РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

УСПЕХИ современной биологии

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В 1932 ГОДУ
ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД

ТОМ 118 ВЫПУСК 4

ИЮЛЬ–АВГУСТ

МОСКВА •"НАУКА"

1998

УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

ТОМ 118 1998 ВЫП. 4

УДК 595.768.11 : 597.531.1 : 574.4(211.7)

© 1998 г. *И.А. БОГАЧЕВА*

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) В ЮЖНОЙ СУБАРКТИКЕ

Для семи видов листоедов, в основном ранневесенних дендрофагов и гербафагов, обитающих в лесотундре Нижнего Приобья, определены скорость роста и продолжительность линьки. Скорость роста оценивается как высокая; связи ее с размерами особей и экологией питания не найдено. Продолжительность линьки имеет таксономические различия внутри семейства: она невелика у представителей Chrysomelinae (Chrysomela, Gonioctena, Phratora, Gastrophysa, Cercyonops, Plagiodera) и заметно выше у Galerucinae (Galerucella, Pyrrhalta). Предполагается, что короткая линька была одним из факторов, способствовавших продвижению Chrysomelinae на север. В сокращении общей продолжительности развития важную роль играют живорождение, факультативность дополнительного питания, поведение обогрева. Полное развитие генерации у многих видов занимает лишь часть вегетационного сезона, но вторую генерацию наблюдали только у Plagiodera.

ВВЕДЕНИЕ

Широко распространенные виды филлофагов, проникая в Субарктику, часто достигают высокой численности. В процессе освоения высоких широт они используют стратегию активных адаптаций – ускоряют свое развитие, чтобы завершить его в течение одного вегетационного сезона [10, 14–16]. У листоедов в этом плане наиболее часто обсуждается живорождение, сокращающее общую продолжительность развития [5, 7, 8, 11, 17]. Однако данных по скорости развития личинок листоедов в Субарктике очень мало. За несколько лет мы накопили материал по скорости роста и продолжительности линьки некоторых видов листоедов, обычных в лесотундре низовий Оби. (В 1993 и 1995 гг. средства на поездку в район полевых работ были получены по гранту "Арктические экосистемы"; в 1996 г. работы выполнялись по той же программе, но в основном на личные средства автора.)

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Листоедов собирали в основном на стадии личинки предпоследнего возраста, так как целью работы было получить в экспериментах данные по последней линьке и по скорости роста в последнем возрасте. В некоторых случаях использовали собранные кладки листоедов, доращивая потом личинок до нужного возраста. В опытах личинок содержали на том же кормовом растении, на котором они были собраны: Chrysomela collaris и Gonioctena pallida на иве мохнатой (Salix lanata); Gonioctena linnaeanus bergrothi на иве шерстистопобегой (S. dasyclados); Plagiodera versicolora на иве филиколистной

Изменение доли времени, занимаемого линькой, в общей продолжительности развития в последнем возрасте у листоедов Chrysomela collaris

Температура, °С	Продолжительность периода, сут		Доля линьки, %
	роста	линьки	
24	2,86	0,36	11,2
21	3,38	0,45	11,7
18	4,15	0,60	12,6
15	5,34	0,89	14,3
12	7,52	1,76	19,0
10	10,30	4,95	32,5

(S. phylicifolia); Gastrophysa viridula на конском щавеле (Rumex confertus); Cercyonops caraganae на мышином горошке (Vicia cracca); Calerucella tenella на сабельнике болотном (Comarum palustre).

Материал по большинству видов собран на Полярном Урале, по P. versicolora и G. tenella – на территории стационара Института экологии растений и животных УрО РАН в г. Лабытнанги (Ямало-Ненецкий авт. округ). Эксперименты проведены в течение нескольких лет: в 1993 г. – по G. viridula, в 1995 г. – по P. versicolora и G. tenella, в 1996 г. – по остальным четырем видам. Данные по Galerucella sagittariae взяты из работы [18].

Для сравнения с северными видами в 1995 г. были проведены эксперименты с личинками листоедов южных видов – Phratora vitellinae и Pyrrhalta viburni, собранными в Екатеринбурге соответственно на иве корзиночной (S. viminalis) и калине обыкновенной (Viburnum opulus).

