РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЛЕСОВЕДЕНИЕ

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 г.

ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД

6

1994

МОСКВА · «НАУКА»

ЛЕСОВЕДЕНИЕ

№ 6 ноябрь — декабрь 1994

УДК 630 *416.1 : 582.623

© 1994 г. И. А. БОГАЧЕВА

КОМПЕНСАЦИЯ ПОТЕРЬ ЛИСТВЫ У ИВЫ В ЛЕСОТУНДРЕ В ПЕРИОД МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ

Во время вспышки численности листоеда Gonioctena pallidus L. изучали механизмы компенсации потерь листвы и состояние растений у ивы филиколистной. Регенеративное побегообразование было единственным наблюдаемым механизмом компенсации. Показано преобладание разных типов регенеративного побегообразования при разных уровнях и сроках дефолиации. Проанализированы причины худшего состояния растений при более поздней дефолиации кустов.

Ива филиколистная, лесотундра, массовое размножение, листоед, компенсаторные механизмы, регенеративное побегообразование.

Изучая взаимоотношения насекомых-филлофагов с кормовыми растениями в низовьях Оби с 1970 г., до конца 80-х годов мы не сталкивались в этом регионе с массовым размножением какого-либо вида. Поэтому, намереваясь исследовать механизмы компенсации потерь листвы при больших размерах отторжения фотосинтезирующей поверхности и последствия этого ущерба для древесных растений, в 70-х годах мы неоднократно моделировали его в экспериментах по искусственной дефолиации [2].

В 1989 г. после двух летних сезонов, необычно жарких и сухих для Севера, в низовьях Оби и на Полярном Урале наблюдался заметный подъем численности листоеда Gonioctena pallidus L. Этот широкораспространенный лесной вид обычен в изучаемом регионе, где он местами отторгает 10—15% поверхности листьев ивы; 10-кратное повышение его численности привело в этих биотопах к полной дефолиации в 1989 и 1990 гг. За этим последовал спад численности листоеда. Анализируя в ходе этой вспышки разные аспекты взаимоотношений филлофага и кормового растения, мы ставили своей задачей продемонстрировать общие закономерности и выявить возможные региональные особенности наблюдаемых явлений.

Удобными объектами для сравнения стали древесные породы юга лесной зоны, особенно дуб, регенеративное побегообразование которого было детально изучено [6, 8, 9]. Сравнение нашего материала с данными по другим древесным породам, отличающимся не только местом произрастания, но и существенными биологическими особенностями, позволит выделить закономерности, общие для всех листопадных деревьев, и даст возможность понять наблюдаемые различия.

Материал и методика

Работа выполнена на Полярном Урале (ст. Красный Камень, 50 км к северо-западу от Лабытнанги, 67° с. ш.). С 1984 г. там проводили оценку изъятия листовой поверхности ивы филиколистной Salix phylicifolia, изучая

биотопическую и индивидуальную изменчивость поврежденности растений. Для этого в долине р. Собь было выбрано четыре недалеко расположенных биотопа: участок закустаренного луга на месте заброшенного поселения (1), участок ивовых зарослей, расположенных далеко от реки и не заливаемых при весеннем половодье (2), участки приречных ивовых зарослей, заливаемых талыми водами, (3) и (4). Ива филиколистная во всех биотопах произрастает совместно с ивой мохнатой Salix lanata, шерстистопобегой S. dasyclados, сизой S. glauca и др. В этом же ярусе встречаются жимолость Lonicera coerulea и изредка ольха Alnus fruticosa. Травяной ярус, представленный злаками и разнотравьем, различается по составу в зависимости от условий увлажненности. Изъятие фотосинтезирующей поверхности у ивы филиколистной в среднем за четыре года до вспышки составляло в биотопах 1—4 соответственно 17,0; 14,9, 2,1 и 3,6% от общей площади листьев [4].

