ISSN 0367—0597

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЭКОЛОГИЯ

5

сентябрь — октябрь

1993

«Наука»

УДК 591.9(211)+591.531.1+595.768.23+595.785

ПОВРЕЖДЕНИЕ НАСЕКОМЫМИ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗЫ ИЗВИЛИСТОЙ В ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ И ВНУТРЕННЕЙ ЧАСТЯХ КРОНЫ

И. А. Богачева

По своему положению на ветке и по качеству (удельный вес листа, содержание сухого вещества) листья брахибластов на дистальной части ветки можно рассматривать как световые, а листья при основании ветки — как теневые. Листья на дистальной части ветки березы извилистой *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* в Субарктике повреждаются более сильно, чем листья при основании ветки, как филлофагами одного вида (долгоносики *Polydrusus ruficornis*), так и всем их сообществом. Однако в лабораторных опытах три обычных вида насекомых-филлофагов не обнаруживают предпочтения к дистальным листьям березы; следовательно, их большая поврежденность, наблюдаемая в природе, обусловлена не качеством самих листьев, а их положением на ветке. Насекомые имеют тенденцию питаться на листьях, освещенных солнцем; использование солнечной радиации для повышения температуры тела типично для насекомых Субарктики.

При исследовании повреждений насекомыми разных листьев внутри кроны дерева сравнительно часто обсуждаются категории так называемых «световых» и «теневых» листьев. Под ними понимаются листья в освещенной и затененной частях кроны дерева, чаще всего в периферической и внутренней либо в затененной нижней части кроны и на освещенной вершине дерева.

Разную поврежденность насекомыми световых и теневых листьев можно рассматривать с точки зрения химизма кормового растения. Действительно, показано, что листья, находящиеся в освещенной части кроны, отличаются от теневых по ряду морфологических, анатомических и биохимических параметров. Из них для насекомых-филлофагов наибольшее значение имеют толщина листовой пластинки (Duba, Carpenter, 1978; Claridge, 1986; Hagen, Chabot, 1986) и жесткость листьев (Schultz, 1983; Claridge, 1986; Hagen, Chabot, 1986), содержание углеводов (Claridge, 1986), азота (Claridge, 1986; Moore et al., 1988), Jensen, 1988), защитных фенольных соединений (Schultz, 1983; Claridge, 1986; Larsson et al., 1986) и воды (Duba, Carpenter, 1978; Schultz, 1983; Claridge, 1986; Larsson et al., 1986; Moore et al., 1988). По мере увеличения освещенности листьев содержание воды снижается, тогда как все остальные показатели, напротив, возрастают.

Следует, однако, иметь в виду, что растение является для насекомых не только объектом питания, но и местом обитания, и они могут выбирать как подходящий корм, так и наиболее подходящие им микроклиматические условия. Поскольку микроклиматические факторы влияют одновременно и на самих насекомых, и на листья растений,

разделить прямое и непрямое воздействие микроклимата на насекомых довольно трудно.

Изучая внутрикронную изменчивость поврежденности листьев березы извилистой *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* в Субарктике, мы оценили различия поврежденности листьев на концевой части осевых веток (периферической части кроны) и на базальных участках веток (внутренней части кроны) (Богачева, 1989) и попытались установить причину этих различий.

Работа была выполнена в низовьях Оби, в зоне лесотундры, на Салехардском научно-исследовательском стационаре Института экологии растений и животных УрО РАН в пос. Лабытнанги (66°40′ с. ш., 66°15′ в. д.). Его территория включает участок березового редколесья, который находился под наблюдением с 1977 г. Многие деревья достигают здесь высоты 7—8 м. Более детальное описание растительности опубликовано ранее (Богачева, 1980).

