ISSN 0044-5134

◆ РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК ◆

Зоологический журнал

том 74
вып. 8

«НАУКА»
МОСКВА 1995

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1995, том 74, вып. 8

УДК 597.7 : 591.531.1 : 574.4(211.7)

© 1995 г. И. А. БОГАЧЕВА

ОСОБЕННОСТИ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ СУБАРКТИКИ

Изучали скорость роста и продолжительность периода линьки ряда обычных видов листогрызущих насекомых, заходящих в Субарктику. Показано, что быстрый рост многих видов обеспечивается их питанием на молодой листве древесных растений или на двудольных травянистых растениях; у пилильщиков этому способствует очень короткая линька. Такие виды, особенно мелкие, успешно существуют в Субарктике, имея 1-летнюю генерацию. Указанные особенности, ускоряющие развитие особи, являются преадаптацией к условиям Субарктики. Они дополняются поведенческими адаптациями, позволяющими личинке использовать солнечную радиацию для повышения температуры тела, а на севере — также физиологическими адаптациями.

Обеднение фауны растительноядных насекомых в высокоширотных регионах было отмечено достаточно давно, но его причины занимают исследователей и в настоящее время (Danks, 1986; Чернов, 1989). Основное препятствие для насекомых при их продвижении на север представляет короткий вегетационный сезон с низкими среднесуточными температурами. Успеет ли насекомое к осени пройти развитие до той стадии, в которой оно может зимовать? Этот вопрос имеет прямое отношение как к возможности существования вида в высоких широтах, так и к конкретным механизмам его адаптаций.

Быстрое развитие чрезвычайно благоприятное для насекомых севера, традиционно отождествлялось с быстрым ростом, которому и был посвящан ряд работ. Известно, что скорость роста в очень большой степени зависит от качества корма. У фитофагов на нее влияют кормовая ценность используемого субстрата (листья, древесина, генеративные органы растений и т. д.) и экология питания (сосущие фитофаги, минеры, галлообразователи и т. д.). Менее известно, однако, что даже в такой однородной по экологии питания группе, как открытоживущие грызущие филлофаги, скорость роста из-за качества корма также сильно различается (Scriber, Slansky, 1981; Slansky, Scriber, 1982). В Субарктике, как и в лесной зоне, кормовая ценность растений неодинакова, и химизм листьев в течение сезона претерпевает изменения. Своеобразие зоны определяется в данном случае флористическим составом и краткостью вегетационного периода, делающей сезонные изменения качества листьев очень быстрыми (Avres, MacLean, 1987). Поэтому в Субарктике можно выделить тех же весенних, летних и осенних филлофагов, что и в лесной зоне, хотя эти группы более сближены и менее отчетливы (Богачева, 1990).

В настоящей статье, используя свои и литературные данные, касающиеся скорости развития (включая линьку) и стадии, в которых насекомое переживает зимний период, мы обсуждаем сезонные стратегии филлофагов Субарктики. Показаны различия этих стратегий у разных систематических групп филлофагов в зависимости от экологии питания и других биологических особенностей и их разная адаптивная ценность в условиях Севера. При этом мы будем опираться

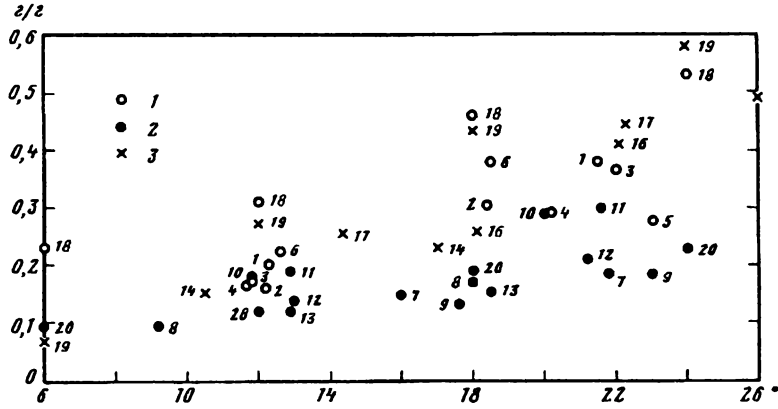

Рис. 1. Скорость роста (г/г веса тела в сутки — по оси ординат) листогрызущих насекомых Субарктики при разных температурах (по оси абсцисс): *1* — чешуекрылые, *2* — пилильщики, *3* — листоеды. Соответствие цифр видам приведено в методике

