ISSN 0367-0597

Номер 5 Сентябрь - Октябрь 1999

ЭКОЛОГИЯ

Главный редактор
В.Н. Большаков

http://www.maik.rssi.ru

"НАУКА"
МАИК "НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА"

ЭКОЛОГИЯ, 1999, № 5, с. 369–372

УДК 574.2+591.9(211)+595.785

РАЗЛИЧИЯ В ЭНЕРГЕТИКЕ И ПОВЕДЕНИИ ДВУХ БЛИЗКИХ ВИДОВ ГРЫЗУЩИХ ФИЛЛОФАГОВ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ИХ АРЕАЛА

© 1999 г. И. А. Богачева

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

Поступила в редакцию 04.08.98 г.

Два широко распространенных вида пядениц на северной границе их ареала экологически сходны во многих отношениях. Тем не менее суточная ритмика их питания различается, так же как и связанная с нею температурная зависимость скорости роста гусениц. Причиной наблюдаемых различий является фенология питания гусениц в центре их ареала. Обсуждается адаптивность их поведения в южной Субарктике.

Круглосуточное питание – одна из основных адаптаций насекомых в южной Субарктике, регионе с суровыми температурными условиями (Чернышев, 1984; Богачева, 1995, 1998; Knapp, Casey, 1986). Оно присуще и грызущим филлофагам, среди которых у большинства чешуекрылых и листоедов ярко выражено поддержание температуры тела в пределах оптимальных, обыкновенно довольно высоких значений, основным элементом которого является обогрев тела за счет солнечной радиации (Богачева, 1998). Вместе с круглосуточным питанием (прерываемым вынужденно при низких ночных температурах) поддержание температуры тела обеспечивает высокую скорость роста личинок грызущих филлофагов. В то же время в лесотундре, на северном пределе распространения многих широко распространенных филлофагов, еще встречаются отдельные виды с ночной ритмикой пищевой деятельности, обычной у многих групп в более южных широтах (Чернов, Руденская, 1975; Чернышев, 1984; Heinrich, 1979; Knapp, Casey, 1986). Возникает вопрос, почему в порядке адаптации к низким среднесуточным температурам они не сменили здесь свою пищевую активность на дневную (или круглосуточную).

Обнаружив такой вид – пяденицу ночную смородинную *Eulithis prunata* L. – в низовьях Оби, мы изучили суточную ритмику ее активности, а также температурную зависимость скорости роста гусениц. Для сравнения те же показатели рассмотрены у пяденицы *Epirrita autumnata* Bkh., во многих отношениях близкой к ночной смородинной пяденице, но имеющей круглосуточный ритм питания. Полученные данные позволили нам не только обсудить взаимосвязь этих двух показателей, но и найти первопричины наблюдаемых зависимостей.

МЕТОДИКА

Все работы по *E. prunata* проведены в лесотундре низовьев Оби на Экологическом научно-исследовательском стационаре УрО РАН в г. Лабытнанги в 1997 г. (низовья Оби, лесотундра). Наблюдения за суточной активностью *E. autumnata* проводились нами там же в 1982 г., а температурная зависимость скорости развития гусениц субарктической популяции (стационар Кево, финская Лапландия, лесотундра) изучена другими авторами (Ayres, MacLean, 1987).

В лабораторных экспериментах по определению скорости роста гусениц *E. prunata* использовали стандартную методику, применявшуюся и ранее (Богачева, 1995, 1998). Гусениц, собранных в природе в предпоследнем возрасте, содержали поодиночке в чашках Петри, выстланных влажной фильтровальной бумагой. Ежедневно в одно и то же время гусениц взвешивали на торсионных весах с точностью до 1 мг. Корм гусеницам предлагали в избытке и меняли ежедневно, собирая для этого листья со многих растений. Фиксировали все изменения в состоянии и поведении гусениц. Удельную скорость роста определяли по формуле $RGR = (\ln P_T - \ln P_0)/T$, где P_0 и P_T – начальный и конечный вес гусеницы за время T в днях (Ayres, MacLean, 1987); ее вычисляли для последнего личиночного возраста, с его начала до достижения гусеницей максимального веса. Эксперименты проводили при температурах, меняющихся как в течение суток, так и по дням. Чтобы создать контрастные температурные условия, садки держали в лаборатории и вне помещения, притеняя во избежание обогрева на солнце; запись температуры вели круглосуточно с помощью термографа. Все данные о температуре для этого вида представляют собой среднюю темпе-

