Номер 4
ISSN 0367-0597

Июль - Август 1997

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЭКОЛОГИЯ

Главный редактор
В.Н. Большаков

МАИК "НАУКА" **"НАУКА"**

ЭКОЛОГИЯ, 1997, № 4, с. 291–294

УДК 574.3+591.9(211)+595.78

ФАКТОРЫ, ОГРАНИЧИВАЮЩИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ НА СЕВЕР: СЛУЧАЙ С БРЮКВЕННИЦЕЙ И КАПУСТНИЦЕЙ

© 1997 г. И. А. Богачева

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

Поступила в редакцию 17.07.96 г.

В южной Субарктике, в том числе и в лесотундре низовьев Оби, обычна брюквенница *Pieris napi*, но отсутствует капустница *P. brassicae*. Эксперименты показали, что причиной этого не могут быть температуры вегетационного сезона, так как и скорость роста, и продолжительность линьки у капустницы и брюквенницы сходны. Высказывается мнение, что продвижение капустницы на север лимитируется кормовым растением. Хотя крестоцветные, на которых питаются гусеницы капустницы, хорошо представлены во флоре нижнего Приобья, они не образуют здесь куртин, необходимых для капустницы ввиду групповой откладки яиц самками этого вида. Отсутствуют и монокультуры, создаваемые деятельностью человека.

Было высказано мнение, что распространение насекомых-фитофагов на север ограничивают главным образом абиотические факторы (в первую очередь температурный), но не кормовые растения. При этом часто ссылаются на то, что растения обычно идут к северу значительно дальше, чем насекомые, питающиеся ими (Штакельберг, 1944; Downes, 1964; MacLean, Hodkinson, 1980; MacLean, 1983; Danks, 1986). Ситуация с брюквенницей, кажется, подтверждает это мнение.

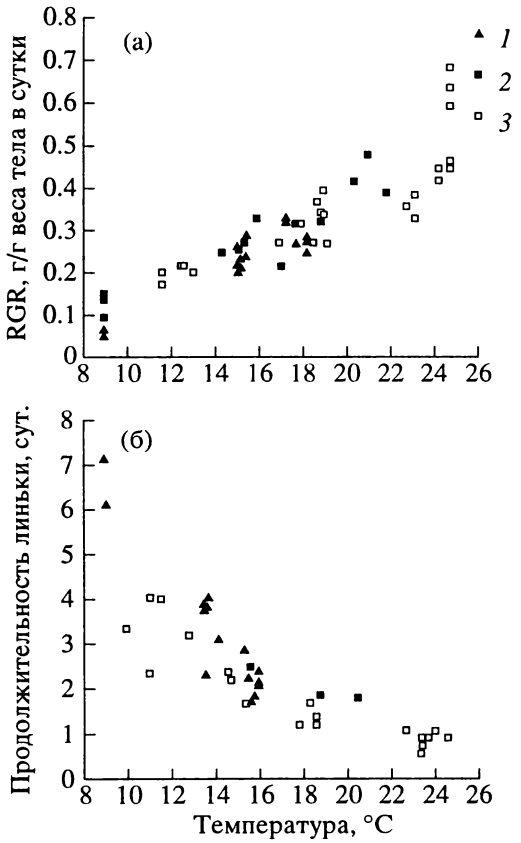
Брюквенница *Pieris napi* L. распространена в умеренных широтах, на север проникает до лесотундры и южной тундры. В низовьях Оби и на Полярном Урале это достаточно обычный вид. Олигофаг на крестоцветных, она, видимо, имеет здесь хорошую кормовую базу, хотя мы находили и воспитывали ее гусениц только на вечернице *Hesperis matronalis*. В 1978 г. нам пришлось наблюдать, что гусеницы брюквенницы, достигшие к августу 4–5 возрастов, практически не питались при низких (около 8°С) температурах, державшихся весь август. Они не смогли достичь стадии куколки, в которой этот вид зимует, и в результате погибли. Во всяком случае, следующие несколько лет бабочки почти совсем не встречались, и вид вновь стал обычным лишь к 1983 г. (Богачева, 1990). Мы не выяснили тогда, что конкретно – снижение скорости роста, чрезмерная длительность линьки или то и другое вместе – создало эту ситуацию, но причины резкого падения численности были в общем ясны: погодный фактор (температура), воздействовавший непосредственно на фитофага. Таким образом, стабильное существование популяций прерывается в критические годы уже в нижнем Приобье, хотя крестоцветные растения встречаются много севернее.