Использовали стандартную методику. Личинок содержали поодиночке в чашках Петри, выстланных влажной 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 состоянии и поведении личинок. Относительную скорость роста (RGR) определяли по формуле: $RGR = (\ln P_T - \ln P_0)/T$, где P_0 и P_T – начальная и конечная масса личинки за время T [18]. Ее вычисляли за последний личиночный возраст, с его начала до достижения личинкой максимальной массы.

Продолжительность линьки принимали равной периоду, в течение которого личинка не питалась; для ее оценки садки просматривали каждые 4 ч, фиксируя наличие погрызов на листьях. Подробнее методика определения времени линьки описана ранее [19].

Эксперименты проводили при температурах, меняющихся как в течение одних суток, так и по дням. Чтобы создать контрастные 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 обсуждаемого периода (линька или рост). В Екатеринбурге для создания наиболее низких температур использовали также холодильник, где личинок содержали при практически постоянных температурах.

Графики зависимостей изучаемых показателей от температуры для каждого вида рассчитывали по экспериментальным данным в программе "Statgraphics", исходя из представлений, что скорость роста в диапазоне предпочитаемых температур связана с температурой линейной зависимостью, а продолжительность линьки, как и продолжительность периода роста (таблица), – обратно пропорциональной.

Большая часть листоедов была определена И.К. Лопатиным и Ю.Е. Михайловым, которым мы выражаем искреннюю признательность.

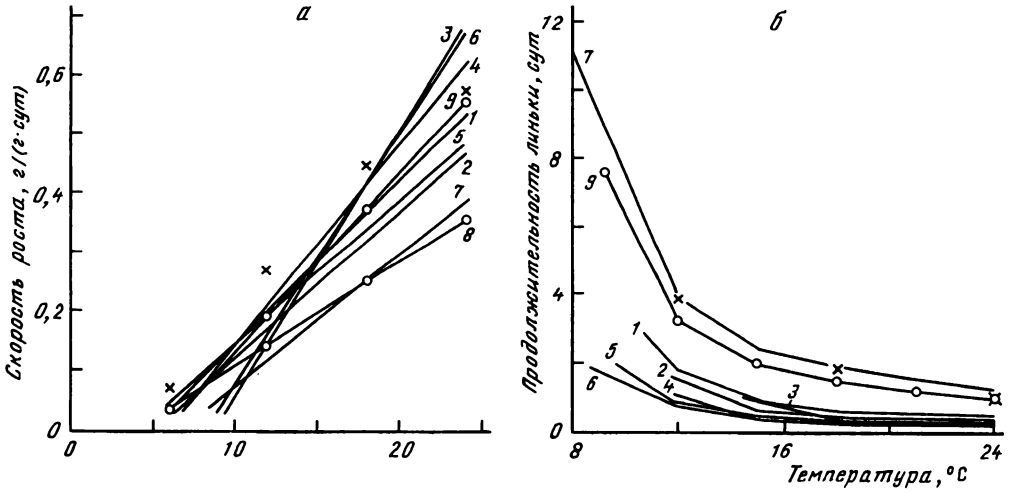
Скорость роста всех изучавшихся видов листоедов довольно высока (рисунок, *а*). Слански и Скрайбер [24], обобщив данные по большому числу видов грызущих филлофагов, приводят среднее значение относительной скорости роста, равное 0,17 г/(г массы тела · сут). Скорость роста листоедов в Нижнем Приобье при той же температуре (20 °С) в среднем в 2,5 раза выше: она составляет 0,424 ± 0,028 г/(г · сут), с колебаниями от 0,292 до 0,509 г/(г · сут). Но является ли это адаптацией к короткому и холодному северному лету?

