Номер 5 **Сентябрь - Октябрь 1996**

ISSN 0367-0597

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЭКОЛОГИЯ

Главный редактор
В.Н. Большаков

МАИК "НАУКА" "Н А У К А"

ЭКОЛОГИЯ, 1996, № 5, с. 361–365

УДК 595.76+574.34+574.4(211.7)

ВОЗДЕЙСТВИЕ ПОВРЕЖДЕННЫХ РАСТЕНИЙ НА СОСТОЯНИЕ ЛИСТОЕДА *Gonioctena pallidus* L. В ХОДЕ ВСПЫШКИ ЕГО ЧИСЛЕННОСТИ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

© 1996 г. И. А. Богачева

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 30.11.95 г.

На фазе пика и последующего спада численности листоеда экспериментально изучено состояние личинок при кормлении их листвой сильно и слабо поврежденных растений. Снижение веса особи (плодовитости), скорости роста, увеличение смертности приводят к уменьшению численности листоеда в природе. Показано также, что наблюдаемые процессы являются следствием изменения не только качества корма, но и самих филлофагов и не обнаруживают зональной специфики.

Большинством исследователей в настоящее время в той или иной форме разделяется трофическая теория динамики численности филлофагов, рассматривающая в качестве первопричины этого явления изменения качества корма. Эта теория, однако, основана главным образом на изучении процессов, происходящих в южной тайге и широколиственных лесах. Интересно было выяснить, как обстоит дело на северной границе лесной зоны, в Субарктике, где, по мнению Э. Хаукиойа и Т. Хакала (Haukioja, Hakala, 1975), резкие подъемы численности филлофагов должны наблюдаться особенно часто, и обнаруживаются ли там какие-то особенности феноменов, имеющих место в южных лесных сообществах.

Кроме хорошо известных вспышек численности пяденицы *Epirrita autumnata* Bkh. в Фенноскандии (Tenow, 1963; Neuvonen, 1988), в литературе нам удалось найти относительно немного примеров проявления этого феномена, касающихся других чешуекрылых (Koponen, 1983), листоедов (Медведев, Чернов, 1969) и пилильщиков (Koponen, 1981). По-видимому, массовые размножения фитофагов могут оставаться незамеченными из-за недостаточной освоенности региона. Возможно также, что практическая значимость массовых размножений филлофагов здесь, в отличие от лесов средней полосы, не очевидна для исследователей и не привлекала их внимания. Но, скорее всего, массовые размножения в данном регионе – явление действительно не частое. Во всяком случае, вспышка численности листоеда *Gonioctena pallidus* L., отмеченная в Нижнем Приобье в 1989–1990 г., была первым массовым размножением филлофага, которое мы имели возможность наблюдать, работая в регионе с 1970 г.

Недостаточно изучены даже зарегистрированные вспышки. Только пяденица *E. autumnata*, циклические колебания численности которой привели к уничтожению березовых лесов в Фенноскандии на громадных территориях, привлекла к себе внимание большой группы финских исследователей; это позволило разработать многие аспекты взаимоотношений филлофага с кормовым растением. Все остальные упоминавшиеся выше публикации касаются, по-видимому, нециклических колебаний численности филлофагов и содержат в лучшем случае лишь очень приблизительные оценки изъятия ими первичной продукции и последствий этого воздействия для кормового растения: обычно констатируется только факт гибели и сильного усыхания растений. Как и за счет каких механизмов происходит спад численности филлофагов, оставалось неизвестным. Поэтому, зарегистрировав вспышку численности листоеда *G. pallidus* L., мы поставили перед собой задачу определить, какие последствия имело для популяции листоедов питание листвой поврежденных ими растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Специальные эксперименты были проведены в 1990 и 1992 гг. на Полярном Урале (ст. Красный Камень, 50 км к с.-з. от г. Лабытнанги), на тех же площадках, которые использовали с 1984 г. для изучения биотопической изменчивости поврежденности ивы (Богачева, 1990). В 1990 г. численность листоеда была наиболее высокой; с 1991 г. она пошла на спад, хотя и в 1992 г. еще оставалась выше обычной (рис. 1).