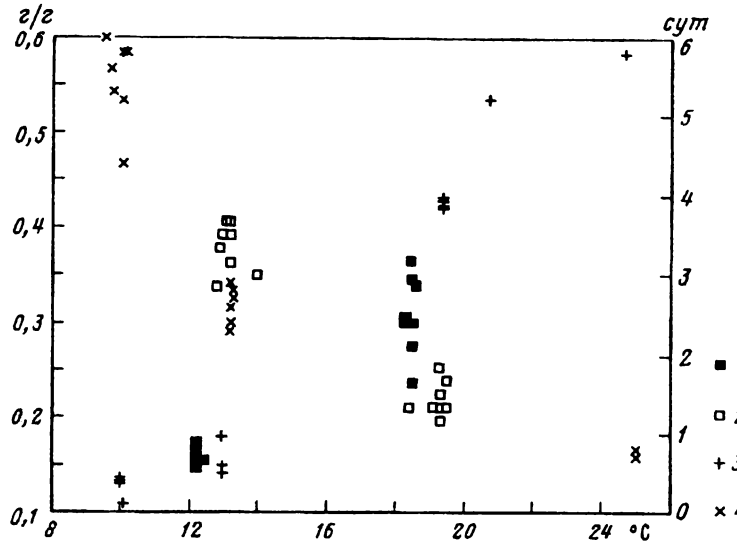

Рис. 2. Скорость роста (г/г веса тела в сутки — по левой оси ординат) и продолжительность линьки гусениц крапивницы (сутки — по правой оси ординат), собранных в лесотундре и южной тайге, при разной температуре (по оси абсцисс): *1* — скорость роста особей северной популяции; *2* — продолжительность линьки особей северной популяции; *3, 4* — то же для южной популяции соответственно. Каждая точка соответствует одной личинке

на представление о двух принципиально разных путях адаптации насекомых к условиям севера (Чернов, 1974, 1978, 1984; Ланцов, Чернов, 1987; Чернов и др., 1993).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 1978—1981 гг. у ряда видов листогрызущих насекомых (в основном чешуекрылых и пилильщиков) изучали скорость роста и потребления корма, а также эффективность питания. Исследование было проведено в северной лесотундре (66° с. ш., низовьях Оби и Полярный Урал) и в южной тайге (56° с. ш., Средний Урал, Свердловск). Данные, касающиеся насекомых северных регионов, были опубликованы ранее (Богачева, 1982, 1985; Богачева, Кулакова, 1985); материалы, полученные в южной тайге, не публиковались.

В 1991—1992 гг. в тех же районах мы проводили эксперименты с целью определения скорости роста личинок и времени их линьки. Эти материалы частично также опубликованы (Bogacheva, 1993). В экспериментах были использованы открытоживущие филлофаги, в достаточном количестве присутствующие в природе в этот период, поэтому набор видов в этом смысле можно считать случайным.

В обсуждении использованы все полученные данные, а на рис. 1 и 2 — только данные по северным видам; по чешуекрылым: 1) брюквенница *Pieris napi* L. (Pieridae) на гесперисе *Hesperis matronalis*; 2) крапивница *Agalis urticae* L. (Nymphalidae) на крапиве *Urtica dioica*; 3) подмаренниковый бражник *Celerio galii* Rott. (Sphingidae) на иван-чае *Chamaenerium angustifolium*; 4) серпокрылка *Drepana lacertinaria* L. (Drepanidae) на березе извилистой *Betula pubescens* ssp. *torutuosa*; 5) пяденица *Lygris prunata* L. на смородине шершавой *Ribes hispidulum*; 6) пяденица *Epirrita autumnata* Bkh. на березе извилистой; по пилильщикам: 7) *Pamphilius sp.* (Pamphiliidae) на березе извилистой; 8) *Croesus sp.* (Tenthredinidae) на березе извилистой; 9) *Amauronematus harpicola* Zhel.; 10) *Amauronematus* sp. и 11) *Pteronmidea polaris* Holm. на иве шерстисто-побеговой *Salix dasyolados*; 12) *Nematus ribesicola* Lqv. на черной смородине *Ribes nigrum*; 13) *Loderus eversmanni* Kby. на хвоще *Equisetum arvense*; по листоедам; 14) *Gonioctena pallida* L. на иве мохнатой *S. lanata*; 15) *Gonioctena linnaeanus* Schrnk. и 16) *Phratora polaris* Schneid. на иве шерстистопобегой; 17) *Gastrophysa viridula* Deg. на конском щавеле *Rumex confertus*. Под соответствующими номерами эти виды значатся на рис. 1 и 2. Кроме того, в рисунки введены литературные данные: *18* — по пяденице *E. autumnata* на березе извилистой, *19* — листоеду *Galerucella sagittariae* на морошке *Rubus chamaenorus* (Ayres, MacLean, 1978a) и *20* — по пилильщику *Dineura viridiдorsata* на березе извилистой (Matsuki, MacLean, 1990).

В экспериментах использовали стандартную методику. Личинок содержали поодиночке в чашках Петри, выстланных увлажненной фильтровальной бумагой. Ежедневно в одно и то же время личинок взвешивали на торсионных весах с точностью до 1 мг. Корм личинкам предлагали в избытке и меняли ежедневно. Фиксировали все изменения в поведении и состоянии личинок[1]. Относительную скорость роста (relative growth rate, *RGR*) определяли по формуле (Ayres, MacLean, 1987a): $RGR = (\ln P_T - \ln P_o)/T$, где P_o и P_T — начальный и конечный вес личинки за время T (в днях). Скорость роста на рис. 1 приводится за последний личиночный возраст — с его начала до достижения личинкой максимального веса. Методика расчета времени линьки подробно описана ранее (Bogacheva, 1993).

Эксперименты проводили при переменных температурах, меняющихся как в течение суток, так и по дням. Чтобы создать разные температурные условия, садки держали в лаборатории и вне помещения; запись температуры вели круглосуточно с помощью термографа. Все данные о температуре, упоминаемые в статье, представляют собой среднюю температуру исследуемого периода (линька или рост).