Капустница *Pieris brassicae* L. по биологическим особенностям и спектру питания близка к брюквеннице. Зарегистрировано ее присутствие и даже вредоносность на широте около 63° (Коршунов, 1966; Седых, 1974); дальше Северного Урала она, однако, не заходит. Нам было интересно узнать причину этого. Хотя капустница – заметно более крупный вид, чем брюквенница (конечный вес гусениц около 600 мг против 180–190 мг у брюквенницы), размеры не представляются решающим различием, так как в низовьях Оби успевает завершить развитие в течение одного летнего сезона даже такой крупный вид, как бражник *Celerio galii* (вес гусениц до 5 г).

Чтобы узнать, в чем заключаются адаптации брюквенницы к существованию в южной Субарктике и почему там не может существовать капустница, в 1995 г. мы оценили скорость роста и время линьки обоих видов в южной тайге, где они обычны (Коршунов, Горбунов, 1995) и часто встречаются одновременно в одних и тех же биотопах на одних видах растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В начале сентября 1995 г. в разных биотопах г. Екатеринбурга (парки, газоны, пустоши) были собраны гусеницы капустницы и брюквенницы. Капустница найдена только на гулявнике Лезеля *Sisymbrium loeselii*, брюквенница – также на свербиге восточной *Bunias orientalis*, вяжечке гладкой *Turritis glabra* и ярутке полевой *Thlaspi arvense*. В экспериментах гусениц обоих видов содержали



Скорость развития (а) и продолжительность линьки (б) гусениц в экспериментах: *1* – *Pieris brassicae*, южная тайга; *2* – *P. napi*, южная тайга; *3* – *P. napi*, лесотундра.

на гулявнике, а капустниц – также на жерушнике лесном *Rorippa sylvestris*, ярутке и белокочанной капусте. Пробовали кормить их и другими крестоцветными, доступными в это время: пекинской капустой, листьями цветной капусты, редиса, а из дикорастущих – желтушником левкойным *Erysimum cheirantoides* и пастушьей сумкой *Capsella bursa-pastoris*; отказались они (как, впрочем, и брюквенница) только от последнего вида.

В экспериментах использовали стандартную методику. Личинок содержали по две в чашках Петри, выстланных увлажненной фильтровальной бумагой. Ежедневно в одно и то же время личинок взвешивали на торзионных весах с точностью до 1 мг. Корм личинкам предлагали в избытке и меняли ежедневно. Фиксировали все изменения в состоянии и поведении личинок. Значительная часть личинок, взятых для экспериментов, оказалась паразитированной, что выяснилось в конце экспериментов; эти повторности были забракованы.

Чтобы создать разные температурные условия, садки держали в холодильнике и в лабораторном помещении; в последнем температура испытывала небольшие суточные колебания (2–3°С). Запись температуры вели круглосуточно с помощью термографа. Все данные о температурах в ходе наших экспериментов представляют собой среднюю температуру исследуемого периода (линька или рост).

Относительную скорость роста (Relative Growth Rate, *RGR*) определяли по формуле: $RGR = (\ln P_T - \ln P_0)/T$, где P_0 и P_T – начальный и конечный вес личинки за время T (в сутках). Скорость роста приводится за последний личиночный возраст, с его начала до достижения личинкой максимального веса. Время линьки определено методом расчета, при котором линьку рассматривали как перерыв в росте личинки (Ayres, MacLean, 1987). С этим исследованием, выполненным в южной тайге (56° с.ш.), сравнили результаты опытов, проведенных в 1991 г. в северной лесотундре (66° с.ш., низовья Оби, г. Лабытнанги) на местной популяции брюквенницы. Материалы опубликованы ранее (Bogacheva, 1993; Богачева, 1995).