В экспериментах использовались личинки листоедов, собранные в биотопе 1, где в 1989–1990 гг. листья ивы филиколистной *Salix phylicifolia* уничтожались почти полностью, и в биотопе 4, где поврежденность ивы была довольно низкой

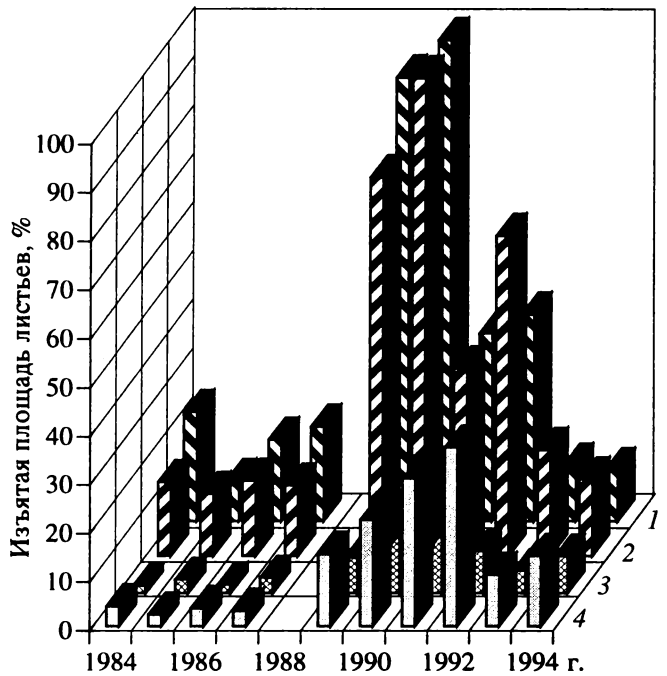

Рис. 1. Ход изменения потребления листьев ивы филиколистной комплексом листогрызущих насекомых перед вспышкой численности листоеда *Gonioctena pallidus* и во время вспышки.

1, *2* – сильно поврежденные, *3*, *4* – слабо поврежденные биотопы.

(см. рис. 1). Биотоп 1 представлял собой участок закустаренного луга на коренном берегу р. Собь; биотоп 4 – участок ивовых зарослей в пойме реки; более подробное описание растительности площадок приводилось ранее (Богачева, 1990).

Каждая собранная партия личинок была случайным образом поделена пополам; половину особей выкармливали листьями растений из биотопа 1, половину – из биотопа 4. Всего, таким образом, было 4 варианта экспериментов, каждый в 10 повторностях (группа из 5 особей, содержавшихся в пластиковом садке). На дно садка клали увлажненную фильтровальную бумагу, а когда личинки достигали последнего возраста – подстилку для окукливания. В качестве корма в садок помещали 4–5 облиствленных побегов ивы, так что корм постоянно был в избытке; его меняли каждый день, одновременно увлажняя подстилку. Корм в каждом из биотопов всегда собирали с нескольких растений, используя всякий раз другие. Личинок в этих опытах взвешивали также ежедневно, фиксировали все изменения в их состоянии, а через 5–7 дней после ухода в подстилку последней личинки мох осторожно разбирали, чтобы взвесить куколок. Второй раз подстилку исследовали по отрождении имаго (середина августа), чтобы проследить судьбу всех особей, содержавшихся в садке. В течение экспериментов садки держали вне помещения, притеняя от прямых солнечных лучей.

