальных биотопах 1 и 2 изъятие листьев ивы филиколистной было близким к 100% в 1989-90 годах и все еще сохранялось на уровне 40% в 1991 году; численность личинок на растениях снизилась при этом приблизительно до довспышечного уровня. Спад численности продолжался и в последующие годы, и в 1993 году уровень численности листоеда составлял всего 15-20% довспышечной.

Заметно более высокий уровень поврежденности объясняется незначительным объемом листвы, создаваемой теперь растениями в биотопах 1 и 2. В малоповреждаемых биотопах 3 и 4 численность листоедов к 1993 году также пошла на убыль, хотя в биотопе 4 она все еще вдвое выше довспышечного уровня (рис. 1).

При утрате фотосинтезирующей поверхности растения обычно возмещают потери. Разные виды растений в разной степени способны к возмещению; у ивы при ранней утрате листвы это происходит сравнительно легко. У ивы филиколистной процесс репараций начинается

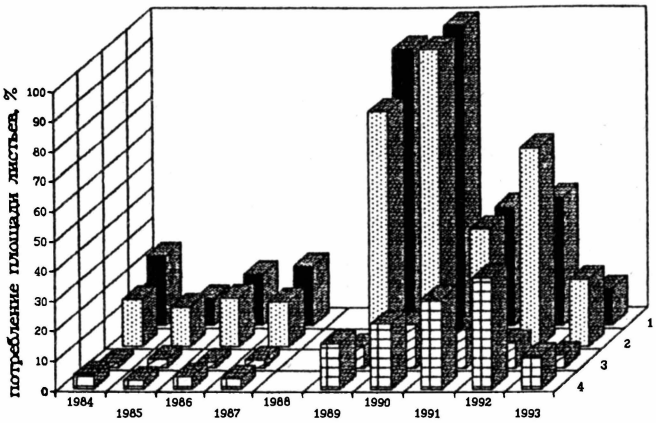

Рис. I Динамика потребления листьев ивы филиколистной (% от общей площади) в долине реки Собь на Полярном Урале.
I-4 - номера биотопов.

уже при утрате 10-12% поверхности листьев на растении. Меньших утрат растения не возмещают, а при больших возмещение происходит тем интенсивнее, чем выше было изъятие.

В процессе репараций участвуют несколько механизмов: (1) продолжение роста первичных побегов, в результате чего на их верхушечном участке появляются неповрежденные, нормально функционирующие листья; (2) вторичное побегообразование из почек на первичных побегах, которые должны были бы раскрыться в будущем году; (3) вторичное побегообразование из спящих почек, заложенных в предыдущие годы. Относительная роль этих механизмов зависит от вида ивы и от степени ее поврежденности. У умеренно поврежденной ивы филиколистной преобладает второй механизм, но при сильном повреждении практически единственным источником возобновления листьев может оказаться третий, особенно в жаркую сухую погоду, когда ива полностью сбрасывает первичные побеги, почти лишенные листвы. Поскольку наиболее густо спящие почки расположены у основания побегов и ветвей, результатом является "веерное" побегообразование, совершенно не характерное для ивы в норме.

В год массовых повреждений через 2-3 недели после утраты фотосинтезирующей поверхности кусты покрывались вполне развитой вторичной листвой, которая и функционирует теперь, почти не повреждаясь, до конца сезона. Однако растения не успевают накопить достаточного количества запасных веществ, и их состояние в последующем ухудшается. В первый сезон после массовых повреждений это ухудшение наиболее заметно проявляется в отсутствии цветения; ни одно из сильно поврежденных растений, находившихся под наблюдением, не цвело вплоть до 1993 года. Этот эффект был показан нами и ранее, в экспериментах по искусственному удалению листвы (Богачева, 1990).

При сохранении высокой численности листоеда (и, соответственно, поврежденности растений) начинают усыхать отдельные ветки и раметы ("стволики") кустов. Это стало заметным к 1991 году. Сильно поврежденные кусты приняли характерную кольцеобразную форму, так как усыхают, в первую очередь, зрелые раметы в центре куста и сохраняются более молодые, по его периферии. В 1992 году зарегистрированы первые погибшие растения. В некоторых биотопах гибель доходит до 20% растений. Для ивняков, где трудно разграничить кусты, проведен подсчет погибших рамет; по учетам 1993 года, местами их до 70% от общего числа. Объединенный эффект гибели части веток и растений приводит к тому, что листопродукция ивы, производимая в наиболее поврежденных биотопах, в 1993 году составляла всего около 10% от довспышечного уровня.