Качественные различия листьев. Определяли только содержание сухого вещества и удельный вес верхушечных и базальных листьев с веток длиной около 40 см, случайным образом выбранных в нижней части кроны березы, на высоте до 2 м. Все исследование выполнено только на листьях брахибластов, поскольку ауксибласты продолжают летом продуцировать молодую листву, отличающуюся от листвы брахибластов по кормовым качествам и нередко предпочитаемую летними филлофагами (Богачева, 1986). Разное соотношение ауксибластов и брахибластов в разных участках осевой ветки могло бы поэтому повлиять на результаты. Так, в 1990 г. в дистальной части ветки (отрезок 10 см) соотношение ауксибластов и брахибластов составляло приблизительно 1 : 1; ближе к стволу, на следующих 10 см,— 1 : 3, далее — 1 : 6 и еще ближе к стволу, на последних 10 см 40-сантиметровой ветки,— 1 : 15. Чтобы избавиться от влияния такого мощного фактора, как разновозрастная листва, мы провели работу только на листьях одного возраста, т. е. взятых с брахибластов.

Исследование выполнено 8 и 9 июля 1988 г. Для определения содержания сухого вещества было взято по одному дистальному и одному базальному листу с ветки 25 деревьев березы. Листья взвешивали с точностью до 1 мг, после высушивания до постоянного веса взвешивали повторно. Для определения удельного веса листовой пластинки из 20 дистальных и 20 базальных листьев были сделаны высечки площадью 0,5 см^2, которые сразу же взвешивали. По результатам был рассчитан сырой вес 1 см^2 листовой пластинки.

Оценка повреждений листьев в природе. Для этой цели с деревьев срезали 40-сантиметровые ветки (по одной с дерева) и на каждой выбранной ветке брали листья с трех брахибластов на верхушке и с трех при основании ветки. Общий объем пробы по годам указан в табл. 1. Изъятую площадь оценивали балльным методом (Богачева, 1979). Одновременно для каждого листа регистрировали типы повреждений (Богачева, 1984).

Эксперименты по пищевому предпочтению были проведены в 1988 г. В кроне березы случайным образом выбирали ветку и брали с нее два листа — дистальный и базальный. С дерева брали всего одну пару листьев; использовали только листья с неповрежденных брахибластов.

В чашку Петри, выстланную увлажненной фильтровальной бумагой, помещали две пары листьев (т. е. листья с двух деревьев). Чтобы различать листья в конце опыта, мы маркировали их маленькими квадратиками (нижние листья) или треугольниками (дистальные листья) лейкопластыря. В трех разных варантах опыта в одну чашку Петри помещали по одной гусенице *Epirrita autumnata* Bkh. (Geometridae), либо по одной особи слоника *Phyllobius maculatus* Tourn., либо по четыре особи *Polydrusus ruficornis* Bonsd. (Curculionidae). Насекомых в садках меняли в случае их гибели или отказа от питания; гусениц *Epirrita* меняли чаще, чтобы избежать возможного влияния индивидуального пищевого предпочтения (которое, однако, в ходе опытов не было выявлено). Всего в опытах было использовано 44 гусеницы *E. autumnata*, 14 жуков *Ph. maculatus* и 50 жуков *P. ruficornis*. По каждому виду опыт ежедневно проводился в 8—12 повторностях; общее число повторностей указано в табл. 3. Корм в садках меняли ежедневно. Площадь листа, потребленную насекомым, измеряли по миллиметровке, и результат выражали как процент потребленной площади базальных листьев от всего потребленного корма, который принимался за 100 %. Таким образом, 50%-ный уровень означал отсутствие пищевого предпочтения к той или другой категории листьев.

Определение содержания сухого вещества показало, что в дистальных листьях его процент выше, чем в базальных (29,90±0,37 против 27,43±0,29 %; $p<0{,}001$). Удельный вес листовой пластинки в дистальных листьях также выше (18,6 против 16,6 мг/см^2, $p<0{,}05$).

Общее изъятие площади среднего листа, взятого с дистального конца ветки, в 1,5—2,5 раза превышало изъятие площади листа при осно-

вании ветки (табл. 1). Изменение поврежденности листьев имело ту же направленность; этот показатель интенсивности питания насекомых оказался столь же информативным, как и изъятие площади листьев, и предпочтителен из-за его простоты.