Чтобы ответить на этот вопрос, вспомним, что скорость роста зависит как от коэффициента использования съеденной пищи на рост (эффективность питания), так и от скорости ее потребления (интенсивность питания). Филлофаги, питающиеся на двудольных травянистых растениях, и весенние виды дендрофагов имеют в своем распоряжении ценный кормовой ресурс, обеспечивающий высокую эффективность питания; непродолжительность же существования отдельных видов этого субстрата выработала у них и высокую интенсивность питания, в связи с чем филлофаги обеих этих групп демонстрируют высокую скорость роста [3]. Собственно, к двум этим группам и относится большинство обследованных нами северных видов, за исключением P. versicolora и G. tenella, эксперименты над которыми в 1995 г. проводились на личинках, собранных в начале августа.

Строго говоря, вопрос, является ли высокая скорость роста северных популяций широко распространенных видов листоедов их адаптацией к условиям существования в субарктике, можно полностью решить лишь сравнивая их с более южными популяциями. Листоеды, питающиеся травянистыми растениями и весенней листвой деревьев, быстро растут не только на юге Субарктики, но и в лесной зоне. На рисунке приведены данные по ранневесеннему листоеду Pyrrhalta viburni. У колорадского жука Leptinotarsa decemlineata скорость роста достигала 0,50–0,75 г/(г · сут) [9]. Близкие скорости роста у листоедов Entomoscelis americana (на крестоцветных) и Zygogramma exclamacionis [22]. Высокая скорость роста – 0,315 г/(г · сут) – обнаружена также у Galerucella nympheae на смородине [6]. У Trithabda diducta на кустарнике Eriodictyon зарегистрированы скорости роста 0,29–0,34 г/(г · сут) [21], а у Chrysomela knabi на иве – до 0,4 г/(г · сут) [20]. Таким образом, мы полагаем, что высокие скорости роста северных филлофагов, обнаруженные нами в экспериментах, появились как адаптация к питанию определенными видами корма (и одновременно как следствие использования этих видов корма) и оказались полезной преадаптацией к условиям существования в Субарктике. О важности преадаптаций для возможности существования самых разных организмов в суровых климатических условиях размышляли многие исследователи [1, 2, 10, 14, 16].

Интенсивность питания (а значит, и скорость роста) тесно связана с температурой (рисунок, *а*). При повышении температуры с 10 до 20 °С скорость роста увеличивается (и соответственно время развития сокращается) почти в 3,8 раза: с 0,111 до 0,424 г/(г массы тела · сут). Поэтому для личинок чрезвычайно благоприятен обогрев за счет солнечной радиации; поведение обогрева наблюдали у обоих видов рода Gonioctena, у G. viridula и у C. caraganae. Оно весьма лабильно: насекомые используют обогрев на прямом солнечном ветру не только ранним утром после ночного похолодания, но и в любое время дня при прохладной погоде, переходя на освещенные солнцем участки растений. Темная окраска личинок многих видов способствует обогреву.

Попытка анализа связи скорости роста листоедов с некоторыми другими факторами не дала положительных результатов. Теоретически можно было ожидать, что быстрее развиваются мелкие виды. Однако мы не получили высоких коэффициентов корреляции скорости роста с массой тела. Виды, обгрызающие листья и выгрызающие в них отверстия, должны расти быстрее, чем скелетирующие, – из-за низкой интенсивности питания при последнем способе, несмотря на то, что при скелетировании увеличивается коэффициент использования съеденной пищи на рост



Относительная скорость роста (*а*) и продолжительность линьки (*б*) листоедов: *1* – Chrysomela collaris, *2* – Gonioctena pallida, *3* – G. linnaeanus bergrothi, *4* – Plagiodera versicolora, *5* – Gastrophysa viridula, *6* – Cercyonops caraganae, *7* – Galerucella tenella, *8* – Phratora vitellinae, *9* – Pyrrhalta viburni. Маркерами отмечены линии регрессии южных (*8*, *9*) видов; литературные данные для Galerucella sagittariae обозначены крестиками

[24]. Скелетирующая P. versicolora растет тем не менее очень быстро; это тем более удивительно, что и сухая масса листьев, использованных в эксперименте, весьма высока (36,1%). Видимо, действуют и оба эти фактора, и качество корма, по-разному группируясь у разных видов; поэтому на таком небольшом числе видов нельзя выявить каких-либо экологических закономерностей.