Большинство кормовых растений изучаемых видов были определены ботаниками ИЭРиЖ УрО РАН, в первую очередь Е.А. Шуровой; мы выражаем им искреннюю признательность. Сбор материала по брюквеннице в 1991 г. осуществлялся при финансовой поддержке проекта 09.11 ГКНТ "Арктические экосистемы".

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из материалов по скорости роста (см. рисунок, а) гусеницы субарктической популяции брюквенницы не отличаются более быстрым ростом, чем их собратья из южнотаежной популяции. Этот вывод следует делать с некоторой осторожностью, поскольку гусениц двух разных популяций выкармливали разными растениями; правда, содержание сухого вещества в гулявнике и вечернице было практически одинаковым – около 23%. Сходные данные по скорости роста получены и для капустницы на всех предложенных ей в опыте кормовых растениях, хотя в области низких температур она, видимо, несколько отстает в росте.

Почти то же можно сказать и о скорости линьки. Если у гусениц субарктической популяции брюквенницы линька и в самом деле несколько менее продолжительна (см. рисунок, б), чем у южнотаежных особей, то уверенному выводу мешает скудность материалов по екатеринбургской популяции. Данные по капустнице снова близки к брюквеннице, хотя в области низких температур время линьки у нее более растянуто.

В литературе часто упоминается о том, что у арктических насекомых существуют физиологические сдвиги, направленные на снижение порогов и оптимумов активности. Но к такому заключению исследователи приходят, как правило, на

усредненных данных для некоторого набора видов, разного для разных зон; остается сомнение, могут ли такие сдвиги быть адаптациями у северных популяций широкораспространенных видов, проникающих в Субарктику. В ряде случаев при исследовании скорости роста особей одних и тех же видов из разных климатических зон различий не найдено (Ritland, Scriber, 1985; Gilbert, 1988; Haukioja et al., 1990); данные касаются соответственно парусника *Papilio glaucus*, репницы *Pieris rapae* и пяденицы *Epirrita autumnata*. Мы (Богачева, 1995) показали то же самое на крапивнице *Aglais urticae*. У этого вида не обнаружены и изменения скорости линьки. Заметных сдвигов в сторону ускорения развития гусениц мы не отмечаем и у брюквенницы. Не меняя существенно скорости роста и продолжительности линьки, она продвигается к северу, сокращая число генераций, пока на Приобском Севере сохранение даже одной генерации в сезон не оказывается невозможным в некоторые годы.

Полученные результаты не дают удовлетворительного ответа на основной вопрос: почему же на Приобском Севере нет капустницы? Правда, в области низких температур развитие гусениц капустницы (причем обе его составляющие – и рост, и линька) происходит несколько медленнее, чем брюквенницы, а необходимость набирать заметно больший вес к концу развития заставляет предположить, что развитие капустницы требует больше времени. Так, в окрестностях Октябрьского она дает только одно поколение, тогда как брюквенница по крайней мере пытается дать второе, судя по лёту бабочек во 2–3-й декадах августа (Коршунов, 1966). Кроме того, лёт капустницы в начале сезона проходит несколько позднее, чем брюквенницы (Коршунов, 1966), что оставляет меньше времени для развития гусениц. Но фатальной невозможности развиваться при низких температурах мы у этого вида не обнаружили. Наоборот, группа гусениц была выращена в холодильнике при температуре 8–9°С с начала второго возраста до времени окукливания; для некоторых чешуекрылых и листоедов, использованных нами в экспериментах, это оказалось невозможным из-за сильного затягивания линьки и большой гибели личинок. Более того, в природе гусеницы капустницы явно используют обогрев на солнце, что должно ускорять рост гусениц. Обогреву способствует и окраска гусениц капустницы, более темная, чем у брюквенницы.