В дальнейшем будем именовать четыре варианта экспериментов как ПП, ПН, НП и НН (контроль), где первая буква обозначает происхождение личинок (из биотопа 1, с повреждавшихся ранее растений – П, из биотопа 4, с неповрежденных растений – Н), а вторая – происхождение корма (соответственно листья растений из биотопов 1 и 4). Малая скорость миграций у этого вида (имаго не летают, личинки далеко не расползаются) позволяет нам утверждать, что личинки происходят от особей, питавшихся в прошлые годы на том же самом растении или на соседних. В эксперименте оценивали скорость роста (*RGR*) за период экспериментов, рассчитывая ее по формуле: $RGR = (\ln P_T - \ln P_0)/T$, где P_0 и P_T – начальный и конечный вес личинки за период T (в днях). Определяли также смертность листоедов, а в 1992 г. – и вес особи (по весу куколки). При необходимости сравнения средних использовали t-критерий Стьюдента.

В 1991–1994 гг. работы выполнялись при финансовой поддержке проекта 09.11 ГКНТ "Арктические экосистемы". Выражаем признательность студентке Ижевского университета О.Н. Бабкиной, которая в 1990 г. помогала нам в экспериментах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

В 1990 г. скорость роста личинок была заметно ниже только в варианте ПП (0.119 г на 1 г веса тела в сутки), в трех остальных вариантах она была практически одинаковой (0.172; 0.196 и 0.193 г/(г сут) в вариантах ПН, НП и НН). На рис. 2а это отчетливо видно по наклону кривых, т.е., выкармливание личинок листьями с неповрежденных кустов улучшило их состояние в варианте ПН, но кормление листьями с поврежденных кустов не снизило скорость роста у личинок, собранных на неповрежденных растениях. (Следует помнить, однако, что молодые личинки в варианте НП до экспериментов питались в природе на неповрежденных растениях.) Сходные результаты получены и по смертности листоеда: только вариант ПП, где всего 8.7% личинок дали нормальных имаго, отличался достоверно от варианта НН (48.0%); два других варианта, ПН и НП, дали промежуточные значения выживаемости (37.5 и 28.0%), не отличавшиеся достоверно ни от НН, ни от ПП (рис. 3а). И наконец, хотя вес куколки в 1990 г. не фиксировался, ясно, что вес особи в варианте ПП был наиболее низким (рис. 2а).

Результаты экспериментов, полученных в 1992 г., дают несколько иную картину. При питании листьями, собранными с неповрежденных растений, скорость роста личинок листоеда в вариан-

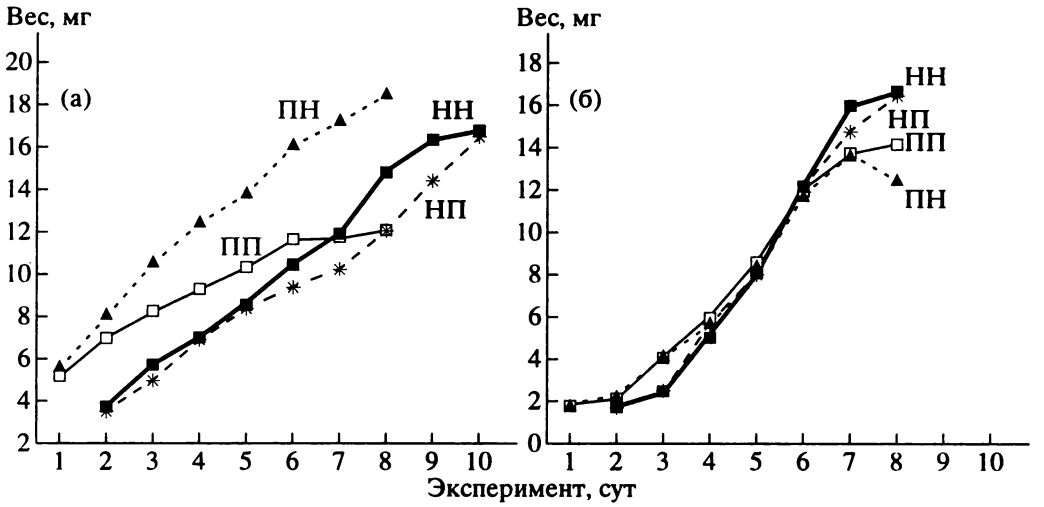

Рис. 2. Рост личинок *G. pallidus* в экспериментах 1990 (а) и 1992 (б) гг. (ПП–НН – варианты экспериментов).