Таблица 1

Использование дистальных (над чертой) и базальных (под чертой) листьев на ветке березы извилистой комплексом насекомых-филлофагов

Год	Число листьев	Поврежденность, %	Достоверность	Изъятие, %	Достоверность
1983	176/179	65,34/38,55	$p<0{,}001$	3,12/1,55	$p<0{,}001$
1984	144/160	82,64/61,88	$p<0{,}001$	3,84/1,34	$p<0{,}01$
1987	585/652	67,86/53,68	$p<0{,}001$	3,24/1,96	$p<0{,}05$
1989	255/289	38,82/31,84	Недостоверно	1,98/1,11	Недостоверно

Использование поврежденности листьев и изъятия их площади для характеристики интенсивности питания насекомых встречает резонное возражение, что периферическую и центральную часть кроны могут населять разные виды насекомых (может быть, с разной плотностью популяций или с разными размерами тела). Однако принадлежность некоторых типов повреждений точно идентифицирована (Богачева, 1984). Проанализировав повреждения самого распространенного типа, принадлежащие слонику *P. ruficornis*, важному потребителю березовых листьев в окрестностях Лабытнанги, мы обнаружили ту же тенденцию изменения поврежденности и изъятия, что найдена для всего сообщества листогрызущих насекомых (табл. 2).

Виды, использованные в опытах по пищевому предпочтению,— обычные потребители листьев березы на стационаре (Богачева, 1980). Ни один из видов, однако, не обнаружил в опытах избирательного питания дистальными листьями березовой ветки. Напротив, все виды демонстрировали тенденцию выбирать нижние листья ветки, хотя она и не была статистически достоверной. Если же данные по всем видам объединить (корректность такой процедуры можно, правда, оспаривать), то предпочтение к нижним листьям становится достоверным (табл. 3).

Листья с дистального и базального участков березовой ветки нельзя с полным правом рассматривать как настоящие световые и теневые листья, особенно потому, что кроны берез в Субарктике неплотные; тем не менее в периферической части кроны листья находятся в условиях лучшего освещения, чем в центральной. Направленность различий в удельном весе листовой пластинки и содержании сухого вещества между ними та же, что и между настоящими световыми и теневыми листьями (Duba, Carpenter, 1978). Величина различий меньше, чем между настоящими световыми и теневыми листьями (Schultz, 1983), но, во всяком случае, много выше, чем между листьями на южной и

северной стороне кроны дерева, которые иногда (Moore et al., 1988) также рассматриваются как световые и теневые.

Выше уже упоминалось, что световые и теневые листья различаются не только по удельному весу листовой пластинки и содержанию в ней воды, но и по многим другим характеристикам, которые мы не изучали. В данном случае важно, однако, что разные качества свето-

Таблица 2

Использование дистальных (над чертой) и базальных (под чертой) листьев на ветке березы извилистой слониками *P. ruficornis*

Год	Поврежденность, %	Достоверность	Изъятие, %	Достоверность
1983	51,70 / 31,28	$p<0,001$	1,45 / 0,80	$p<0,01$
1984	72,92 / 53,12	$p<0,001$	1,18 / 0,65	$p<0,001$
1987	56,92 / 40,49	$p<0,001$	1,28 / 0,42	$p<0,001$
1989	13,33 / 9,69	Недостоверно	0,42 / 0,13	$p<0,05$

вых и теневых листьев сохраняются и в эксперименте, но не вызывают у насекомых предпочтения к листьям в дистальной части ветки, которое наблюдается у них в природе. Значит, в природе оно обусловлено микроклиматическими факторами, действующими непосредственно на насекомых-филлофагов.