Прибавим также, что G. tenella как вид систематически удален от шести остальных, принадлежащих к другому подсемейству, но не выделяется в отношении скорости роста. Скорость роста у этого вида оказалась невысокой, как и ожидалось для летнего дендрофага (сабельник считается полукустарничком); близкие виды Galerucella sagittariae (на морошке) и Pyrrhalta viburni (на молодых весенних листьях калины) растут ничуть не медленнее "северян" из подсемейства Chrysomelinae (рисунок).

По продолжительности линьки (рисунок, *б*) листоеды разделились на две группы, и именно по систематическому признаку. Ранее было показано [19, 23], что по продолжительности линьки резко различаются пилильщики и чешуекрылые, представители разных отрядов. Оказывается, что значительные различия могут существовать и внутри одного семейства. Все попавшие в наши опыты представители Chrysomelinae имели непродолжительную линьку. Только в области низких температур она была заметно более длительной, чем у пилильщиков. Наиболее высокой и близкой к таковой для чешуекрылых оказалась продолжительность линьки у Galerucinae.

Возникает вопрос, является ли короткая линька Chrysomelinae их адаптацией к условиям Севера? По нашему мнению, нет. Так, нам удалось установить, что очень непродолжительна линька и у Phratora vitellinae из Екатеринбурга, хотя точно ее продолжительность не определяли. Но короткая линька могла послужить Chrysomelinae полезной преадаптацией. Известно, что в Арктику продвинулись именно Chrysomelinae [17]. Трудно сказать сейчас, насколько решающим была при этом именно короткая линька, но вполне возможно, что очень продолжительная линька действительно может служить препятствием для продвижения некоторых видов на север [18]: воспитывавшиеся при постоянной температуре 6 °С Galerucella sagittariae не смогли перелинять в течение 25 дней. Продолжительность линьки личинок Pyrrhalta

viburni, содержавшихся при постоянной температуре около 9 °С, составила 8–9 сут, но около половины их погибло при линьке или сразу после нее. При всех оговорках относительно разного физиологического действия постоянных (в экспериментах) и меняющихся (в природе) температур, а также возможности повысить температуру тела (в природе) за счет солнечного обогрева такие экспериментальные данные нельзя игнорировать.

С понижением температуры линька растягивается более существенно, чем рост личинок, поскольку критическая температура линьки на несколько градусов выше, чем критическая температура роста (соответственно 8,90 ± 0,78 и 6,36 ± 0,61). Чем ниже температура, тем большую долю общего времени развития занимает линька; это уже было показано ранее на листоеде [18] и на чешуекрылых [18, 25]. Другими словами, личинки еще могут питаться при таких низких температурах, при которых линька уже невозможна. Следовательно, если температура в период развития личинки препятствует продвижению насекомого на север, то в первую очередь именно за счет ее воздействия на линьку. В качестве примера приведем показатели линьки и периода роста в последнем возрасте у листоеда Ch. collaris при разных температурах (рисунок). Масса личинок увеличивается за последний возраст в 4,6 раза. Критические температуры роста и линьки соответственно 4,6 и 8,9 °С.

Связи линьки с какими-либо другими факторами, кроме таксономического и температурного, не выявлено. Поскольку ни один из видов, взятых на юге Субарктики, не изучался параллельно и в лесной зоне (литературных данных по видам этой зоны нет), нельзя говорить и о каких-то адаптациях по этому признаку.

Общая продолжительность развития. Итак, быстрый рост и непродолжительная линька являются скорее преадаптациями к существованию в южной Субарктике. Установить действительные адаптации еще предстоит. Некоторые косвенные данные свидетельствуют о том, что они будут найдены: сроки развития близких видов в Прибайкалье [6] и приобской лесотундре практически при одной и той же температуре (~20 °С) оказываются несходными.