Скорость роста и развития

Скорость роста обычных в Субарктике видов насекомых-филлофагов довольно высока. Слански и Скрайбер (Slansky, Scriber, 1982) на большом материале по грызущим филлофагам показали, что относительная скорость роста личинок колеблется от 0,01 до 1,50 г/г веса тела в сутки, со средним значением для древесных филлофагов около 0,17 г/г в сутки.

---

[1] Процедура опытов в действительности была более сложна (Богачева, 1982, 1985) и включала определение количества съеденного корма и экскрементов, но эти данные в настоящей работе не используются.

Скорость роста филлофагов разных систематических и экологических групп

Почти все фитофаги, использованные нами в опыте, среди которых большинство — дендрофаги, при благоприятной температуре могут достигать более высокой скорости роста (рис. 1), чем приведенные выше, причем иногда указанный средний уровень превышается в 2 раза и более.

Чтобы понять причину этого, вспомним, что скорость роста зависит от величины коэффициента использования съеденной пищи на рост и от скорости питания (Scriber, Feeny, 1979; Scriber, Slansky, 1981; Slansky, Scriber, 1982). Коэффициент определяется в основном качеством корма, положительно коррелируя с содержанием в нем азота и воды (Scriber, Slansky, 1981), но мало меняясь при изменении температуры (Богачева, 1982). Наиболее ценны в кормовом отношении двудольные травянистые растения и молодые растущие листья древесных растений. Скорость питания, напротив, заметно увеличивается при повышении температуры, но отчасти может регулироваться и самой личинкой, которая, увеличивая скорость потребления корма, несколько компенсирует его низкое качество.

Ранее нами (Богачева, 1985; Богачева, Кулакова, 1985) было показано, что высокая скорость роста северных видов весенне-летней группы и гербофагов достигается в основном за счет высокого показателя использования съеденной пищи на рост, в 2—3 раза превышающего уровень 13%, указанный Слански и Скрайбером (1982) как средний для дендрофагов. Наоборот, быстрый рост летних и летне-осенних видов обусловлен в основном более высокой скоростью потребления корма, тогда как показатель использования съеденной пищи на рост у них близок к среднему уровню. Данные таблицы показывают, однако, что компенсировать низкое качество корма полностью таким способом невозможно, и скорость роста летних и летне-осенних видов оказывается значительно более низкой, чем весенних; она стремительно падает у древесных филлофагов сразу после окончания роста листьев, которыми они питаются (Ayres, MacLean, 1987). Гораздо ниже скорости развития также у видов, питающихся на растениях с низкой питательной ценностью (*Loderus eversmanni* на хвоще, рис. 1, вид *13*).

На основании данных, представленных на рис. 1, можно заключить, что у чешуекрылых и листоедов в целом более высокая скорость роста, чем у пилильщиков. Это действительно так. Причина, однако, не в том, что пилильщики не могут «работать» столь же эффективно, как и первые две группы насекомых. (Например, при одновременном выкармливании в июне в Свердловске листьями крыжовника пяденица *Itame wauaria* L. и пилильщик *Pteronidea ribesii* Scop. продемонстрировали совершенно одинаковую скорость роста.) Причина получения подобных данных в наших опытах в том, что в них не участвовали пилильщики, развивающиеся на двудольных травянистых растениях. Таких видов на Приобском Севере мало. Что касается ранневесенних видов, развивающихся на древесных растениях, то из-за сезонных особенностей биологии (см. ниже) эта группа среди пилильщиков просто отсутствует. Самые ранние из 11 видов березовых пилильщиков, с которыми работали в Субарктике другие авторы (Hanhimaki, 1989), характеризовались довольно высокой скоростью роста (до 0,325 г/г веса тела в день); как и у других филлофагов, у пилильщиков она снижается от весенних к летне-осенним видам.

Скорость роста как адаптация к условиям существования в Субарктике. Интенсивный рост преимагинальных фаз — одна из основных черт активного пути адаптаций насекомых к условиям Севера (Чернов, 1978). Анализируя возможность его осуществления, напомним еще раз, от чего зависит скорость роста.

Высокий коэффициент использования съеденной пищи на рост зависит в основном от качества корма. Адаптируясь к условиям севера, филлофаги могли бы менять кормовое растение либо (при полифагии) оставаться только на растении, поддерживающем наиболее высокую скорость роста. Такие факты действительно

Скорость роста северных филлофагов с разной экологией питания при 20°

Виды, питающиеся на:	Число видов	$x \pm SE$	lim
Травянистых двудольных	5	0,37 ± 0,03	0,32—0,48
Древесных, весенние	4	0,34 ± 0,05	0,22—0,45
Древесных, летние	6	0,24 ± 0,03	0,16—0,33
Древесных, летне-осенние	3	0,23 ± 0,03	0,19—0,29

наблюдаются. Но существуют также и причины, поддерживающие противоположные тенденции. Поэтому в Арктике насекомые-филлофаги в основном избирают те кормовые растения, которые известны для них в более южных широтах (Danics, 1986; Чернов и др., 1993).