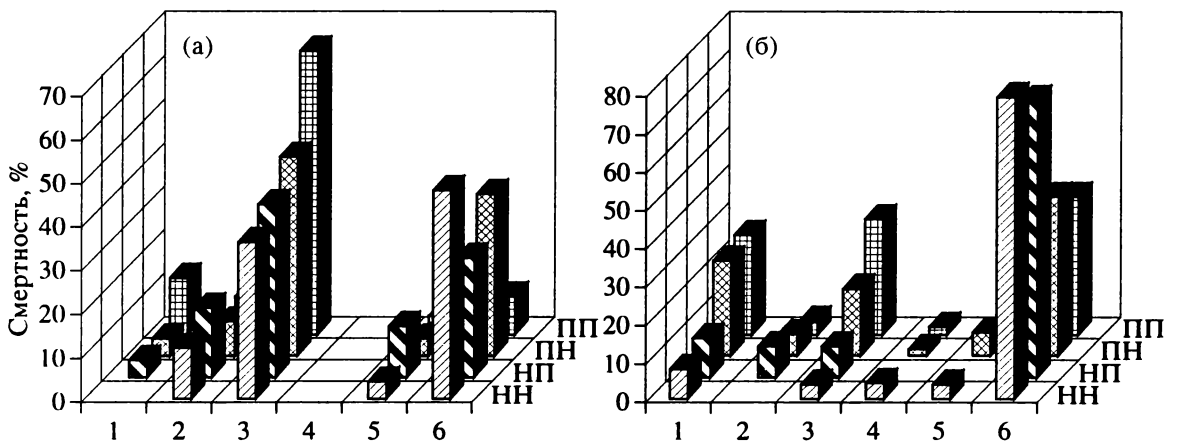

Рис. 3. Смертность особей *G. pallidus* в экспериментах 1990 (а) и 1992 (б) гг. (ПП–НН – варианты экспериментов). *1–5* – особи, погибшие на стадии: *1* – молодых личинок, *2* – личинок последнего возраста, *3* – личинок в подстилке до окукливания, *4* – куколок, *5* – отрождающихся имаго; *6* – нормальные имаго.

те ПН уже не увеличивается и в вариантах ПП и ПН (рис. 2б) теперь была практически одинаковой (0.277 г/(г сут)), отличаясь от вариантов НП и НН (около 0.355 г/(г сут)). Смертность (рис. 3б) также была почти одинаковой в вариантах ПП и ПН (36 и 40% отродившихся нормальных имаго), заметно отличаясь от вариантов НП и НН (68 и 76%). Более того, при сравнении рис. 3а и 3б выясняется, что листоеды погибают теперь на более молодых стадиях, хотя основная их часть – по-прежнему на стадии личинки, готовой к окукливанию, или куколки. Неизвестно, была ли эта гибель вызвана заболеванием или просто физиологическим ослаблением личинок в результате их питания неподходящим кормом. Личинка темнела, становилась вялой, но уходила в подстилку без явных признаков бактериального или вирусного заболевания. Правда, куколка в колыбельке обычно бывала покрыта пушком мицелия, но это могли быть и сапрофитные грибы, поселившиеся на уже погибшей особи.