Конечно, затягивание развития при низких температурах – не единственный механизм воздействия температуры на капустницу. Но, во-первых, именно этот механизм был обнаружен у брюквенницы, а потому предполагался и у капустницы. Во-вторых, другие биологические особенности, которые могут быть причиной неуспеха капустницы на Приобском Севере (например, открытая зимовка куколок), являются общими для этого вида с брюквенницей. И главное, при всем этом капустница, как и многие другие виды, могла бы устанавливать на Приобском Севере временные поселения, которые после неудачного вегетационного сезона или слишком холодной зимы исчезали бы, снова и снова восстанавливаясь за счет миграций. Восстановление произошло бы тем легче, что капустница считается хорошим мигрантом (Henriksen, Kreutzer, 1982). Она, однако, вовсе не отмечалась в районе Лабытнанги–Полярного Урала, несмотря на хорошую изученность здесь фауны булавоусых чешуекрылых благодаря работе сотрудников Института экологии растений и животных УрО РАН в течение последних 25 лет. Обсуждая причины этого, нам придется обратиться к другим факторам.

Самое большое различие в биологии брюквенницы и капустницы, на наш взгляд, состоит в том, что у второго вида яйца откладываются группами – по некоторым данным, до 300 яиц. Если даже ориентироваться на нижний предел размера кладки (20–30 яиц), то и тогда выкормиться до последнего возраста гусеницы могут лишь на достаточно большом массиве растений. В связи с этим бабочек при откладке яиц не привлекают одиночные растения, даже довольно крупные, а лишь куртины или "монокультуры", которые человек предоставляет им как в виде сорняков на пахотных и рудеральных землях, так и в виде сельскохозяйственных культур на полях и в огородах. Такое же мнение высказывали и другие исследователи (Kellner, Shapiro, 1983; Davies, Gilbert, 1985), работавшие с капустницей, а также с белянками, откладывающими яйца одиночно. Сами мы в начале сентября 1995 г. находили кладки капустницы лишь на крупных растениях гулявника, растущих к тому же куртинами; прочие дикорастущие растения, охотно поедаемые гусеницами, но некрупные и (или) растущие поодиночке, кладок не содержали.

Теперь посмотрим на Нижнее Приобье с этой точки зрения. Культурные крестоцветные до последних лет не выращивались здесь не только на полях, но даже на огородах. Рудеральные крестоцветные растения, осваивающие в средних широтах нарушенные земли, на Приобском Севере не являются фоновыми в этом типе растительности, хотя *Sisymbrium* и *Erysimum* изредка встречаются вдоль дорог и вокруг свалок, особенно на возвышенных, хорошо прогреваемых местах. Как сорняки в огородах и около домов, в Лабытнанги в последнее время появляются единичные *Rorippa* и мелкие куртинки низкорослой пастушьей сумки. Некоторые крестоцветные, особенно *Cardamine* spp., а местами и *Hesperis matronalis*, довольно обычны в луговых биотопах, но растут они здесь, как правило, рассеянно. *Cardamine macrophylla* на Полярном Урале местами обилен в

лесу, где растет в условиях значительного затенения, но на северной границе ареала лесные биотопы не заселяются капустницей, что специально отметил Ю.П. Коршунов (1966). На Полярном Урале куртинами растут *Draba* spp. и *Parrya* sp., но уже на значительных высотах и в таких биотопах, которые капустницей, видимо, заселяться также не могут. Таким образом, несмотря на наличие в низовьях Оби кормовых растений капустницы, она не смогла заселить эти места именно по причинам, связанным с кормовыми растениями.

Вернемся теперь к общему взгляду на преграды для распространения фитофагов на Север. История появления на Приобском Севере крапивницы показывает, что по крайней мере у монофагов препятствием для проникновения фитофага на Север может быть отсутствие там его кормового растения. В 70-х годах здесь еще не было крапивы; появившись в 80-х, она постепенно заняла благоприятные участки (в первую очередь на почвах, обогащенных органикой), где и разрослись куртины, характерные для этого вида. Тогда стало возможным существование здесь крапивницы, которая в начале 90-х гг. даже достигала в отдельные годы высокой численности, и ни скорость роста, ни продолжительность линьки не лимитировала ее в этих высоких широтах (Богачева, 1995). При потеплении последних лет на Север проникли и закрепились здесь многие растения средней полосы, с которыми, вероятно, сюда распространится и часть их монофагов.