Во время вспышки численности листоеда процесс регенеративного побегообразования детально изучали тоже только у ивы филиколистной. Оценку изъятия площади листьев проводили и во время вспышки, в конце сезона, при первых признаках пожелтения листьев, обычно в середине августа. Для этого с пяти кустов в каждом из биотопов срезали по одной учетной ветви; изъятую площадь оценивали балльным методом [3]. С 1990 г. в каждой пробе определяли также длину и массу побегов, отдельно для трех категорий: весенних и регенеративных (вторичных и замещающих). В отношении типов побегов мы придерживались терминологии, использованной И. А. Уткиной [8]. Фиксировали также число листьев на каждом побеге, а начиная с 1991 г.— и их массу (сырую). Поскольку часть листовой поверхности была съедена филлофагами, к средней массе листа, полученной путем взвешивания, добавляли среднюю величину изъятия, получая таким образом восстановленную массу листа. В середине августа определяли и состояние каждого куста, в первую очередь процент погибших рамет («стволиков»).

Для оценки интенсивности регенеративного побегообразования использовали соотношение числа регенеративных и весенних побегов. При этом весенние и вторичные побеги подсчитывали при начале активного образования последних, примерно через 10 дней после массовых повреждений, когда весенние побеги еще оставались на растениях, а вторичные имели по 2—3 листа; позднее по крайней мере часть тех и других может быть утрачена. Подсчеты проводили на 10 ветвях каждого из выбранных 20 кустов, так как их соотношение отличается большой внутрикронной изменчивостью. Замещающие побеги у ивы появляются позднее, и их подсчитывали в ежегодных августовских пробах.

Имея в виду возможность проявления других механизмов компенсации, в период этой вспышки мы обратили специальное внимание на рост побегов. В условиях, когда компенсация потерь за счет образования молодых листьев на верхушке весенних побегов, продолжающих рост, казалась очевидной, с растений разной степени поврежденности брали пробы, по которым с помощью нескольких показателей характеризовали рост побегов, одновременно оценивая и изъятие площади листьев. Такая оценка для ивы филиколистной была сделана 31 июля 1992 г., а для ивы шерстистопобегой — 15 июля 1990 г. В обоих случаях использовали по 10 кустов, с каждого из которых срезали по 5 учетных ветвей.

В 1991—1993 гг. работы выполнялись при финансовой поддержке проекта 09.11 ГКНТ «Арктические экосистемы». Студентка Ижевского университета О. Н. Бабкина помогала нам в полевых работах в 1990 и 1991 гг.

Результаты и обсуждение

Листоед Gonioctena pallidus L.— весенний филлофаг. Поскольку зимуют имаго, которые должны еще пройти дополнительное питание, первые повреждения листьям наносят именно они. В условиях Субарктики виду свойственно

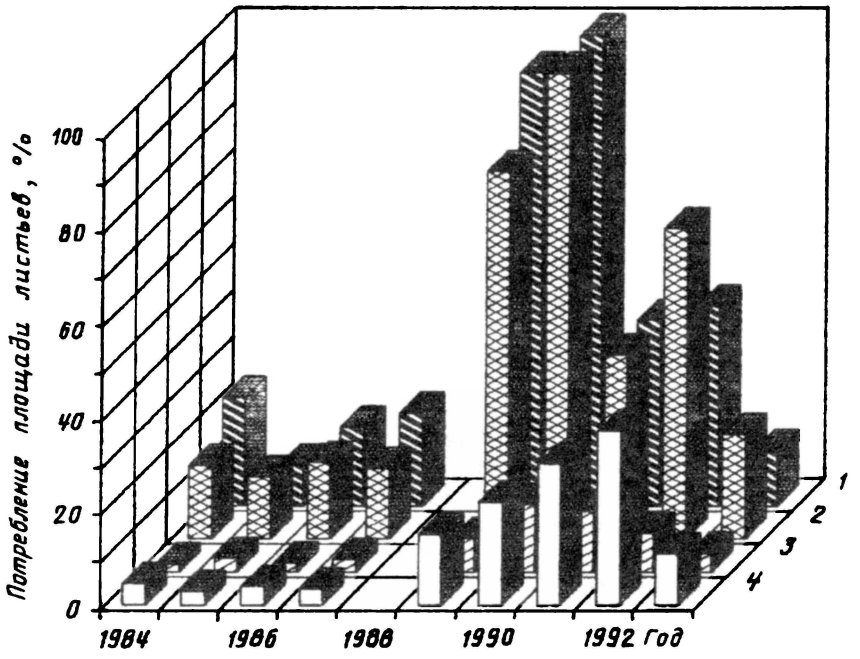

Рис. 1. Потребление листьев ивы филиколистной в 1984—1993 гг., в разных биотопах, % от общей площади листьев: *1—4* — номера биотопов