Изменение скорости потребления корма предоставляет насекомым значительные возможности для адаптации в Субарктике. Во-первых, насекомые могут использовать для питания большее время в течение суток. Если многие виды умеренных лесов и тропиков, избегая хищников, питаются только ночью (Heinrich, 1979) либо значительную часть времени проводят в укрытиях (Casey et al., 1988), не питаясь, в Субарктике они, если позволяют ночные температуры, питаются круглосуточно. Однако у видов, питающихся растущей листвой деревьев и травянистыми растениями, скорость питания близка к предельной не только в Субарктике (Ayres, MacLean, 1987), но и в других зонах (Scriber, Slansky, 1981; Aide, Londoño, 1989). Поэтому данные, полученные нами для филлофагов Субарктики, не выходят за пределы известных для других широт (Scriber, Slansky, 1981; Slansky, Scriber, 1982) — как в отношении интенсивности питания, так и скорости роста. Поэтому быстрый рост видов, питающихся на весенней листве древесных растений и многих травах, следует считать преадаптацией к условиям Субарктики: он обеспечивается как высоким качеством корма, так и высокой интенсивностью питания, адаптированной к непродолжительному существованию кормового ресурса.

Интенсивность питания, как сказано выше, в значительной степени зависит от температуры. Особенности поведения имаго и личинок в Субарктике направлены на то, чтобы растущие насекомые находились в условиях повышенных температур. К этим особенностям относится выбор благоприятных биотопов (например, прогреваемые южные склоны) и микробиотопов (южная сторона торфяных бугров в тундре), отдельных растений и участков на растении. Набор приемов, которые использует личинка для увеличения температуры тела за счет солнечной радиации, удивительно сходен от пустынь (Casey, 1976) до арктических тундр (Kevan et al., 1992): утром, после ночного похолодания, личинка до питания греется на освещенном участке растения, ориентируя тело перпендикулярно солнечным лучам. Освещенные и прогреваемые места используются личинкой также для линьки и окукливания. Эти адаптации, возникающие впервые в зонах, далеких от лесотундры, как приспособления к временным (например, ночным) похолоданиям, становятся особенно полезными в условиях Крайнего Севера. Они дают насекомым значительный выигрыш во времени развития. Показано, например, что терморегуляционное поведение личинок листоеда *Entomoscelis americana* эквивалентно увеличению суточной температуры на 5—6° С на всем протяжении их развития (Lamb, Gerber, 1985). Превышение температуры тела темноокрашенного и опушенного насекомого над температурой воздуха может составлять 15—30° С (Willmer, Unwin, 1981).

Как адаптации к условиям севера у насекомых возникают и физиологические сдвиги, направленные на снижение порогов и оптимумов активности. Та же скорость роста, что и у обитателей умеренной и тропической зон, достигается у северных насекомых при более низких температурах. У чешуекрылых умеренной зоны температурным порогом развития считают 10—12° С (Scriber, Lederhouse, 1983). Многие

северные филлофаги питаются, хотя и слабо, уже при 3—5°, а при 12—15° С интенсивность питания, как и скорость роста, достаточно высока (рис. 1).

Максимальное использование солнечной радиации для повышения температуры тела и изменение температур активности в сторону их снижения — в этом, по-видимому, заключаются все адаптации, касающиеся скорости роста у северных фитофагов (Danks, 1986). Более того, большинство широко распространенных видов, заходящих на юг Субарктики, довольствуются, по-видимому, только поведенческими адаптациями. Так, сравнивая гусениц крапивницы, собранных на Полярном Урале, с особями из южнотаежной зоны Урала, где этот вид имеет две генерации, мы не обнаружили никаких сдвигов по скорости роста при температурах, заданных в экспериментах (рис. 2). Гусеницы северной популяции не питаются при 7—8° и начинают устойчиво питаться только при 10—12° С, как и их более южные собратья. Правда, эти данные пока следует рассматривать как предварительные; очень желательно изучение и других широко распространенных видов.

Общая продолжительность развития. Периоды роста при развитии личинки прерываются периодами линек. Совершенно неожиданным оказалось, что за период развития на линьку, расходуется столько же (или немногим меньше) времени, чем на рост, а при низких температурах расход времени на нее может даже заметно превышать затраты на рост [как, например, у пяденицы *E. autumnata* и листоеда *G. sagittariae* (Ayres, MacLean, 1987a)]. Нам удалось показать, что пилильщикам свойственна значительно более короткая линька, относительно мало зависящая от температуры (Bogacheva, 1993). Это представляется полезной преадаптацией к условиям севера: у видов умеренной зоны, по нашим данным, линька такая же короткая, как у северных. Если у чешуекрылых в целом линька довольно продолжительна, то у листоедов длительность ее весьма различна, хотя таких непродолжительных линек, как у пилильщиков, у листоедов мы не наблюдали.

Очевидно, что короткая линька и быстрый рост благоприятны для насекомых Субарктики, но сокращается ли время линьки при продвижении насекомых на север, установить пока не удалось. Во всяком случае, у крапивницы такого сокращения, как и ускорения роста, мы не отмечали (рис. 2).

Приспособлениями к условиям Субарктики являются существенное упрощение и даже полное отсутствие отдельных элементов цикла развития, также направленные на сокращение его общей продолжительности. У листоедов к специфическим приспособлениям для ускорения развития в регионах с низкими температурами (север, горы) принадлежат яйцеживорождение и живорождение, причем некоторые виды отличаются большой гибкостью в отношении способа размножения: так, *Gonioctena sibirica* в Приморье — нормально яйцекладущий вид, в Прибайкалье он становится яйцеживородящим, а при обитании в гольцах переходит к настоящему живорождению (Дубешко, Медведев, 1989). У листоедов может отсутствовать не только осеннее (Богачева, Дубешко, 1975), но и весеннее (Lamb, Gerber, 1985) дополнительное питание.

