ISSN 0044-4596

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

ТОМ L
№4

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
1989

УДК 574.4+591.1+595.7

И. А. БОГАЧЕВА

ВОЗМОЖНОСТЬ ПРОЯВЛЕНИЯ ИНДУЦИРОВАННОЙ ЗАЩИТЫ В ОТВЕТ НА ПИТАНИЕ ФИЛЛОФАГОВ У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ СУБАРКТИКИ

На примере березы Betula tortuosa в условиях лесотундры рассматривается вопрос о том, действительно ли поврежденные листья защищают себя и соседние листья от дальнейших повреждений. При помощи сравнения частоты реально встречающихся совместных повреждений листьев с теоретически ожидаемой при случайном распределении показано, что антибиоз, обнаруженный в лабораторных экспериментах, не влияет на распределение филлофагов в природе. Критически пересматриваются доказательства существования антибиоза, использующиеся другими авторами.

Немногим более десяти лет назад было установлено, что увеличение содержания в тканях растений веществ, имеющих токсическое или репеллентное действие, может происходить в ответ на питание филлофага. Такой тип реакции растения, когда химические изменения появляются в тканях листа в течение нескольких часов или дней после отторжения небольшой части листа и затем довольно быстро исчезают, был убедительно показан на многих растениях (Walker-Simmons, Ryan, 1977; Baldwin, Schultz, 1983; VanHoven, 1984; Raupp, Denno, 1984; Wratten et al., 1984). Особенно подробно это явление на березе извилистой было изучено группой финских исследователей. Они показали, что в поврежденном листе и соседних с ним листьях возрастает количество фенолов. В экспериментах по выкармливанию личинок березовых филлофагов было установлено, что листья с поврежденных побегов задерживают их рост и приводят к снижению веса (плодовитости) имаго (Haukioja, Niemelä, 1977; Niemelä et al., 1979; Haukioja, 1982). Для одного вида было также отмечено статистически достоверное увеличение смертности (Haukioja, Niemelä, 1979). Те же эффекты были позднее продемонстрированы для филлофагов ивы (Raupp, Denno, 1984), лиственницы (Niemelä et al., 1980) и других древесных растений.

Ввиду явной неблагоприятности для филлофага питания уже поврежденным листом можно было бы предположить, что у филлофагов существуют механизмы избегания таких листьев. И действительно, в лабораторном эксперименте на гусеницах чешуекрылых было показано, что они предпочитают питаться на неповрежденных листьях березы (Wratten et al., 1984). Такая реакция была бы благоприятной не только для филлофагов, но и для растения, так как вызывала бы перераспределение повреждений внутри кроны (Edwards, Wratten, 1983; Silkstone, 1987), не позволяя ему терять единицы своего объема — ветки. Другие преимущества, которые может получить растение,— отсеивание части филлофагов при вынужденных переходах за счет падений и хищничества (Edwards, Wratten, 1983). Некоторые исследователи полагают, что определенный уровень освоения листьев (60—70%) вызывает у всего растения «накопление суммарной резистентности» (Рафес, Соколов, 1984), остальные 30—40% листьев остаются интактными. Однако наличие этой реакции — избегания филлофагами поврежденных листьев в природе — еще следует доказать. В Субарктике таких работ не проводили.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по березе извилистой собран нами в 1983—1984 гг. в окрестностях г. Лабытнанги (низовья Оби) и на Полярном Урале. Биоценозы представляли собой березовое редколесье (площадки 1 и 2 в окрест-