И по скорости роста, и по смертности видно, что происхождение личинок оказывает большее воздействие на их состояние, чем корм, которым они питаются. Иначе ведет себя третий показатель – вес куколки. Вариант ПП достоверно отличается от ПН (соответственно 13.72 ± 0.43 и 15.16 ± 0.51 мг; $p < 0.05$), а НП – от НН (14.24 ± ± 0.30 и 15.42 ± 0.29; $p < 0.01$). При сравнении личинок разного происхождения, питающихся одинаковым кормом, достоверных различий не найдено, т.е. вне зависимости от происхождения личинки при кормлении ее листьями неповреждавшихся растений она может достичь большего веса.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты экспериментов показывают, что питание листвой поврежденных ранее растений неблагоприятно для филлофага: увеличивается смертность личинок, снижается их вес (а следовательно, плодовитость будущих имаго). Увеличивается продолжительность развития, что в природе повышает для филлофага риск погибнуть от хищников или паразитов. Все это – обычные феномены, многократно показанные ранее при изучении питания филлофагов уцелевшими на деревьях остатками листьев, вторичной листвой или листвой, развившейся на деревьях в год после вспышки (Вержуцкий, 1969; Вержуцкий и др., 1971; Рафес, 1974, 1981; Плешанов, 1981; Haukioja, Niemelä, 1976; Werner, 1979; Niemelä et al., 1980; Baltensweiler, 1984). Как правило, их приписывают увеличению концентрации в листьях вторичных метаболитов, снижению содержания азота и воды; весь этот комплекс изменений происходит одновременно.

Видимо, именно эти воздействия и вызывают резкий спад численности филлофага. На пяденице *Epirrita autumnata* подсчитано, что только за счет снижения веса (а значит, плодовитости) особи и выживаемости гусениц общее число яиц, произведенных генерацией пяденицы в год после вспышки численности, снижается на 70–80%. Если еще учесть и эффект затягивания развития, то реальное снижение плодовитости в природе составляет не менее 90% (Haukioja et al., 1985). К этому добавляются прямое голодание, интерференция и каннибализм, наблюдающиеся у гусениц при высокой плотности популяции (Рафес, 1968, 1974), а также хищники, паразиты и болезни, "добивающие" филлофага на фазе спада численности. Численность филлофага – листоеда – снизилась и в нашем случае (см. рис. 1). Вероятно, наибольшую роль при этом играла непосредственная гибель личинок из-за ухудшения качества корма. Повышение веса личинок при кормлении их неповрежденными листьями в 1992 г. (вариант ПН) заставляет нас предположить, что при постепенном улучшении качества корма – листьев ивы – восстановление уровня численности листоеда начнется с увеличения плодовитости.

Результаты экспериментов показывают, что скорость роста личинок в 1990 г. была более низкой, а их смертность более высокой, чем в 1992 г. Это явление присутствует и в опыте, и в контроле, поэтому связать его с ухудшением качества корма в результате массового размножения листоеда нельзя. По-видимому, оно связано с изменением погодной ситуации: экстремально высокие температуры и необычно малое количество осадков в конце июня–июле 1990 г. не только воздействовали на качество листьев, но и ускорили их развитие, в результате чего показатели увлажненности корма упали к середине июля до значений, соответствующих обычно концу вегетационного сезона. Несомненно, низкое содержание влаги сопровождалось и другими изменениями в химизме листа. Вполне возможно, однако, что в 1990 г. высокие температуры воздействовали на филлофага и непосредственно.