живорождение; минуя фазу яйца, очень скоро появляются первые личинки. Основную долю листовой поверхности изымают, однако личинки старших возрастов и большинство побегов за это время значительно продвигаются в росте. Вместе с листоедом на кустах были отмечены гусеницы пяденицы Epirrita autumnata Bkh. и листовертки Epinotia cruciana L. Это также весенние филлофаги, обычные в изучаемом районе; их биология и способы повреждения ими листьев заметно отличаются от таковых у листоеда, но мы не будем их здесь описывать, так как в отчуждении фотосинтезирующей поверхности они заметной роли не играли.

Регенеративное побегообразование. Отчуждение фотосинтезирующей поверхности вызывает у ивы компенсацию потерь путем регенеративного побегообразования. Эти процессы у ивы проходят достаточно легко, и при раннем отчуждении большой доли листовой поверхности, что наблюдалось в 1989 и 1990 гг. в биотопах 1 и 2 (рис. 1), через 2—3 нед кусты ивы вновь бывают покрыты листвой, уже вполне развившейся и достаточно обильной. Чем раньше и чем полнее удаляется первичная листва, тем большее число регенеративных побегов образуется на растении. Первое было показано ранее в экспериментах [2, 4], второе продемонстрировано на рис. 2.

Две другие особенности, также хорошо видные на рис. 2,— большая индивидуальная изменчивость регенеративных процессов и наличие порогового уровня изъятия листвы, ниже которого механизмы регенерации не включаются. Возможно, компенсация при потерях ниже порогового уровня осуществляется за счет интенсификации фотосинтеза [7, 10, 11]. У ивы филиколистной, как мы уже сообщали [4], этот уровень низок и составляет 10—15%. Некоторые авторы считают, что восстановление растением утраченной фотосинтезирующей поверхности не происходит до изъятия 30% [13] и даже 50% [6] общей поверхности листьев, но Г. В. Домников [6] для дуба наблюдал такой же низкий пороговый уровень рефолиации, как и для ивы,— 10—12%. Возможно, легкость возобновления листвы у ивы — биологическая особенность, обуслов-

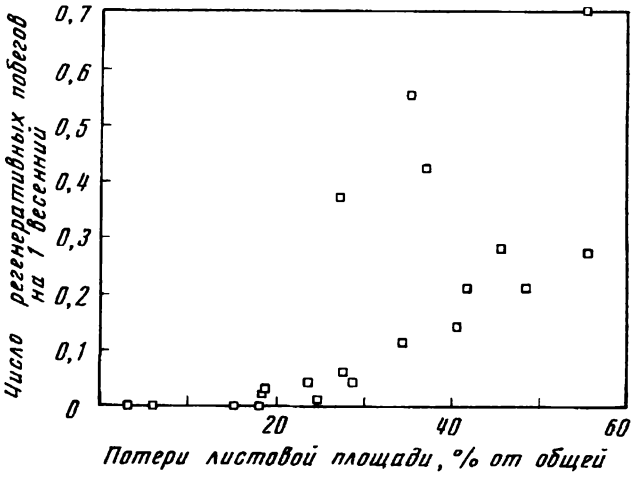

Рис. 2. Связь интенсивности регенеративного побегообразования с величиной дефолиации у ивы филиколистной (1991 г.)

ленная ее произрастанием в изменчивых биотопах и связанной с этим высокой вероятностью повреждений. Этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении.