ностях Лабытнанги) или елово-березовый лес (площадки 3 и 4 на Полярном Урале); подробное описание площадок приводили ранее (Богачева, 1980). На каждой из четырех выбранных площадок в конце вегетационного сезона брали пробу из 20—25 веток (1000—1500 листьев); на площадке 2, кроме того, брали пробы еженедельно в течение почти всего вегетационного сезона (с начала июля до второй половины августа), чтобы проследить сезонную динамику поврежденности. Поврежденность оценивали в баллах, указывая при этом тип повреждения листа (ПЛ). Было выявлено 15 хорошо различающихся типов ПЛ, 9 из которых принадлежали грызущим вредителям, а 6 — минерам (Богачева, 1984). В этой статье мы указываем те ПЛ, которые в выбранных нами пробах встречались чаще других; в таблицах приведены только номера этих ПЛ: 1) грубые погрызы листьев, принадлежащие пяденице Oporinia autumnata или одиночным пилильщикам; 2) ПЛ пилильщиком из сем. Tenthredinidae, скелетирующим мелкие участки листа с нижней стороны; 3) погрызы слоников Polydrusus ruficornis; 4) ПЛ листоедами, в основном Phyllodecta polaris, скелетирующими крупные участки листа с верхней стороны; 5) мины Parornix, сем. Gracilariidae; 6) мины Leucoptera, сем. Lyonetiidae; 7) мины Scolioneura, сем. Tenthredinidae. ПЛ, наносимые сосущими насекомыми (тли, цикадки, медяницы), и галлы не регистрировали.

Использовали два пути для проверки предположения о том, что лист, будучи поврежден, предохраняет себя и соседние листья от дальнейших повреждений. Рассмотрена частота совместной (на одном листе) встречаемости разных типов ПЛ, а также распределение их на соседних листьях укороченных побегов (безотносительно к типу ПЛ).

При индуцированной защите лист, поврежденный видом А, будет достоверно менее привлекателен для питания филлофагом вида В, чем неповрежденный лист (или, применительно к брахибластам, листья на уже поврежденном брахибласте будут повреждаться реже, чем на неповрежденном). Иными словами, совместное повреждение одного листа двумя видами филлофагов или повреждение двух листьев одного брахибласта должно встречаться реже, чем это ожидалось бы при независимом распределении ПЛ. На практике достаточно сравнения числа листьев (или брахибластов) с совместными ПЛ, встречающихся в пробе, с их теоретически ожидаемым числом.

Задача определения теоретически ожидаемого числа совместно поврежденных листьев двумя видами филлофагов представляет наибольшие трудности. Нельзя проводить анализ по рандомизированной пробе (Putman, 1984); в этом случае неверно предположение о том, что филлофаги везде встречаются более или менее равномерно. На самом же деле требования видов к качеству корма и экологическим параметрам среды различны, в результате чего они по-разному осваивают разные типы побегов, части кроны, биотопы и т. д. Мы предлагаем, не анализируя причин выбора разными видами той или иной ветки, исходить из последствий такого выбора, подсчитывая число совместных ПЛ для каждой ветки раздельно, а для всей пробы получать его суммированием результатов по всем веткам. Внутри ветки неоднородность материала — разное качество листвы на ауксибластах и брахибластах. Чтобы устранить и это, предлагаем вести анализ только на листьях брахибластов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно работам финских исследователей, при повреждении листа защитные вещества накапливаются не только в нем самом, но и в соседних листьях, хотя и в меньшей мере (Хаукиойа, 1980). Если этот эффект играет в природе защитную роль, то это означает, что поврежденный лист может защищать от повреждений соседний лист, и тогда побеги, на которых повреждено более одного листа, должны встречаться реже, чем это ожидалось бы при независимом одно от другого распределении повреждений по листьям.

Таблица 1

Сравнение реального числа брахибластов березы с двумя поврежденными листьями с теоретически ожидаемым при независимом распределении

Номер площадки	Дата учета	Число брахибластов с двумя листьями	Число брахибластов с двумя поврежденными листьями	
			теоретически ожидаемое	реальное
1	10.VII.1983	196	62,4	69
2	10. VII.1983	160	5,8	9
2	18. VII.1983	148	9,1	11
2	24. VII.1983	134	29,7	30
2	08.VIII.1983	150	21,5	22
2	14.VIII.1983	105	18,3	20
2	21.VIII.1983	121	22,6	24
3	13.VIII.1983	149	9,2	13
4	17.VIII.1983	135	60,6	58
1	12.VIII.1984	95	41,8	44
2	05. VII.1984	231	2,6	3
2	12. VII.1984	188	7,3	9
2	17. VII.1984	173	6,1	6
2	23. VII.1984	168	10,0	14
2	11.VIII.1984	183	73,6	79
2	18.VIII.1984	163	63,4	67
2	23.VIII.1984	156	42,9	48
3	14.VIII.1984	105	13,0	12

Таблица 2

Сравнение теоретически ожидаемой (в верхней правой половине) и реальной совместной встречаемости разных типов повреждений на листьях березы, окр. Салехарда, 25.VIII.1984 г.