Листоеду Gonioctena sibirica [6] на увеличение массы тела с 8,25 до 16,5 мг требуется 17 сут. За это время личинка проходит III и IV возрасты (линька особо не выделена), стадию предкуколки и окукливается. Стадия куколки занимает 19 сут. У листоеда Gonioctena ogloblini развитие с начала III возраста до момента окукливания занимает 20 сут; масса тела увеличивается при этом с 13,7 до 18,8 мг. Продолжительность стадии куколки – 25 сут. По нашим данным, Gonioctena linnaeanus за последний возраст увеличивает массу тела с 10,0 до 27,5 мг, на что у личинки уходит 2,8 сут; еще 1 сут она питается, но уже теряет массу, потом забирается в подстилку, где через 3 сут окукливается. С момента линьки на последний возраст до окукливания этому виду понадобилось всего около 7 сут вместо 17–20 сут, как двум видам того же рода в Прибайкалье. И продолжительность стадии куколки составила в среднем всего 8,6 сут вместо 19–25 сут. Точных данных по Gonioctena pallida у нас нет, но они, по нашим наблюдениям, лишь немногим отличаются от G. linnaeanus. От появления на иве первых жуков G. pallida (и почти одновременного обнаружения первых личинок) до появления молодых жуков нового поколения проходит чуть более 3 нед. Быстрому развитию во многом способствуют живорождение, о котором уже упоминалось ранее, и факультативность дополнительного питания [4, 22]; то и другое являются действительными адаптациями к существованию в суровых условиях. Большое значение для личинок имеет и повышение температуры тела за счет солнечной радиации.

Быстрое развитие ранневесенних видов листоедов в условиях южной Субарктики позволяет им завершить генерацию за время, составляющее менее половины вегетационного сезона. Быстрый рост личинок выглядит при этом скорее как адаптация к кормовому ресурсу (и одновременно как следствие его использования), время существования которого ограничено началом сезона, чем к краткости вегетационного сезона как такового. Теоретически ранневесенние виды могли бы дать за веге-

тационный сезон две генерации, если бы не отсутствие летом кормового ресурса необходимого качества. Ранневесенние виды листоедов – это моновольтинные виды с облигатной диапаузой, как любые ранневесенние филлофаги средней полосы [13].

Виды, развивающиеся на травянистых растениях и тоже имеющие высокую скорость роста, выходят с зимовки заметно позднее и имеют стадию яйца, удлиняющую общее развитие. Будучи поливольтинными в более южных частях ареала, в условиях Нижнего Приобья они заканчивают развитие обычно только в августе и не имеют времени для второй генерации (например, Gastrophysa viridula [12]). Не установлено, сформировалась ли у них облигатная моновольтинность, как это бывает у северных популяций поливольтинных видов, или же они остались поливольтинными и диапауза обусловливается действием низких температур [13]. В последнем случае в ранние теплые летние сезоны эти виды могли бы давать второе поколение, так как корм необходимого качества имеется в течение всего вегетационного периода. К сожалению, простые наблюдения в природе не дают необходимой информации для ответа на этот вопрос из-за растянутости яйцекладки, большой мозаичности биотопов по температурным условиям, а возможно, и разных сроков развития на разных кормовых растениях.

Наконец, летние виды древесных филлофагов питаются на зрелой листве. Имея подходящий кормовой ресурс до конца вегетационного сезона, они, несмотря на более медленное развитие, дают в средних широтах не одну генерацию (в районе Екатеринбурга у Phratora – обычно две). В литературе имеются сведения о возможности второй генерации у Phratora polaris в условиях южной Субарктики [26]: для первой генерации откладка яиц регистрировалась в конце июня, а личинок второй генерации наблюдали в сентябре, хотя и не каждый год. В условиях Нижнего Приобья вторая генерация у этого вида, по-видимому, невозможна из-за более короткого вегетационного сезона: появление жуков на растениях и откладка яиц отмечаются здесь обычно не ранее середины июля, а к концу августа уже заметно проявляется осеннее окрашивание листьев.