Наличие корреляции, показанной на рис. 2 ($r = +0{,}697$), означает, несомненно, и наличие причинной зависимости. Но только сравнение результатов наблюдений в природе и полевых экспериментов дает возможность понять, что на интенсивность регенеративного побегообразования влияют как сроки, так и уровень отчуждения фотосинтезирующей поверхности. В природе эти два фактора, как правило, тесно коррелированы друг с другом: чем раньше началось отчуждение листвы, тем большая ее доля будет потреблена.

В отличие от дуба у ивы первыми трогаются в рост вторичные побеги. Чем позднее происходит дефолиация, тем меньше они развиты, а при дефолиации за 2—3 нед до пожелтения листьев вторичная листва не развивается совсем [4]. В целом процесс очень напоминает таковой у сахарного клена [11]. Замещающие побеги у ивы участвуют в компенсации потерь лишь при высокой дефолиации, составляющей не менее 50% поверхности весенних листьев (рис. 3). Однако при 80—100% дефолиации этот тип регенеративного побегообразования оказывается единственным механизмом рефолиации, так как весенние побеги, оставшиеся без листьев, сбрасываются растением до образования на них вторичных побегов либо даже несмотря на начавшееся образование. Видимо, запасные (и спящие) почки наиболее обильны у основания побегов (и ветвей), так как в этом случае результатом является своеобразное веерное побегообразование, совершенно не характерное для ивы при нормальных обстоятельствах.

В общем, хотя индивидуальная изменчивость здесь очень велика, доля замещающих побегов среди регенеративных тем больше, чем раньше началась дефолиация и чем выше ее уровень. Совершенно то же было найдено у дуба [9]. Мы, однако, считаем эту зависимость у ивы не причинно-следственной, а лишь коррелятивной, а настоящую причину видим в степени поврежденности почек на весенних побегах, которая сама тесно связана со временем и степенью дефолиации. Решающим доказательством правильности такого объяснения мы считаем побегообразование при раннем и полном отчуждении листовой поверхности, осуществленном без повреждения почек, уже заложенных в пазухах листьев. Это было возможно в экспериментах, где листья осторожно обрывали или обстригали, оставляя черешки [2]. В такой ситуации рефолиация происходила только за счет вторичных побегов. До этой вспышки нам не приходилось наблюдать возникновения замещающих побегов: при сравнительно

Таблица 1

Размеры разных типов регенеративных побегов у ивы филиколистной в биотопах 1 и 2, 1990 г.

Показатель, $M \pm m$	Побеги	
	замещающие	вторичные
Длина побега, мм	38,0±1,6	22,2±0,9
Масса побега, мг	54,2±2,8	24,8±1,2
Число листьев на побеге	5,43±0,12	4,43±0,07
n	119	88

Таблица 2

Состояние растений в биотопах 1 и 2 в 1993 г.

Показатель	Биотоп 1	Биотоп 2
Длина весенних побегов, мм, $M \pm m$	46,4±4,4($n = 98$)	43,1±2,8($n = 58$)
Масса весенних побегов, мг, $M \pm m$	71,7±10,8	64,4±5,8
Число листьев на побеге, $M \pm m$	6,0±0,3	5,3±0,2
Восстановленная масса листа, мг, $M \pm m$	54,8±3,4($n = 583$)	50,8±2,8($n = 311$)
Изъятие площади весенних листьев, %	11,9	22,2
Погибшие раметы, % от общего числа	41,9	63,6
Созданная биомасса листьев, % от довспышечной	26,9	9,3

доля запасных веществ будет израсходована на ее создание растением (и в конечном счете пропадет для него впустую) и тем лучше должно чувствовать себя растение в последующем. Полагаем, что лучшее состояние растений в биотопе 1 обусловлено обоими этими факторами: меньшим расходом запасных веществ на создание весенней листвы и лучшим их возобновлением при ранней и более полноценной рефолиации.