Тип повреждений	1	2	3	4	5	7
1	—	0,7	82,8	4,0	2,4	13,4
2	1	—	2,4	0,0	0,1	0,2
3	81	2	—	3,2	6,2	28,8
4	4	0	3	—	0,2	0,7
5	1	0	7	0	—	0,5
7	11	0	33	0	1	—

Мы провели этот анализ, отобрав для простоты подсчетов брахибласты с двумя листьями. В пробе их встречается в среднем около 150. Результаты представлены в табл. 1. Как видно из таблицы, брахибласты, у которых повреждены оба листа, встречаются примерно так, как ожидалось бы при случайном распределении ПЛ. Мы располагаем еще девятью пробами, взятыми в конце 1983 г. в разных точках вокруг Лабытнанги, и одной пробой из района Салехардского аэропорта, по которым можно провести такой же анализ. Среди этих проб нет ни одной, где брахибластов с двумя поврежденными листьями было бы встречено достоверно меньше, чем теоретически ожидаемое число. Следовательно, этот метод анализа не позволяет выявить воздействия защитных веществ, образовавшихся в поврежденном листе, на распределение филлофагов на соседних листьях.

Можно предвидеть возражения о том, что требуется более углубленный анализ этого явления. Так, например, П. М. Рафес (1981, с. 153) замечает, что «данные о нападении летом на листья, поврежденные весной, отнюдь не опровергают положения об их репеллентности для весенних вредителей». Хаукиойа и Ниемела (Haukioja, Niemelä, 1979) также сообщают, что к концу сезона, когда происходит общее повышение содержания фенолов в листьях березы, питание поврежденным листом уже не влияет на развитие личинок; видимо, осенние виды адаптированы к повышенному содержанию фенолов. Однако данные табл. 1 показывают,

Таблица 9

Сравнение теоретически ожидаемой и реальной совместной встречаемости разных типов повреждений на листьях березы, Полярный Урал, 17.VIII.1983 г.

Тип повреждений	1	2	4	6
1	—	10,0	7,4	37,7
2	9	—	8,8	73,8
4	9	4	—	16,0
6	49*	90*	13	—

Примечание. Звездочкой обозначены достоверные различия; $P<0{,}01$.

Таблица 4

Сравнение теоретически ожидаемой и реальной совместной встречаемости разных типов повреждений на листьях березы, Лабытнанги, 12.VIII.1984 г.

Тип повреждений	1	2	3	5
1	—	2,8	37,9	1,2
2	2	—	12,9	0,1
3	36	12	—	6,8
5	1	0	8	—

что никакой репеллентности не наблюдается и в начале сезона, и это тем более интересно, что процент поврежденной листвы в это время невелик и филлофаг легко мог бы найти еще не повреждавшийся брахибласт, если бы поврежденный и соседние с ним листья действительно обладали репеллентностью.

Другой способ доказательства существования индуцированной защиты — изучение частоты встречаемости совместных повреждений одного листа. Примеры такого сравнения приведены в табл. 2—4. Встречаемость совместных ПЛ примерно соответствует теоретически ожидаемой, а в ряде случаев, наоборот, достоверно выше (табл. 3). Наблюдается явление, противоположное репелленции — разные группы филлофагов предпочитают питаться на одних и тех же листьях. Так же были проанализированы остальные 25 проб, примерно с таким же результатом.

Таким образом, на имеющемся у нас материале невозможно доказать, что растения, выделяя защитные вещества, оказывают репеллентное воздействие на филлофагов, влияют на их распределение. В то же время, по литературным данным, существует индуцированная защита для древесных растений в более южных районах; в Англии (Putman, 1984); в Аризоне (Faeth, 1985); в лесостепном Зауралье (Рафес, 1980. 1981; Рафес, Соколов, 1976, 1984).