Наконец, благополучному завершению развития насекомого в течение одного сезона способствуют малые размеры особей. Здесь не идет речь о настоящей миниатюризации, т. е. об уменьшении размеров особей по сравнению с более южными популяциями, но мелкие виды имеют здесь несомненные преимущества перед крупными. Скрайбер и Слански (Scriber, Slansky, 1981) считают, что быстрый рост и мелкие размеры тела — это общая стратегия, позволяющая, в частности, завершить рост в течение короткого сезона.

Сезонные стратегии у видов разных систематических групп

Обсуждая этот вопрос, мы попытаемся совместить данные по скорости развития с тем, что известно о зимовочной стадии насекомых. У пилильщиков по сути дела существует единственная сезонная стратегия, так как зимуют они (за

редкими исключениями) на стадии предкуколки или куколки. Значит, личиночное развитие должно завершиться к концу сезона. Необходимость пройти весной стадию куколки, имаго и яйца приводит к тому, что личинка не успевает воспользоваться листвой, наиболее ценной в кормовом отношении, и имеет довольно низкую скорость роста. Высокую скорость могли бы иметь виды, связанные с двудольными травянистыми растениями, но таких среди пилильщиков относительно мало, а среди обитателей высоких широт практически нет. Большое значение для ускорения развития пилильщиков имеет, по-видимому, короткая линька, занимающая всего 5—10% общего времени развития (Bogacheva, 1993). Важно и то, что это в большинстве своем мелкие насекомые, поэтому к концу сезона им в любом случае удается достичь дефинитивного веса.

Листоеды зимуют, как правило, в стадии имаго или личинки. Зимовка в стадии яйца редка и для высоких широт не характерна (Дубешко, Медведев, 1989). На стадии куколки листоеды не зимуют.

В Арктике у листоедов преобладают две стратегии: 1-летняя генерация с зимующими имаго, характерная для *Chrysomela* и *Gonioctena*, и многолетняя генерация с зимующей личинкой, свойственная *Chrysolina* (Медведев, Чернов, 1969; Чернов, 1974, 1978; Чернов и др., 1993). Вопрос о зимовочной стадии у листоедов определяется тем, успеют ли особи до конца сезона пройти не только стадию личинки, но и куколки. Весенние виды и виды-гербофаги с высокой скоростью роста быстро проходят стадию личинки и непродолжительную стадию куколки. У таких видов зимуют имаго. Подробнее эта стратегия рассмотрена в разделе, посвященном чешуекрылым. Впрочем, мелкие летние виды тоже могут успеть завершить до конца сезона и развитие личинки, и прохождение стадии куколки, и зимовать также на стадии имаго (например, *Phratora polaris* L.). Скорость роста личинок этого вида, кстати, удивительно высока для летнего филлофага (рис. 1).

Иногда вид в менее суровых условиях, при большей продолжительности вегетационного сезона, может зимовать на стадии имаго, в более же суровых — на стадии личинки старшего возраста (Долгин, 1978), сезонная стратегия при этом в общем вполне аналогична таковой пилильщиков.

Прохождение биологического цикла заметно ускоряется у листоедов с помощью яйцеживорождения и живорождения, характерных для подсемейства Chrysomelinae (Дубешко, Медведев, 1989). Именно представители этого подсемейства составляют основу арктической и высокогорной фауны листоедов.

Что касается арктических *Chrysolina*, то мы (Богачева, Ольшванг, устное сообщение) высказали предположение, что зимовка на стадии личинки возникла как приспособление к короткому сезону вегетации в степных районах Азии, где сложился этот род (Чернов и др., 1993). Многие травянистые растения, снабженные специфическими защитными веществами, не дают фитофагам возможности быстрого развития, несмотря на высокое содержание в их тканях воды и азота (Scriber, Slansky, 1981). Именно так может обстоять дело у листоедов, развивающихся на *Tanacetum*, *Artemisia* и других сложноцветных, содержащих эфирные масла. Зимовка на стадии личинки, продолжающей питание следующей весной, оказалась полезной при продвижении видов на север, где они перешли к многолетнему развитию с неоднократной зимовкой на стадии личинки.

Наиболее сложна сезонная стратегия у чешуекрылых. Разные представители этого отряда зимуют на разных стадиях и к южной границе Субарктики подходят с полным набором сезонных стратегий. Но уже в южной Субарктике сказывается неадаптивность некоторых из них.

Питание молодой листвой древесных растений, богатой азотом, дает личинкам возможность быстрого роста. Чем быстрее происходит развертывание листьев, тем богаче они азотом и тем более ценный корм собой представляют, но и падение ценности такого корма после прекращения роста листа происходит стремительно, особенно при высоких температурах (Aide, Londoño, 1989). Так, лист березы извилистой (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*) на Субарктическом стационаре Кево при средних температурных условиях достигает конечного веса примерно за 2 недели.