Рост побегов как возможный механизм компенсации утраченной фотосинтезирующей поверхности. Несколько раз нам приходилось наблюдать, как при раннем отчуждении 20—30% поверхности листьев у ивы продолжался интенсивный рост побегов в длину, сопровождающийся появлением нескольких, а то и многих новых листьев. Недели через две эти молодые листья, резко контрастирующие по цвету с потемневшей и даже несколько побуревшей, сильно поврежденной листвой при основании побегов, наводили на мысль о возможной компенсации потерь листвы усиленным ростом побегов. Но было ли это действительно компенсаторным явлением или просто следствием редкого стечения обстоятельств, когда дефолиация одновременно является ранней (и, значит, интенсивный рост побегов еще продолжается) и не очень высокой (т. е. многие побеги сохранили неповрежденной точку роста)? Во всяком случае, возможность второго объяснения нельзя отбросить.

Чтобы выбрать одно из двух возможных объяснений, мы исследовали пробы с кустов разной степени поврежденности. Рост побегов характеризовали: средней длиной побега; средним числом листьев на побеге (имея в виду, что они могли бы продуцироваться при меньшей длине междоузлий); наибольшей длиной побега и наибольшим числом листьев на побеге в данной пробе, а для ивы филиколистной — еще и средней длиной неповрежденного побега, чтобы найти этот вид компенсации мы исключали побеги с уничтоженной точкой роста, присутствовавшие в каждой пробе; и, наконец, долей побегов с

неповрежденными молодыми листьями на верхушке (не менее трех листьев) от их общего числа. Однако коэффициенты корреляции r всех этих показателей с уровнем изъятия фотосинтезирующей поверхности невысокие (от —0,452 до +0,559) и статистически недостоверные; следовательно, предположение о связи роста побегов с потреблением листвы не находит подтверждения. Таким образом, рост побега и продуцирование дополнительного числа листьев не являются компенсаторным механизмом в собственном смысле слова. Конечно, листья, развившиеся после сильного повреждения на верхней части побега и остающиеся теперь почти неповрежденными до конца вегетационного сезона, возьмут на себя часть функциональной нагрузки, утраченной сильно поврежденными листьями, и тем самым несколько компенсируют ущерб, нанесенный филлофагами.

В правильности нашего понимания данного феномена убеждает и то, что, несмотря на продолжающийся рост побегов, у ивы включаются и настоящие компенсаторные механизмы — регенеративное побегообразование за счет вторичных побегов. Интенсивность их проявления пропорциональна степени дефолиации; для ивы шерстистопобегой коэффициент корреляции $r = +0{,}740$.

Таким образом, мы не нашли доказательств того, что наблюдающийся рост побегов может служить компенсаторным механизмом при утрате растением фотосинтезирующей поверхности. Не наблюдали мы и компенсаторного увеличения оставшихся на побегах листьев, как не нашли его и ранее в экспериментах [2], хотя некоторые исследователи сообщают о такой возможности [1]. Вероятно, дело здесь в достаточно вольном использовании понятия «компенсация». При повреждении фотосинтезирующей поверхности растений до завершения роста листьев и побегов он продолжается; происходит и летнее побегообразование, если оно имеет место у данного растения [9]. Но это процессы, проходящие и в отсутствие потерь фотосинтезирующей поверхности, а не проявление действия компенсаторных механизмов. Под последними мы понимаем явления, возникающие только при нанесении ущерба фотосинтезирующему аппарату растения и направленные на компенсацию этого ущерба; поэтому интенсивность их проявления пропорциональна величине ущерба.

Заключение. Наблюдения над компенсацией потерь листвы у ив в ходе массового размножения листоеда G. pallidus в низовьях Оби показали, что единственным компенсаторным механизмом является регенеративное побегообразование. Его интенсивность зависит от величины и сроков дефолиации.

Участие в процессе рефолиации вторичных и замещающих побегов зависит от судьбы почек, заложенных на весенних побегах, а поэтому и от характера повреждений. Если почки не повреждены (повреждение листьев при заморозках, поражение ржавчиной, искусственная дефолиация), регенерация пойдет за счет вторичных побегов. Чем больше почек уничтожено, тем большее участие в рефолиации принимают замещающие побеги, вплоть до полного сбрасывания весенних побегов, когда рефолиация осуществляется только за счет замещающих. Поскольку почки на первичных побегах страдают в ходе естественной дефолиации тем более, чем более ранней и высокой была дефолиация, степень участия в регенерации вторичных и замещающих побегов связана с величиной и сроками дефолиации, но это именно коррелятивная, а не причинно-следственная связь.