При более внимательном рассмотрении выяснилось, однако, что многие аргументы, которые приводятся как доказательство существования антибиоза, в действительности таковыми не являются. Например, П. М. Рафес и В. К. Соколов (1976, 1984) доказывают существование репеллентности у поврежденных листьев по наличию достаточно тесной обратной зависимости между поврежденностью листьев березы грызущими вредителями и галлообразователями, грызущими и минерами и т. д. К подобным косвенным доказательствам нужно подходить с осторожностью, так как при широком спектре экологических условий найденная корреляция может отражать лишь различия в экологических требованиях разных групп, но не их антагонистические отношения. Оценки типа «совместные повреждения встречаются редко» также не могут быть убедительными без сопоставления со случайным распределением (Рафес, Соколов, 1976, 1984). В тех же случаях, когда такое сопостав-

ление сделано и достоверное уменьшение числа совместных ПЛ обнаружено, оно также еще не доказывает существования индуцированной защиты, если проводится на рандомизированной пробе (Putman, 1984). Данные виды (или группы видов) по каким-то причинам лишь не питаются на одних и тех же листьях; обусловлено ли это повреждением листа или различными экологическими требованиями видов — еще предстоит доказать.

Итак, выясняется, что возможность существования такого явления, когда повреждения дерева создают ему устойчивость к дальнейшим повреждениям (при малых размерах общего изъятия площади листьев), требует еще серьезного подтверждения и в лесной зоне. Нам известна только одна такая работа (Silkstone, 1987); выполнена она методом полевого эксперимента, где поврежденный лист и неповрежденный по всем остальным параметрам были одинаковы. Попытки других авторов (Fowler, Lawton, 1985; Bergelson et al., 1986 — цит. по Silkstone, 1987) обнаружить явление индуцированной защиты оказались неудачными.

Для индуцированной защиты кроме выделения пораненным листом аллелохемиков необходимо, чтобы при этом лист приобретал репеллентные свойства. Это, однако, не всегда наблюдается даже в лабораторных экспериментах (Raupp, Denno, 1984; Hartley, Lawton, 1987), где ПЛ и возникающие в нем при этом изменения остаются единственным фактором, отличающим его от интактного листа.

В природе к этим факторам прибавляются и другие. Как ни старались мы нивелировать все различия, которые могут вызвать избирательное питание филлофагов, все же еще они остаются даже среди листьев на брахибластах одной ветки. Это листья разной величины и по-разному освещенные. Первый из этих факторов вряд ли играет большую роль, зато второй может быть важным, особенно на Севере с его суровыми климатическими условиями. По-видимому, именно он и является причиной уже отмечавшихся нами случаев питания разных филлофагов одними и теми же листьями (табл. 3). Таким образом, в зоне лесотундры на березах явление индуцированной защиты нами не обнаружено. Поврежденный лист не защищает себя (и соседние листья) от дальнейших повреждений, хотя выделение аллелохемиков как реакция на повреждение листа — явление, общее для всех берез (Wratten et al., 1984; Silkstone, 1987) и осуществляющееся везде, в том числе и в Субарктике (Haukioja, Niemelä, 1977). Видимо, на выбор листа как кормового объекта оказывает решающее влияние не то, был ли он раньше поврежден, а иные факторы; на Севере в качестве одной из важнейших причин могут выступать благоприятные температурные условия (освещенность листа). Ряд работ, сделанных в самые последние годы в умеренной зоне, вообще ставит под сомнение и адаптивность филлофагов к избеганию питаться поврежденным листом (Hartley, Lawton, 1987), и тем более сколько-нибудь значительную роль этого в защите растения от дальнейших повреждений (Silkstone, 1987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богачева И. А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия//Фауна и экология насекомых Приобского Севера: Тр. ИЭРиЖ. Свердловск, 1980. С. 45—68.

Богачева И. А. Распределение насекомых-филлофагов в кроне березы извилистой у северной границы древесной растительности//Экология. 1984. № 3. С. 60—66.

Рафес П. М. Биогеоценологические исследования растительноядных лесных насекомых. М.: Наука, 1980. 168 с.

Рафес П. М. Взаимодействие лесных насекомых, повреждающих листья, с кормовыми деревьями//Итоги науки и техники. Энтомология. Т. 5. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1981. С. 140—202.