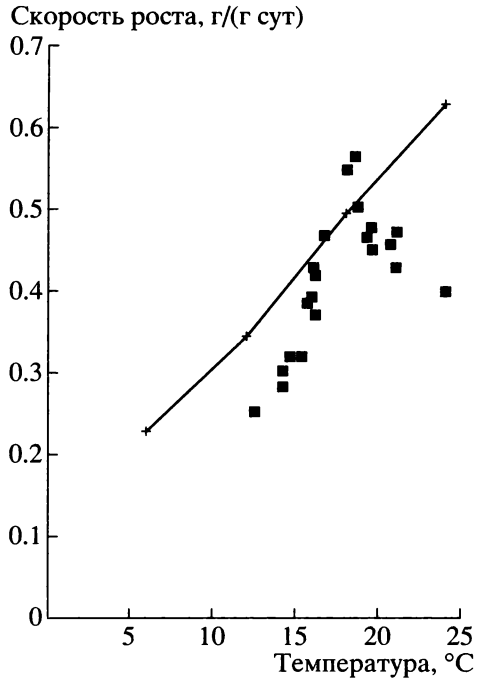

Рис. 1. Температурная зависимость скорости роста гусениц последнего возраста *E. autumnata* (Ayres, MacLean, 1987, сплошная линия) и *E. prunata*.

ратуру за период роста. Эксперименты на гусеницах *E. autumnata* проводили при постоянной температуре (Ayres, MacLean, 1987).

В экспериментах гусениц *E. prunata* выкармливали на смородине щетинистой *Ribes hispidulum*, а *E. autumnata* – на березе извилистой *Betula pubescens* ssp. *tortyosa*, их обычных кормовых растениях.

Для изучения суточной активности гусениц их находили на растениях в природе. Место, на котором сидела гусеница, метили кусочком лейкопластыря, перенося этикетку при каждом перемещении. При необходимости (несколько гусениц рядом) метили и гусеницу, используя для этого капельку корректирующей жидкости типа "Штрих", не беспокоящую ее. Повторные наблюдения производили в течение суток каждый час, регистрируя местонахождение гусеницы и тип активности (питание, передвижение, покой, линька). Фиксировали также погодные факторы и условия освещения (прямой свет, рассеянный свет, тень), в которых находилась гусеница в момент наблюдения. Под наблюдением одновременно были 20–30 гусениц. Примерно такую же методику применяли для исследований суточной активности и другие авторы (Casey, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Два вида пядениц, как уже указывалось, весьма сходны экологически. Оба – широко распространенные виды, находящиеся в южной Субарктике на северной границе своего ареала. Гусеницы обоих видов зимуют в стадии яйца и питаются весной растущим листом древесных растений, хотя *Epirrita autumnata* начинает питание уже при раскрывании почек и по фенологии питания гусениц может быть названа ранневесенним видом, тогда как *Eulithis prunata* – скорее весенне-летним: в средней полосе Европы гусеницы *Epirrita* питаются в апреле–начале мая, тогда как *Eulithis* – в мае–июне (Koch, 1961). Оба вида – полифаги, т.е. питаются растениями, относящимися к разным семействам, хотя *Epirrita* – полифаг более широкий; среди ее кормовых растений, кроме многих лиственных пород, значится и хвойное – лиственница (Koch, 1961). Гусеницы обоих видов криптически окрашены. Наконец, и по размеру виды очень близки – максимальный вес гусеницы около 150 мг. Несмотря на это, как температурная зависимость роста, так и суточная активность видов совершенно различны.

Судя по данным экспериментов (Ayres, MacLean, 1987), проводившихся в диапазоне температур от 6 до 24°, *Epirrita* может питаться и при более низких температурах (рис. 1). Мы подтвердили это прямыми наблюдениями в полевых условиях, где наблюдали питание гусениц при температурах 3–5° полярной "ночью" – при круглосуточном освещении, но в нижней части кроны, где гусеницы, находившиеся в тени, не могли повысить температуру тела за счет солнечной радиации (рис. 2а). Для *Eulithis* расчетная критическая температура роста составила около 9°. При полевых наблюдениях июля 1997 г. температура не опускалась ниже 11.5°, и питание гусениц при этой температуре было отмечено (рис. 2б), но часть особей в садках прервала питание в промежутке с 4 до 8 ч утра, тогда как при более высоких ночных температурах таких перерывов не было. Видимо, эта температура в самом деле близка к нижней критической.