В регенеративном побегообразовании ивы много общего с другими видами растений [9, 12]. Найденные различия связаны, по-видимому, не с местом произрастания древесных пород, а с особенностями их биологии; связь других типов побегообразования с формой и продолжительностью роста побегов разных видов древесных растений уже была показана [5].

При полной дефолиации ущерб для растений будет тем меньше, чем раньше она произошла. Вероятно, это обусловлено как меньшим количеством

отчуждаемой при этом фитомассы, так и более ранней и полноценной (за счет замещающих побегов) рефолиацией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аврамчик М. Н.* Отавность у некоторых кормовых растений на тундровых пастбищах//Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Л., 1939. Вып. 4. С. 89—131.
2. *Богачева И. А.* Реакция ивы Salix lanata на изъятие фотосинтезирующей поверхности и роль листогрызущих насекомых в тундровых биогеоценозах//Биоценотическая роль консументов. Свердловск: УрО АН СССР, 1979. С. 39—51.
3. *Богачева И. А.* Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми//Применение количественных методов в экологии. Свердловск: УрО АН СССР, 1979. С. 110—116.
4. *Богачева И. А.* Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 137 с.
5. *Грудзинская И. А.* Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация//Ботан. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968—978.
6. *Домников Г. В.* Зоогенная дефолиация и вторичная вегетация древостоев в курских дубравах//Гетеротрофы в экосистемах Центр. лесостепи. М., 1979. С. 105—122.
7. *Рафес П. М., Гниненко Ю. И., Соколов В. К.* О взаимодействиях дерева и листогрызущих насекомых//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. № 6. С. 8—19.
8. *Уткина И. А.* Восстановление листвы дуба черешчатого после дефолиации крон листогрызущими насекомыми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. М.: Лаб. лесоведения АН СССР, 1991. 23 с.
9. *Уткина И. А., Рубцов В. В.* Прорастание почек и регенеративное побегообразование у дуба после дефолиации насекомыми//Лесоведение. 1989. № 3. С. 46—54.
10. *Ericsson A., Hellkvist J., Hillerdal-Hagstromer K. et al.* Consumption and pine growth-hypothesis on effect on growth-processes by needle-eating insects//Ecol. Bull. 1980. V. 32. P. 537—545.
11. *Gregory R. A., Wargo P. M.* Timing of defoliation and its effect on bud development, starch reserves, and sap sugar concentration in sugar maple//Can. J. For. Res. 1986. V. 16. P. 10—17.
12. *McNaughton S. J.* Compensatory plant growth as a response to herbivory//Oikos. 1983. V. 40. P. 329—336.
13. *Roland J., Myers J. H.* Improved insect performance from host-plant defoliation: winter moth on oak and apple//Ecol. Entomol. 1987. V. 12. № 4. P. 409—414.

Институт экологии растений и
животных УрО РАН,
Екатеринбург

Поступила в редакцию
12.01.1994

I. A. Bogacheva

COMPENSATION OF LEAF LOSSES IN WILLOWS IN FOREST TUNDRA AT OUTBREAKS OF FOLIVOROUS INSECTS

In 1989—1990 in the Polar Urals (the low Ob' River region) Salix phylicifolia was severely damaged by Gonioctena pallidus L. at its outbreak. The only mechanism to compensate leaf losses was production of new leafy shoots which starts even at low leaf losses (10—12% of the total leaf area) and rises according to the defoliation increase. Under moderate losses (up to 50%) willow refoliates by means of secondary shoots from new buds, at higher defoliation it takes place due to replacing shoots. Their proportion in the regenerative shooting correlates with the time and extent of defoliation, but the ultimate reason of the correlation is the extent of bud damage by insects related to the development of new buds. Plant performance after early defoliation is more satisfactory. Any zonal specificity of compensative processes has not been found.