Рафес П. М., Соколов В. К. О взаимодействии фоновых вредителей листвы с кормовым деревом//ДАН СССР. 1976. Т. 228. № 1. С. 246—247.

Рафес П. М., Соколов В. К. Взаимодействие фоновых вредителей листвы с кормовым деревом//Исследование биоценозов лесостепи Зауралья (на примере Троицкого лесостепного заповедника). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. С. 85—89.

Хаукиойа Э. Влияние зимних температур на вспышки размножения Oporinia autumnata

(Lepidoptera, Geometridae)//Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 126—132.
Baldwin T. J., Schultz J. C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants.//Science. 1983, V. 221. P. 277—279.
Edwards P. J., Wratten S. D. Wound induced defences in plants and their consequences to pattern of insect grazing//Oecologia. 1983. V. 59. P. 88—93.
Faeth S. H. Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels// Ecology. 1985. V. 66. № 3. P. 870—875.
Hartley S. E., Lawton J. H. Effect of different types of damage on the chemistry of birch foliage, and the responses of birch feeding insects//Oecologia. 1987. V. 74. № 3. P. 432—437.
Haukioja E. Inducible defences of white birch to a geometrid defoliator, Epirrita autumnata//Proc. 5th Symp. Insect-Plant Relationships. Wageningen, 1982. P. 199—203.
Haukioja E. Niemelä P. Retarded growth of a geometrid larvae after mechanical damage to leaves of its host tree//Ann. Zool. Fennici. 1977. V. 14. № 1. P. 48—52.
Haukioja E., Niemelä P. Birch leaves as resource for herbivores: seasonal occurence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves//Oecologia. 1979. V. 39. № 2. P. 151—160.
Niemelä P., Aro E.-M., Haukioja E. Berch leaves as a recource for herbivores. Damage-induced increase in leaf phenols with trypsin-inhibiting effects//Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1979. V. 15. P. 37—40.
Niemelä P., Ojala H., Ojala M.-L., Haukioja E. Retarded growth of lepidopteran larvae after mechanical damage to leaves of tamarack and dwarf birch near Schefferwille, central Quebec-Labrador peninsula//McGill Sub.-Arct. Res. Rep. 1980. V. 30. P. 52—56.
Putman R. J. Detection of inter- and intra-specific competition in the insect communities of british trees: a practical exercise in community biology//J. Biol. Educ. 1984. V. 18. № 4. P. 313—315.
Raupp M. J., Denno R. F. The suitability of damaged willow leaves as food for leaf beetle, Plagiodera versicola//Ecol. Entomol. 1984. V. 9. № 4. P. 443—448..
Silkstone B. E. The consequences of leaf damage to subsequent insect grazing on birch (Betula spp): a field experiment//Oecologia. 1987. V. 74. № 1. P. 149—152.
Hoven W. van. Trees' secret warning system against browsers//Custos. 1984. V. 13. № 5. P. 14—16.
Walker-Simmons M., Ryan C. A. Wound-induced accumulation of trypsin inhibitor activities in plant leaves//Plant Physiology. 1977. V. 59. № 3. P. 437—439.
Wratten S. D., Edwards P. J., Dunn J. Wound-induced changes is the palatability of Betula pubescens and B. pendula//Oecologia. 1984. V. 61. № 3. P. 372—375.

Институт экологии растений
и животных УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
26.IV.1986

A POSSIBILITY OF INDUCIBLE DEFENSE AS A RESPONSE TO FEEDING OF PHYLLOPHAGOUS INSECTS IN THE SUBARCTIC TREES

BOGACHEVA I. A.

Institute of Plant and Animal Ecology, the Ural Branch, USSR Academy of Sciences

A notion that a damaged leaf can defend itself and neighboring leaves from further damage has been tested on mountain birch in forest tundra of low Ob region. If inducible defense exists, joint damage should occur less frequently than could be expected at their independent distribution. We found that the distribution of damaged leaves was similar to independent distribution, and in some cases, joint damage occurred more frequently. The data obtained suggest that even in birch, which produces phenols in response to leaf damage, distribution of phyllophagous insects are determined by some other factor. Published data on inducible defense has been considered.