Гусеницы пяденицы *Epirrita autumnata* при выкармливании растущим листом удваивают свой вес при 18° С всего за 1,2 дня. Однако при питании листьями, собранными всего через 3 дня по окончании роста, гусеницы удваивают вес за 11,2 дня (Ayres, MacLean, 1987). Хотя фитофаги обычно не успевают развиться за время роста листьев и часть времени питаются ухудшенным кормом, питание молодой листвой дает такие преимущества в скорости роста, что этот ресурс повсюду — от тропиков до Арктики — осваивается интенсивнее, чем зрелая листва.

В процессе адаптации к питанию растущими листьями сформировались строго моновольтинные виды с ранневесенней фенологией развития личиночной фазы (Кожанчиков, 1949; Warrington, 1985). Эта стратегия оказалась очень выгодной в условиях Субарктики: развитие гусениц начинается рано, скорость роста высока в основном за счет высокого коэффициента использования съеденной пищи на рост, да и возможность встретить благоприятный для развития теплый период у таких видов выше. Раннее начало развития требует, чтобы насекомое зимовало в стадии, возможно более близкой к личинке — в стадии яйца или хотя бы имаго, а весной достигалась бы максимально высокая синхронизация между началом роста листьев и отрождением личинок. Имаго выходят в конце лета, по завершении довольно продолжительной стадии куколки.

Чем позже начинают питаться гусеницы видов-дендрофагов, тем меньше у них скорость роста и время, оставшееся до конца сезона. Если гусеницы мелких видов еще успевают завершить развитие и достичь зимовочной стадии к концу сезона, то для крупных видов стратегия 1-летней генерации неадаптивна уже в южной Субарктике. Хотя гербофаги развиваются быстрее дендрофагов, мы наблюдали случаи практически полной гибели местных популяций и дендрофагов, и гербофагов. Так, во вполне благоприятном по погодным условиям 1984 г. (средняя температура июля 15,5° С, августа 11,6° С) на стационаре в Лабытнанги была довольно большая численность гусениц траурницы *Nymphalis antiopae* L. Они окуклились в конце августа, но не успели пройти стадию куколки (зимует имаго) и погибли в течение зимы. В холодном 1978 г. до зимовочной стадии (куколки) не успели развиться гусеницы *Pieris napi* L., так как при низких августовских температурах (8,5° С) у них были чрезвычайно замедлены и рост и линька (Богачева, 1990). Поэтому для крупных чешуекрылых уже в южной Субарктике адаптивна только одна стратегия — зимовка в стадии личинки и продолжение развития на следующий год; в противном случае вид переходит на прерывистое существование, восстанавливаясь после гибели за счет мигрантов, и не проникает дальше на Север. При возможности многократной зимовки гусениц даже крупные чешуекрылые идут на север вплоть до арктических тундр. Волнянка *Gynaephora groenlandica*, развитие которой продолжается до 14 лет (Kukal, Dawson, 1989), по-видимому, представляет крайний пример такой стратегии.

Мелкие летние виды, развивающиеся довольно медленно, но тем не менее завершающие личиночное развитие в течение сезона, представляют третью стратегию, вариации в которую вносит зимовочная стадия. Хотя у чешуекрылых возможна зимовка на любой из стадий, выгоднее приблизить ее к окончанию питания личинки; в этом случае зимовка происходит в стадии гусеницы старшего возраста (или лучше защищенной куколки), и стратегия становится вполне аналогичной таковой у пилильщиков и листоедов. Однако у чешуекрылых высоких широт эта стратегия остается на втором плане; в южной Субарктике более успешна стратегия 1-летней генерации при ранневесенней фенологии питания личинки и зимовке на стадии имаго или яйца, а настоящие арктические виды чешуекрылых имеют многолетнюю генерацию, с зимовкой на стадии личинки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При освоении Субарктики, в особенности южной, многие виды филлофагов, будучи преадаптированными к быстрому росту, имеют возможность завершить развитие в течение одного сезона. Его обеспечивает питание растущей листвой

деревьев и кустарников. Такие филлофаги растут быстро не только в Субарктике, но и в умеренной зоне и в тропиках. Стратегия 1-летней генерации с ранневесенней фенологией питания личинки и зимовкой в стадии имаго (чешуекрылые, листоеды) или яйца (чешуекрылые) оказалась особенно полезной в Субарктике как дающая дополнительные преимущества. Питание листвой травянистых двудольных растений также обеспечивает насекомым быстрый рост и является успешным в условиях Субарктики, хотя оно и менее выгодно, так как не позволяет использовать начало сезона.

Филлофаги, питающиеся зрелой листвой деревьев и кустарников, как правило, имеют более низкую скорость роста, но многие виды успевают завершить личиночное развитие в течение вегетационного сезона. В этом случае более адаптивна зимовка на стадии личинки, завершившей питание (чешуекрылые), предкуколки (пилильщики) или куколки (чешуекрылые). Такая схема является вторым вариантом стратегии 1-летнего развития. Конечно, между этими вариантами существуют переходные формы. Так, некоторым летним видам филлофагов (листоед *Phratora polaris*) свойственна все-таки зимовка на стадии имаго.