Температурная зависимость роста у *Epirrita* была почти линейной вплоть до температуры 24°. Угнетение питания (и соответственно снижение роста) мы отмечали в садках только при температурах, близких к 30°. В природе в период развития *Epirrita* не только в низовьях Оби, но и в южной тайге такая температура даже в середине дня бывает крайне редко; типичны гораздо более низкие температуры, чему и соответствует низкий температурный порог роста. Поведение обогрева позволяет гусеницам повысить температуру тела. Особенно характерен обогрев в утренние часы, когда гусеница, не питаясь, неподвижно сидит вдоль средней жилки листа перпендикулярно к падающим на ее тело солнечным лучам либо "стоит" на ауксибласте возле конечного листа на верхушке молодого деревца. Такое поведение характерно для этого и многих других видов с близкими сроками питания и в умеренных широтах.

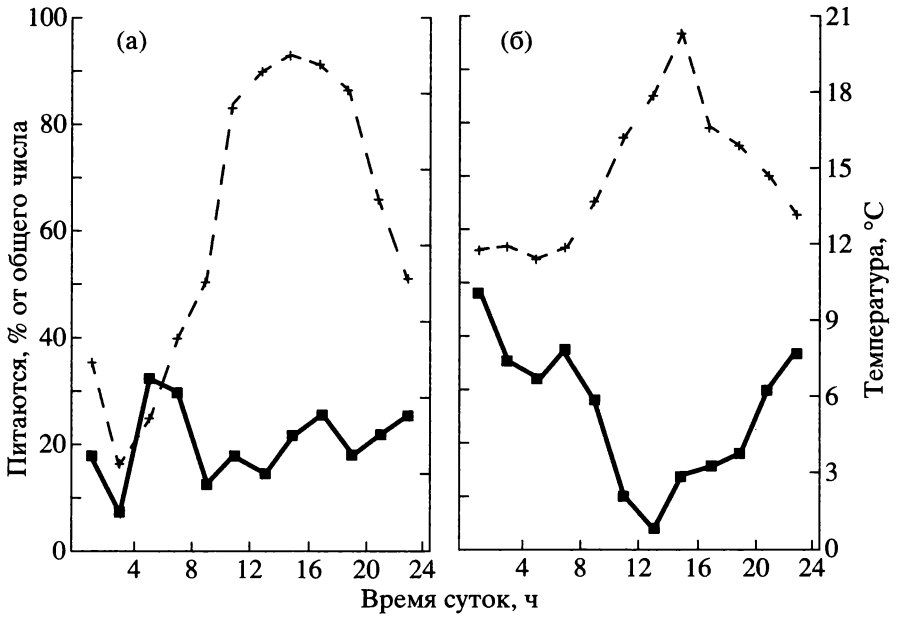

Рис. 2. Суточная динамика пищевой активности *E. autumnata* (а) и *E. prunata* (б). Штриховой линией обозначена температура в день наблюдений.

У гусениц *Eulithis* оптимальная температура достаточно низкая, около 18° (рис. 1), и поведение обогрева не наблюдается. Напротив, оказавшись на солнечном свету, гусеница стремится уйти в глубину куста, постоянно находясь в тени. Более того, в дневное время значительная часть гусениц уходит с кормовых растений, держась в затененных местах в приземной части травостоя. Несомненно, что в Субарктике у вида тоже сохраняется суточная ритмика активности, свойственная этому виду в умеренной зоне, о чем говорит само название рода *Eulithis* Hb. (*Lygris* Hb.) – пяденица ночная (Лампert, 1913).

Несомненно, что различия в температурной зависимости роста гусениц обоих видов связаны со свойственными им суточными ритмами активности. У гусениц *Epirrita* питание круглосуточное, с максимумом в утренние часы, после вынужденного понижения в холодное ночное время. У *Eulithis* пик пищевой активности приходится на ночные часы; в самое теплое время дня питающихся гусениц практически нет (рис. 2). Различия в энергетике близких видов, связанных с суточными ритмами их активности, уже рассматривались (Knapp, Casey, 1986; Casey, Knapp, 1987). Правда, конкретная форма температурной зависимости скорости роста у видов, рассмотренных этими авторами, была иной: питающийся ночью непарный шелкопряд имел приблизительно одинаковую скорость роста и метаболические траты в широком диапазоне температур, тогда как живущий в паутинных гнездах и интенсивно использующий солнечный обогрев *Malacosoma americanum* проявлял тесную связь этого показателя с температурой.