Полученные результаты позволяют нам сделать два важных замечания. Во-первых, о природной поврежденности растений иногда судят на основании лабораторных экспериментов по пищевому предпочтению. Это неправильно, так как в природе поврежденность может определяться не кормовыми качествами листьев, а любым достаточно мощным абиотическим фактором. Во-вторых, поврежденность, наблюдаемую в природе, нельзя напрямую связывать с качеством листьев (включая их химизм) даже в случае, когда такие изменения качества листьев обнаружены. Только одновременная оценка поврежденности растений в природе и лабораторные эксперименты по пищевому предпочтению могут помочь разграничить прямое воздействие экологических факторов на насекомых и их непрямое воздействие через изменение качества корма. Этот прием и раньше использовали для аналогичных целей. Так, для цикадок Typhlocybinae показано (Claridge et al., 1981), что в лабораторных условиях они питаются преимущественно на высечках из световых листьев, на которых чаще встречаются и в природе. В этом случае можно предположить, что предпочтение световых листьев в природе объясняется именно качеством их как кормового ресурса. Напротив, бывает, что в опытах (Maiorana, 1981) филлофаги предпочитают питаться световыми листьями, но в природе больше повреждают теневые; в этом случае питание филлофагов в природе не связано напрямую с кормовыми качествами листьев, а объясняется какими-то другими факторами.

При питании на световых листьях (в периферической части кроны) микроклиматическая среда насекомого по многим параметрам отличается от той, которая окружает его во внутренней части кроны. У насекомого появляется возможность повысить температуру тела за счет солнечной радиации; оно находится в условиях пониженной влажности, но с большей вероятностью может подвергнуться прямому воздействию осадков и сильного ветра. Весь этот комплекс факторов меняется одновременно по мере продвижения из внутренней части кроны во внешнюю, поэтому интересно обсудить, какой из факторов является решающим в условиях Субарктики.

Таблица 3

Предпочтение насекомыми-филлофагами нижних листьев ветки в эксперименте (уровень 50 % — отсутствие предпочтения)

Вид филлофага	Дата эксперимента	*n*	Степень предпочтения, %	Достоверность
Epirrita autumnata	04—11.07	63	57,93	Недостоверно
Polydrusus ruficornis	13—18.07	59	53,00	»
Phyllobius maculatus	14—20.07	54	54,34	»
Все виды	04—20.07	176	55,18	$p<0,05$

Хорошо известно, что солнечная радиация — важный фактор ускорения развития насекомого в суровых климатических условиях, где его существование лимитируется низкими температурами вегетационного сезона (Стрельников, 1940; Downes, 1965). Необходимость долгого обогрева у гусениц *Gynaephora groenlandica*, по-видимому, крайний пример такого рода (Kukal, Dawson, 1989). У этого вида долгие периоды обогрева чередуются с непродолжительными периодами питания, но питаться насекомые стремятся тоже на освещенных листьях. Поэтому они предпочитают населять южную часть кроны дерева (Богачева, 1984; Grossmueller, Lederhouse, 1985), освещенные солнцем деревья (Lincoln, Mooney, 1984; Moore et al., 1988), растения на южных склонах (Строганова, 1981). Мы полагаем, что и высокий уровень потребления на дистальной части ветки березы извилистой (т. е. на периферии кроны) с ее освещенными солнцем листьями — еще одно проявление той же закономерности. Наше предположение подкрепляется литературными данными, согласно которым в умеренной зоне предпочтение насекомыми какого-либо участка осевой ветки, как правило, не выражено (Баранчиков, 1983; Гуров, Петренко, 1986; Nielsen, Ejlerson, 1977). В засушливых регионах, напротив, более интенсивно осваивается внутренняя часть кроны (Bultman, Faeth, 1986), а также растения, находящиеся в тени (Maiorana, 1981).

Питание насекомых на освещенных солнцем листьях, ветках и деревьях в зоне лесотундры, конечно, является только общей тенденцией. Поведение насекомых достаточно гибко; в жаркие периоды суток или вегетационного сезона наблюдался их переход на нижнюю поверхность листа, затененные листья, ветки или даже деревья (например, у крылатых особей тли *Euceraphis punctipennis* Zett.). Поскольку такое поведение наиболее характерно для мелких насекомых, не обладающих плотной кутикулой, основной целью его, вероятно, является избегание потерь влаги.

Институт экологии растений
и животных УрО РАН

Поступила в редакцию
8 июля 1991 г.