Случай с капустницей менее очевиден: растения, которыми могли бы питаться гусеницы капустницы, на Приобском Севере есть, но капустницы нет. Мы тем не менее считаем, что и этот случай связан с кормовым растением. Возможно, кормовые растения представляют препятствие для фитофагов при их проникновении на Север чаще, чем это принято считать, оказываясь неподходящими для их питания по особенностям произрастания, фенологии, по кормовым качествам и т.д. При появлении скученно произрастающих крестоцветных растений в подходящих для капустницы биотопах она со временем вполне может появляться в нижнем Приобье; наиболее перспективными местами заселения представляются огороды в поселках и куртины крестоцветных вдоль железной дороги на Полярном Урале, возникающие в самые последние годы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Богачева И.А. Особенности адаптивных стратегий листогрызущих насекомых Субарктики // Зоол. журн. 1995. Т. 74. № 8. С. 83–93.

Коршунов Ю.П. Материалы по булавоусым чешуекрылым средней тайги Западной Сибири // Фауна и экология насекомых Сибири. Новосибирск: Наука, 1966. С. 178–183.

Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. Дневные бабочки Азиатской части России. Екатеринбург: Изд-во УрГУ, 1995. 202 с.

Седых К.Ф. Животный мир Коми АССР. Сыктывкар, Коми кн. изд-во, 1974. 191 с.

Штакельберг А.А. Фауна двукрылых восточного сектора арктической Сибири и ее происхождение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1944. № 5. С. 260–270.

Ayres M.P., MacLean S.F. Molt as a component of insect development: *Galerucella sagittariae* (Chrysomelidae) and *Epirrita autumnata* (Geometridae) // Oikos. 1987. V. 48. № 3. P. 273–279.

Bogacheva I.A. Molt in lepidopterans and tenthredinids and their life strategies in the Arctic // Russian Entomological Journal. 1993. V. 2. № 5–6. P. 105–112.

Danks H.V. Insect-plant interactions in arctic regions // Revue d'Entomologie du Ouebec. 1986.V. 31. P. 52–75.

Davies C.R., Gilbert N. A comparative study of the egg-laying behavior and larval development of *Pieris rapae* L. and *P. brassicae* L. on the same host plants // Oecologia. 1985. V. 67. № 2. P. 278–281.

Downes I.A. Arctic insects and their environment // Can. Entomol. 1964. V. 96.P. 266–276.

Gilbert N. Control of fecundity in Pieris rapae.V. Comparison between populations // J. Anim. Ecol. 1988. V. 57. № 2. P. 395–410.

Haukioja E., Ruohomäki K., Senn J., Suomela J., Walls M. Consequences of herbivory in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*): importance of the functional organization of the tree // Oecologia. 1990. V. 82. № 2. P. 238–241.

Henriksen H.J., Kreutzer I.B. The butterflies of Scandinavia in nature. Denmark, Odense: Scandinavian Bogforlag, 1982. 215 p.

Kellner C.V., Shapiro A.M. Ecological interactions of *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera: Pieridae) and native Pierini in Chile // Stud. Neotrop. Fauna and Environ. 1983. V. 18. № 1. P. 53–64.

MacLean S.F. Life cycles and the distribution of psyllids (Homoptera) in arctic and subarctic Alaska // Oikos. 1983. V. 40. P. 445–451.

MacLean S.F., Hodkinson I.D. The distribution of psyllids (Homoptera: Psylloidea) in arctic and subarctic Alaska // Arct. and Alpine Res. 1980. V. 12. № 3. P. 369–376.

Ritland D.B., Scriber J.M. Larval developmental rates of three putative subspecies of tiger swallowtail butterflies, *Papilio glaucus*, and their hybrids in relation to temperature // Oecologia. 1985. V. 65. № 2. P. 185–193.