На фоне различий, вызванных иной погодной ситуацией, в 1992 г. отмечены еще изменения, требующие другого объяснения. Относительная роль двух параметров, изменявшихся в наших экспериментах – качества корма, которым выкармливали личинок, и комплекса факторов, который называли "происхождением личинок" (сюда входят питание молодых личинок в природе до эксперимента, питание их родителей в начале текущего сезона и их более отдаленных предков в предыдущие годы), – в 1990 и 1992 гг. была различной. Действительно, смертность личинок в 1990 г. была в среднем на 24.4% ниже на "хорошем корме" (сравнение вариантов ПП с ПН и НП с НН, рис. 3а), чем на листьях поврежденных растений. В то же время "хорошее происхождение" добавляло личинкам только 14.8% к их выживаемости (сравнение вариантов ПП с НП и ПН с НН). В 1992 г. "хороший корм" добавлял всего 6.3% к выживаемости личинок, а "хорошее происхождение" – 36.9% (рис. 3б, те же сравнения). К такому же заключению привел нас и анализ данных по скорости роста: в 1990 г. при "хорошем корме" скорость роста личинок, собранных на поврежденных растениях, увеличивалась, но в 1992 г. такой реакции не наблюдалось. Отсюда можно заключить, что питание на поврежденных растениях изменило к 1992 г. самих насекомых. В этом также нет ничего неожиданного: такие изменения филлофагов на разных фазах динамики численности были уже и предсказаны, и показаны (Рафес, 1968; Haukioja, Hakala, 1975). Каких-либо особенностей, свойственных исключительно Субарктике, в указанных явлениях не обнаружено.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Вержуцкий Б.Н. Питание пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) вторичной хвоей лиственницы и эволюция отношений между растением и вредителем // Изв. Вост.-Сиб. отд. географич. общ-ва СССР. 1969. Т. 66. С. 153–154.

Вержуцкий Б.Н., Докийчук Т.А., Животова М.М. Биохимические изменения в хвое лиственничного подроста, поврежденного пилильщиком *Pristiphora wesmaeli* (Tischb.), и значение этих изменений для хвоегрызущих насекомых // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1971. № 10. Вып. 2. С. 88–93.

Медведев Л.Н., Чернов Ю.И. Новый вид листоеда рода *Chrysomela* (Coleoptera, Chrysomelidae) – важный ком-

понент биоценозов Таймыра // Зоол. журнал. 1969. Т. 48. № 4. С. 532–537.

Плешанов А.С. Эколого-физиологические аспекты устойчивости лиственницы к насекомым-дефолиантам // Роль взаимоотношений растение–насекомое в динамике численности популяций лесных вредителей. Иркутск, 1981. С. 40–41.

Рафес П.М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968. 233 с.

Рафес П.М. Исследование динамики популяций конкурирующих видов листогрызущих вредителей березы // Докл. АН СССР. 1974. Т. 214. № 6. С. 1431–1433.

Рафес П.М. Взаимодействие лесных насекомых, повреждающих листья, с кормовыми деревьями // Итоги науки и техники. Энтомология. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1981. Т. 5. С. 140–202.

Baltensweiler W. The role of environment and reproduction in the population dynamics of the larch bud moth, *Zeiraphera diniana* Gn. (Lepidoptera, Tortricidae) // Adv. Invertebrate Reprod. 3. Amsterdam e. a. 1984. P. 291–302.

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

Haukioja E., Niemelä P. Does birch defence itself actively against herbivores? // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1976. V. 13. P. 44–47.

Haukioja E., Suomela J., Neuvonen S. Long-term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and afficacy on a defoliator // Oecologia. 1985. V. 65. № 3. P. 363–369.

Koponen S. Outbreaks of *Dineura vididorsata* (Hymenoptera) and *Eriocrania* (Lepidoptera) on mountain birch in northernmost Norway // Notulae Entomol. 1981. V. 61. № 1. P. 41–44.

Koponen S. Phytophagous insects of birch folliage 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.

Neuvonen S. Interactions between geometrid and microtine cycles in northern Fennoscandia // Oikos. 1988. V. 51. № 3. P. 393–397.

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 Shefferwille, central Quebec-Labrador peninsula // McGill Sub.-Arct. Res. Rep. 1980. V. 30. P. 52–56.

Tenow O. Leaf-eating insects in the mountain birch at Abisco (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites // Zoologiska Bidrag. Uppsala, 1963. Bd. 35. P. 545–568.

Werner R.A. Influence of host foliage on development, survival, fecundity and oviposition of the spear-marked black moth, *Rheumaptera hastata* (Lepidoptera: Geometridae) // Can. Entomol. 1979. V. 111. № 3. P. 317–322.