ЛИТЕРАТУРА

Баранчиков Ю. Н. Экологическая неоднородность побегов древесных растений и уровень их освоения насекомыми-филлофагами.— В кн.: Роль взаимоотношений растение — насекомое в динамике численности лесных вредителей. Красноярск, 1983, с. 49—72.

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

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

Богачева И. А. Сезонная динамика использования фитомассы лиственных пород Субарктики.— В кн.: Растительноядные животные в биогеоценозах суши. М., 1986, с. 51—54.

Богачева И. А. Поврежденность растений и ее связь с условиями освещенности.— В кн.: Насекомые в биогеоценозах Урала. Свердловск, 1989, с. 7—8.

Гуров А. В., Петренко Н. М. Особенности освоения листового аппарата насекомыми-филлофагами в молодняках сосны и лиственных пород.— Лесоведение, 1986, № 4, с. 15—22.

Стрельников И. Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых.— Зоол. журнал, 1940, **19**, № 3, с. 387—406.

Строганова В. К. Особенности формирования сообществ пилильщиков в горных лесах Алтая.— В кн.: Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск, 1981, с. 99—102.

Bultman T. L., Faeth S. H. Selective oviposition by a leaf miner in response to temporal variation in abscission.— Oecologia, 1986, **69**, N 1, p. 117—120.

Claridge D. W. The distribution of a typhlocybinae leafhopper, *Ribautiana ulmi* (Homoptera: Cicadellidae) on a specimen wych elm tree.— Ecol. Entomol., 1986, **11**, N 1, p. 31—39.

Claridge D. W., Derry N. J., Whittaker J. B. The distribution and feeding of some Typhlocybinae in response to sun and shade.— Acta entomol. fenn., 1981, **38**, N 1, p. 8—12.

Downes J. A. Adaptations of insects in the Arctic.— Ann. Rev. Entomol., 1965, **10**, p. 257—274.

Duba S. E., Carpenter S. B. Effects of shade on the growth, leaf morphology and photosyntetic cápacity of an American sycamore clone.— Castanea, 1978, **45**, p. 219—227.

Grossmueller D. W., Lederhouse R. G. Oviposition site selection: an add to rapid growth and development in the tiger swallowtail butterfly, *Papilio glaucus*.— Oecologia, 1985, **66**, N 1, p. 68—73.

Hagen R. H., Chabot J. F. Leaf anatomy of maples (*Acer*) and host use by Lepidoptera larvae.— Oikos, 1986, **47**, p. 335—345.

Jensen T S. Variability of Norway spruce (*Picea abies* L.) needles: performance of spruce sawflies (*Gilpinia hercyniae* Htg.) — Oecologia, 1988. **77**, p. 313—320.

Kukal O., Dawson T. E. Temperature and food quality influences feeding behavior, assimilation efficiency and growth rate of arctic woolly-bear caterpillar.— Oecologia, 1989, **79**, N 4, p. 526—532.

Larsson S., Wiren A., Lindgren L., Ericsson T. Effects of light and nutrient stress on leaf phenolic chemistry in *Salix dasyclados* and susceptibility to *Galerucella lineola* (Coleoptera).— Oikos, 1986, **47**, p. 205—210.

Lincoln D. E., Mooney H. A. Herbivory on Diplacus aurantiacus shrubs in sun and shade.— Oecologia, 1984, **64**, N 2, p. 173—176.

Maiorana V. C. Herbivory in sun and shade.— Biol. J. Linn. Soc., 1981, **15**, N 2, p. 151—156.

Moore L. W., Myers J. H., Eng R. Western tent caterpillars prefer the sunny side of the tree, but why? — Oikos, 1988, **51**, p. 321—326.

Nielsen B. O., Ejlerson A. The distribution in patterns of herbivory in a beech canopy.— Ecol. Entomol., 1977, **2**, p. 293—299.

Schultz J. C. Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous trees.— In: Variable plants and herbivores in natural and managed systems. New York, 1983, p. 61—90.