Объяснение различий в температурной зависимости скорости роста у двух видов пядениц различиями в суточных ритмах их пищевой активности, конечно, только переносит этот вопрос на новый уровень: что явилось причиной возникновения различий в суточных ритмах? Ночной образ жизни более характерен для видов, страдающих от хищников, криптическая окраска которых дополняется неподвижностью в дневное время (Heinrich, 1979); в нашем случае, однако, оба вида находятся в одинаковом положении. Видимо, причиной является разница в фенологии питания гусениц этих видов в средней полосе Европы – центре их ареала. *Epirrita* питается в самом начале сезона, в апреле–мае (Koch, 1961), когда и в лесной зоне возможен возврат холодов, а ночные заморозки вполне обычны. В таких условиях *Epirrita* приобрела способность питаться и расти при низких температурах, используя питание в дневное время (а возможно, и круглые сутки) и обогрев на солнце. Возможность обеспечить быстрый рост гусениц за короткий период, пока лист не кончил расти, особенно важна для этого ранневесеннего вида. Гусеницы *Eulithis* питаются в конце мая–июне, при значительно более высоких температурах, которые и ночью остаются обычно выше нижних пороговых, однако обычно не превышают 20°. В связи с этим гусеницы этого вида, с их ночной активностью питания, имеют довольно низкий температурный оптимум питания. Питающуюся гусеницу легко обнаружить на кормовом растении по движению листь-

ев; возможно, что перенос питания на ночное время снижает риск хищничества. Для дневного пребывания непитающаяся гусеница выбирает укромные места, часто вне кормового растения.

В южной Субарктике фенологические сроки развития гусениц заметно сближаются, хотя и здесь *Eulithis* развивается на одну-две недели позже. Вся стратегия питания гусениц *Epirrita*, сложившаяся в средней полосе, является адаптивной и в этих условиях, представляя прекрасный пример преадаптации к условиям Севера (Ланцов, Чернов, 1987). Ночное же питание *Eulithis* является неадаптивным в условиях Субарктики, где низкие ночные температуры вполне обычны, так как затягивает развитие гусениц. Оно неадаптивно еще и потому, что быстрые изменения качества листьев приводят к питанию личинок кормом пониженного качества и также замедляют рост. Тем не менее смены активности питания на дневную или круглосуточную не произошло. Консервативность такого достаточно лабильного параметра, как поведение, тем более удивительна, что обычный диапазон дневных температур первой половины июля в приобской лесотундре примерно соответствовал бы оптимальным для роста гусениц. Может быть, такие адаптации возникли бы при дальнейшем продвижении этого вида на Север, но оно все равно невозможно из-за отсутствия там кормового растения вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Богачева И.А. Температурные зависимости скорости развития у листогрызущих насекомых южной Субарктики // Зоол. журнал. 1998. Т. 77. № 6. С. 662–668.

Лампертт К. Атлас бабочек и гусениц Европы и отчасти Русско-Азиатских владений. С.-Петербург: Издание А.Ф. Девриена, 1913. 486 с.

Ланцов В.И., Чернов Ю.И. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука, 1987. 176 с.

Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Комплекс беспозвоночных-обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 6. С. 884–894.

Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1984. 216 с.

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.

Casey T.M. Activity patterns, body temperatures and thermal ecology in two desert caterpillars (Lepidoptera: Sphingidae) // Ecology. 1976. V. 57. P. 485–497.

Casey T.M., Knapp R. Caterpillar thermal adaptation: behavioral differences reflect metabolic thermal sensitivities // Comp. Biochem. Physiol. 1987. V. 86A. № 4. P. 679–682.

Heinrich B. Foraging strategies of caterpillars. Leaf damage and possible predator avoidance strategies // Oecologia. 1979. V. 42. № 3. P. 325–337.

Knapp R., Casey T.M. Thermal ecology, behavior, and growth of gypsy moth and eastern tent caterpillars // Ecology. 1986. V. 67. № 3. P. 598–608.

Koch M. Wir bestimmen Schmetterlinge. Bd. 4. Spanner. Neumann Verlag, Radebeul und Berlin. 1961. 263 S.