Используя эти стратегии, филлофаги, в особенности мелкие виды, могли бы существовать в южной Субарктике и без каких-либо дополнительных адаптаций — продолжительность вегетационного сезона для этого достаточна. Пилильщикам чрезвычайно полезна короткая линька, свойственная этой группе и в средних широтах. Однако филлофаги используют и поведенческие адаптации, направленные на обогрев тела за счет солнечной радиации и возникающие у насекомых намного южнее этой зоны. Уже в южной Субарктике у многих обычных видов наблюдаются и физиологические адаптации — снижение температурных порогов и оптимумов развития, что дает им возможность достигать тех же скоростей роста при более низких температурах. Наконец, многие виды в качестве адаптаций к Арктике используют упрощение отдельных элементов цикла развития, позволяющие намного сократить его общую продолжительность.

Все это дает возможность филлофагам, не меняя обычного для них цикла развития, распространяться на север по крайней мере по всей подзоне типичных тундр, временами достигая численности, при которой потребляется значительная доля кормового ресурса. Чаще это нерегулярные вспышки численности, отмеченные у нескольких видов пядениц и листоверток в Фенноскандии, Шотландии и Гренландии (Koponen, 1983), у пилильщиков (Богачева, 1977; Koponen, 1981) и у листоедов (Медведев, Чернов, 1969; Богачева, Бабкина, 1992). Однако один вид пяденицы — *E. autumnata* на южной границе Субарктики дает даже настоящие циклические колебания численности (Tenow, 1963; Neuvonen, 1988).

Стратегия 1-летнего развития не позволяет, однако, насекомым достигать самых высокоширотных регионов (Чернов, 1978). Особенно очевидна ограниченность этой стратегии для крупных видов, для которых лето становится слишком коротким уже в южной Субарктике. Крупные летние виды, зимующие на стадии имаго или яиц, имеют в южной Субарктике северную границу ареала. Виды, использующие альтернативную стратегию — многолетнее развитие с зимовкой на стадии личинки — успешно заселяют зону вплоть до арктических тундр. Наиболее решительным преобразованием в этом направлении мы считаем возможность личинки зимовать и продолжать питание на следующий год. По-видимому, для использования такой стратегии у филлофагов тоже существуют определенные, пока нам не известные преадаптации, сложившиеся в более южных регионах. Во всяком случае, эта стратегия вырабатывается на севере у видов тех групп, которые могут зимовать на стадии личинки и в умеренной зоне (чешуекрылые, листоеды), и не возникает у пилильщиков, которые в умеренной зоне зимуют только на стадии предкуколки (эонимфы). Виды с многолетним развитием могут местами достигать заметных плотностей благодаря совместному существованию разновозрастных личинок, но факты значительного их воздействия на кормовые растения нам не известны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богачева И. А., 1977. Пилильщики Hymenoptera, Tenthredinoidea и их роль в биогеоценозах Приобского Севера//Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: Уральск. отд: АН СССР. С. 85—103.— 1982. Энергетика развития некоторых листогрызущих насекомых Севера при разных температурах//Экология. № 5. С. 55—61.— 1985. Сезонные различия роста и энергетики питания личинок северных видов листогрызущих насекомых//Энергетика роста и развития животных. Свердловск: Уральск. отд. АН СССР. С. 99—108.— 1990. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: Уральск. отд. АН СССР. С. 1—137.

Богачева И. А., Бабкина О. Н., 1992. Последствия питания на сильно поврежденных растениях ивы филиколистной для ее обычных филлофагов//Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала. Екатеринбург: Уральск. отд. РАН. С. 9—10.

Богачева И. А., Дубешко Л. Н., 1975. Экология и энергетика питания листоеда *Gonioctena pallida L.* в тайге и лесотундре Сибири//Экология. № 3. С. 94—96.

Богачева И. А., Кулакова Л. В., 1985. Основные характеристики роста и энергетики питания листогрызущих насекомых Севера при разных температурах//Энергетика роста и развития животных. Свердловск: Уральск. отд. АН СССР. С. 89—98.

Долгин М. М., 1978. О биологии *Chrysochloa basilea* Gebl. (Coleoptera, Chrysomelidae) на Алтае//Насекомые Восточной Якутии. Иркутск: Иркутск. ун-т. С. 154—161.

Дубешко Л. Н., Медведев Л. Н., 1989. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Иркутск. ун-т. С. 1—224.

Кожанчиков И. В., 1949. Значение сезонных изменений листьев кормовых растений в развитии непарного шелкопряда//Докл. АН СССР. Т. 66. № 6. С. 1203—1206.

Ланцов В. И., Чернов Ю. И., 1987. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука, С. 1—176.

Медведев Л. Н., Чернов Ю. И., 1969. Новый вид листоеда рода *Chrysomela* (Coleoptera, Chrysomelidae) — важный компонент биоценозов Таймыра//Зоол. журн. Т. 48, № 4. С. 532—537.

Чернов Ю. И., 1974. Некоторые закономерности приспособления наземных животных к ландшафтно-зональным условиям//Журн. общ. биол. Т. 35. № 6. С. 846—857.— 1978. Приспособительные особенности жизненных циклов насекомых тундровой зоны//Журн. общ. биол. Т. 39. № 3. С. 394—402.— 1984. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов//Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука. С. 154—174.— 1989. Тепловые условия и биота Арктики//Экология. № 2. С. 49—57.