Две генерации возможны в условиях Нижнего Приобья у Plagiodera versicolora. Этот вид, ранее совершенно не встречавшийся в сборах, в отдельных районах стал массовым после необычайно теплых летних сезонов 1987–1990 гг. Во всяком случае, в относительно холодное лето 1996 г. первая генерация этого вида полностью прошла развитие в июле и к концу месяца на растениях (ива и осина) уже не было ни куколок, ни имаго. Полевые работы завершились в 1996 г. в начале августа, но в предыдущем году при теплом и раннем вегетационном сезоне многочисленные личинки были обнаружены именно в августе, а к концу второй декады месяца появились и имаго. Безусловно, это вторая генерация. Однако она имеет место (или по крайней мере бывает многочисленной) не каждый год. Быстрый рост личинок данного вида, несмотря на питание зрелой листвой, и их короткая линька способствуют быстрому развитию, так же как и небольшие – даже для листоеда – размеры тела.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бабенко А.Б.* // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113. Вып. 2. С. 223.
2. *Берман Д.И., Лейрих А.Н., Якимчук Н.В.* // Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 9. С. 86.
3. *Богачева И.А.* // Зоол. журн. 1995. Т. 74. № 8. С. 83.
4. *Богачева И.А., Дубешко Л.Н.* // Экология. 1975. № 3. С. 94.
5. *Дубешко Л.Н.* // Листоеды Приморского хребта на Байкале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: Иркут. гос. ун-т, 1971. 21 с.
6. *Дубешко Л.Н.* // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1980. С. 35.
7. *Дубешко Л.Н., Медведев Л.Н.* Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1989. 224 с.
8. *Захваткин Ю.А.* // Науч. докл. высш. шк. (Биол. науки). 1966. № 3. С. 27.

9. Колорадский картофельный жук, Leptinotarsa decemlineata Say. М.: Наука, 1981. 375 с.
10. *Ланцов В.И., Чернов Ю.И.* Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука, 1987. 176 с.
11. *Медведев Л.Н., Хрулева О.А.* // Животный мир острова Врангеля. Владивосток, 1986. С. 135.
12. *Россолимо Т.Е.* // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 1. С. 154.
13. *Саулич А.Х.* Экспериментальный анализ сезонного развития насекомых и оценка возможности их расселения: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Биол. НИИ Санкт-Петербургского гос. ун-та, 1996. 43 с.
14. *Чернов Ю.И.* // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 6. С. 846.
15. *Чернов Ю.И.* // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 3. С. 394.
16. *Чернов Ю.И.* // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука, 1984. С. 154.
17. *Чернов Ю.И., Медведев Л.Н., Хрулева О.А.* // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 9. С. 78.
18. *Ayres M.P., MacLean S.F.* // Oikos. 1987. V. 48. № 3. P. 273.
19. *Bogacheva I.A.* // Russian Entomol. J. 1993. V. 2. № 5–6. P. 105.
20. *Horton D.R.* // Canad. Entomol. 1989. V. 121. № 9. P. 777.
21. *Johnson N.D., Brain S.A., Ehrlich P.R.* // Oecologia. 1985. V. 66. № 1. P. 106.
22. *Lamb R.J., Gerber G.H.* // Oecologia. 1985. V. 67. № 1. P. 8.
23. *Matsuki M., Ayres M.P., MacLean S.F.* // Environ. Entomol. 1994. V. 23. № 3. P. 719.
24. *Slansky F., Scriber J.M.* // Entomol. Soc. Amer. Bull. 1982. V. 28. № 1. P. 43.
25. *Stamp N.E.* // Oecologia. 1990. V. 82. № 1. P. 107.
26. *Tenow O.* // Zoologiska Bidrag. Uppsala. 1963. Bd 35. S. 545.

Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург

I.A. BOGACHEVA

ADAPTIVE PECULIARITIES OF LIFE CYCLES IN LEAF BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) IN THE SOUTH SUBARCTIC

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

The relative growth rate and molting time were estimated for 7 leaf beetle species inhabiting forest tundra of the lower Ob river basin. The growth rate is found to be high, the molting time in Chrysomelinae is less extended, in Galerucinae it is longer. The short period of molting is supposed to be a pre-adaptation promoting Chrysomelinae travel to the North. The total time of development is reduced due to viviparity, elective imagine feeding and larval basking. In many species development of one generation takes less than a month, however, the second generation was observed only in Plagiodera.