Как показали обследования 1993 года, наиболее сильный ущерб нанесен иве в трех типах биоценозов: (1) закустаренный луг на территории разрушенного поселка; (2) лесные сообщества, где ивы филиколистная и мохнатая составляют второй ярус под пологом более высокой (и малоповреждаемой) ивы шерстистопобегой S. dasyclados или березы; (3) кустарниковые заросли, в том числе пойменные, в местах, не защищаемых весенним половодьем. В понижениях, заливаемых талыми водами, а также в сообществах, где значительному увеличению численности листоедов препятствуют другие абиотические факторы (в горах, практически во всех типах тундр), ивы не пострадали.

Поскольку на сильно поврежденных участках выпадает почти исключительно ива филиколистная, произошел сдвиг в составе пород в пользу других видов, в особенности шерстистопобегой, которая пострадала меньше других. О каких-то других эффектах, произведенных этой массовой вспышкой, говорить трудно, так как они специ-

ально не изучались. С большей или меньшей вероятностью можно сказать, что трудно ожидать в данном случае эффекта осветления биотопа, происходящего из-за изреживания полога, что мы хорошо знаем для лесных биогеоценозов по работам Е.Н.Иерусалимова. В сообществах (I) и (2) он совсем не мог проявиться, хотя и по разным причинам, а в кустарниковых зарослях, видимо, в какой-то мере проявляется, но оценить его количество мы не сможем.

К сожалению, нам остался не известен механизм воздействия погодных условий на фитофагов и механизм возрастания их численности. Однако, обнаружив подъем численности, мы провели опыты, которые позволили нам понять механизм снижения численности и прекращения вспышки. Эксперименты, проведенные в 1990 и 1992 годах, заключались в том, что личинок, собранных на сильно поврежденных растениях, разделили на две группы, одну из которых кормили листьями поврежденных, другую - неповрежденных растений. Так же поступили с личинками,собранными на неповрежденных растениях; таким образом, всего было 4 варианта опытов. В опытах фиксировали скорость роста личинок, вес и смертность особей на разных стадиях развития, вплоть до отрождения имаго. Выявлены все те же последствия, которые наблюдаются у личинок, питающихся листвой сильно поврежденных растений, в лесной зоне: личинки росли медленнее, вышедшие из них имаго были мелкими, а смертность личинок была высокой. Чаще всего погибали взрослые личинки, уже закончившие питание и спустившиеся в подстилку, либо куколки, притом без явных признаков заболевания. По-видимому, гибель наступала как следствие питания неподходящим кормом: у личинок, питавшихся нормальным кормом, такое практически не наблюдалось. Выход нормальных имаго в худшем варианте опытов составлял всего 8% от числа молодых личинок.

Последствия, наблюдаемые в эксперименте, означают прямое увеличение смертности листоеда, а также косвенное, через увеличенную возможность гибели от хищников и паразитов при замедлении развития. Кроме того снижается и плодовитость. В природе все это дополняется прямым голоданием личинок, если и не повысившим их смертность, то, по крайней мере, снизившим плодовитость будущих имаго. Все это вместе привело к снижению численности листоеда и окончанию вспышки.

Эти эксперименты и проведенные параллельно опыты по пищевому предпочтению дали много интересного материала, позволяющего обсуждать ряд вопросов теории взаимоотношения насекомых с их кормовыми растениями. Наиболее интересный вывод: неблагоприятное воздействие поврежденных растений на филлофагов объясняется скорее пассивным ухудшением кормовых свойств растений, чем активной защитой растений от филлофагов. Возможно, что это ухудшение происходит одновременно по нескольким параметрам: снижение увлажненности корма, содержания азота, повышение содержания фенолов. Снижение численности фитофагов завершается тем, что растения после значительных повреждений производят малый объем листвы и раскрывают ее на 10-14 дней позже, чем нормальные растения.