Чернов Ю. И., Медведев Л. Н., Хрулева О. А., 1993. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) в Арктике//Зоол. журн. Т. 72. № 9. С. 78—92.

Aide T. M., Londoño E. C., 1989. The effect of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore//Oikos. V. 55. № 1. P. 66—70.

Ayres M. P., MacLean S. F., 1987. Development of bireh leaves and the growth energetics of *Epirrita autumnata* (Geometridae)//Ecology. V. 68. № 3. P. 558—568.— 1987a. Molt as a component of insect development: *Galerucella sagittariae* (Chrysomelidae) and *Epirrita autumnata* (Geometridae)//Oikos. V. 48. № 3. P. 273—279.

Bogacheva I. A., 1993. Molt in lepidopterans and tenthredinids and their life strategies in the Arctic//Russ. Entomol. J. V. 2. № 5—6. P. 105—112.

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

Casey T. M., Joos B., Fitzgerald T. D., Yurlina M. E., Young P. A., 1988. Synchronized group foraging, thermoregulation and growth of eastern tent caterpillars in relation to microclimate//Physiol. Zool. V. 61. № 4. P. 372—377.

Danks H. V., 1986. Insect-plant interactions in Arctic regions//Rev. d'Entomol. Quebec. V. 31. P. 52—75.

Hanhimäki S., 1989. Induced resistance in mountain birch: defence against leaf-chewing insect guild and herbivore competition//Oecologia. V. 81. P. 242—248.

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

Kevan P. G., Jensen T. S., Shorthouse J. D., 1982. Body temperatures and behavioral thermoregulation of high arctic woolly-bear caterpillars and pupae (*Gynaephora rossii*, Lymantriidae: Lepidoptera) and the importance of sunshine//Arctic and Alpine Research. V. 14. P. 125—136.

Koponen S., 1981. Outbreaks of *Dineura virididorsata* (Hymenoptera) and *Eriocrania* (Lepidoptera) on mountain birch in northernmost Norway//Notulae Entomol. V. 61. № 1. P. 41—44.— 1983. Phytophagous insects of birch foliage in northernmost woodlands of Europe and eastern North America.//Tree-Line Ecology Proc. of the Northern Quebec Tree-Line Confer. Quebec. P. 165—176.

Kükal O., Dawson T. E., 1989. Temperature and food quality influences feeding behavior, assimilation effeciency and growth rate of arctic woolly-bear caterpillar//Oecologia. V. 79. № 4. P. 526—532.

Lamb R. J., Gerber G. H., 1985. Effects of temperature on the development, growth and survival of larvae and pupae of a north-temperate chrysomelid beetle//Oecologia. V. 67. № 1. P. 8—18.

Matsuki M., MacLean S. F., 1990. The effect of temperature on the molt of *Dineura virididorsate* (Hymenoptera, Tenthredinidae)//Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. V. 21. P. 21—25.

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

Scriber J. M., Feeny P., 1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to growth form of their food plants//Ecology. V. 60. № 4. P. 829—850.

Scriber J. M., Lederhouse R. C., 1983. Temperature as a factor in the development and feeding ecology of tiger swallowtail caterpillars, *Papilio glaucus* (Lepidoptera)//Oikos. V. 40. P. 95—102.
Scriber J. M., Slansky F., 1981. The nutritional ecology of immature insects//Ann. Rev. Entomol. V. 26. P. 183—211.
Slansky F., Scriber J. M., 1982. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects//Entomol. Soc. Amer. Bull. V. 28. № 1. P. 43—55.
Tenow O., 1963. Leaf-eating insects in the mountain birch at Abisco (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites//Zool. Bidrag, Uppsala. Bd. 35. P. 545—568.
Warrington S., 1985. Consumption rates and utilization efficiencies of four species of polyphagous Lepidoptera feeding on sycamore leaves//Oecologia. V. 67. N. 4. P. 460—463.
Willmer P. G., Unwin D. M., 1981. Field analyses of insect heat budget: reflectance, size and heating rates//Ibidem. V. 50. P. 250—255.

Институт экологии растений
и животных Уральск. отд. РАН,
Екатеринбург

Поступила в редакцию
20 июня 1994 г.

I. A. BOGACHEVA

ON THE PECULIARITIES OF THE ADAPTIVE STRATEGIES OF FOLIVOROUS SUBARCTIC INSECTS

Institute of Plant and Animal Ecology,
Russian Academy of Sciences, Ural Branch, Ekaterinburg, Russia

Summary

The relative growth rate and the molting time were estimated in some common species of folivorous insects occuring in the Subarctic. The maximum growth rate, which is 2 or 3 times as high as the mean growth rate of phyllophages was observed in flush feeders and in the species feeding on forbs. Many of such species belong to lepidopterans and leaf beetles, but they are practically absent from the group of sawflies. Therefore, the latter group is characterized by slower growth. Meanwhile, their molting time is much shorter, which accelerates the development as well. The peculiarities mentioned above constitute a preadaptation to cold and short summer in the Subarctic and make possible the complete development within a single season. The insects feeding on trees and shrubs lately in summer, especially the large ones, cannot finish the development in colder years. Therefore, they do not penetrate to the north of forest-tundra and southern tundra, or have the strategy of the extension of the development over several years. The seasonal strategies within the different taxonomic groups of phyllophages and some adaptations shortening the development are discussed.