Анализ вспышки численности листоеда и имевшихся в литературе материалов по другим вспышкам дает нам возможность сделать следующее заключение. В южной Субарктике доминируют и могут давать массовые размножения ранневесенние фитофаги - обычно широкораспространенные лесные виды, находящиеся здесь на северной границе ареала. Своеобразие весенней листвы как кормового ресурса заключается в том, что она обеспечивает быстрое развитие филлофагов и, значит, меньшую их зависимость от температурных условий данного сезона. Циклические колебания численности встречаются в

южной Субарктике, но ни в коем случае не являются ее характерной чертой (Haukioja, Hakala, 1975); даже непериодические вспышки численности наблюдаются там относительно редко. Обычно численность филлофагов остается на низком уровне благодаря действию абиотических факторов на филлофагов. Однако, если их действие снято, чисел енность филлофагов может заметно возрасти; повышению численности предшествуют не неблагоприятные для растений (Haukioja, Hakala, 1975), а благоприятные для филлофагов (Богачева, 1990) годы. И если уж численность филлофагов повысилась до уровня, при котором уничтожается большая часть листвы, в дело вступают биоценотические факторы регуляции численности, совершенно так же и с теми же последствиями, что и в средней полосе.

Какого-либо зонального своеобразия прохождения вспышки не выявлено. Состояние кормовых растений и ход вспышки обусловлены способностью данного кормового растения к рефолиации в текущем сезоне и к восстановлению в последующие годы, которая может быть совершенно различной. Растянутость вспышки листоеда объясняется способностью ивы хорошо восстанавливать листву, в результате чего состояние растений ухудшается сравнительно медленно. Иначе обстоит дело у березы, плохо восстанавливающей листву в сезон ее отторжения. Гибель отдельных растений у березы наблюдалась после однократных сильных повреждений (Tenow, 1963), и на следующий же год резко падает численность фитофага - пяденицы.

Юг Субарктики можно считать переходной зоной от типично лесных взаимоотношений "растение-фитофаг" к настоящим арктическим. Если состав фитофагов и ход вспышки численности здесь такие же, как в лесной зоне, то низкие уровни численности фитофагов и выраженная гетерогенность поврежденности растений сближает экосистемы Субарктики с настоящими арктическими.

Литература

Богачева И.А. Пилильщики Hymenoptera, Tenthredinoidea и их роль в биогеоценозах Приобского Севера. - В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. - Свердловск: 1977, с. 85-103.

Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. - Свердловск: 1990, 137 с.

Дубешко Л.Н., Медведев Л.Н. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока.- Иркутск: Иркутский ун-т, 1989, 224 с.

Медведев Л.Н., Чернов Ю.И. Новый вид листоеда рода Chrysomela (Coleoptera, Chrysomelidae) - важный компонент биоценозов Таймыра. - Зоол. журнал, 1969, 48, № 4, с. 532-537.

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

Kallio P., Lehtonen J. On the ecocatastrophe of birch forests caused by Oporinia autumnata (Bkh.) and the problem of reforestation. - Ecol. Stud., 1975, 17, p. 174-180.

Koponen S. Outbreaks of Dineura virididorsata (Humenoptera) and Eriocrania (Lepidoptera) on mountain birch in northernmost Norway. - Notulae Entomol, 1981, 61, N 1, p. 41-44.

Koponen S. Phytophagous insects of birch foliage in northernmost woodlands of Europe and eastern North America. - Tree-Line Ecology Proc. of the Northern Quebec Tree-Line Conference, Quebec, 1983, p. 165-176.

Lehtonen J., Yli-Rekola M. Field and ground layer vegetation in birch forest after Oporinia damage. - Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1979, 15, p. 27-32.

Niemela P. Seasonal patterns in the incidence of specialism: Macrolepidopteran larvae on Finnish deciduous trees. - Ann. Zool. Fennici, 1983, 20, N 3, p. 199-202.

Tenow O. Leaf-eating insects in the mountain birch at Abisco (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites. - Zoologiska Bidrag fran Uppsala, 1963, 35, p. 85-100.