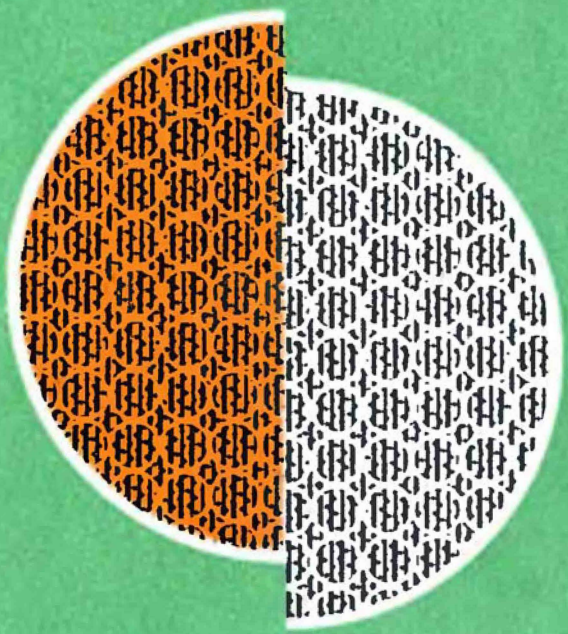
И. А. БОГАЧЕВА

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ И РАСТЕНИЙ В ЭКОСИСТЕМАХ СУБАРКТИКИ



УДК 574.4+595.7+591.531.1

Богачева И. А. **Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики.** Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Для Субарктики — региона с суровыми климатическими условиями — рассматриваются вопросы взаимоотношения растений и насекомых — фитофагов: предпочтение фитофагами определенных видов и жизненных форм растений, распределение насекомых в пределах кроны одного растения, пространственная (биотопическая, локальная и др.) изменчивость взаимоотношений насекомых и растений, динамика численности насекомых и сезонная динамика состава консорций и поврежденности растений, реакция растений на повреждения листового аппарата. Обсуждается роль абиотических и биоценотических факторов в пространственно-временной изменчивости состава и функционирования консорций древесных растений в Субарктике. Выявлены особенности взаимоотношений растение — насекомое в Субарктике по сравнению с другими климатическими зонами. Работа представляет интерес для энтомологов, занимающихся экологией насекомых, и для специалистов — биоценологов, особенно работающих в северных регионах.

Ответственный редактор

кандидат биологических наук **Ф. В. Кряжимский**

Рецензенты

кандидат биологических наук **Ю. А. Малоземов,**
кандидат биологических наук **Ю. Н. Баранчиков**

Б $\frac{21008—1614—140(88)}{055(02)7}$ 1990

© УрО АН СССР, 1990

И. А. Богачева

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ И РАСТЕНИЙ В ЭКОСИСТЕМАХ СУБАРКТИКИ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии
растений и животных
и НИСО УрО АН СССР

Редактор С. С. Гаврилова
Обложка художника М. Н. Гарипова
Технический редактор Н. Р. Рабинович
Корректор Н. В. Каткова

НИСО № 140(88)1614. Сдано в набор 30.10.89. Подписано в печать 13.11.90. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 8.5. Уч.-изд. л. 10. Тираж 600. Заказ № 615. Цена 1 р. 60 к.

НИСО УрО АН СССР. Свердловск, ГСП-169,
ул. Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий».
Свердловск, пр. Ленина, 49.

ВВЕДЕНИЕ

В 60—70-е годы в связи с хозяйственным освоением Севера в нашей стране резко возрос интерес к растительному и животному миру этих регионов. Дополнительный толчок исследованиям как в нашей стране, так и за рубежом дала Международная Биологическая программа. Была создана широкая сеть биологических стационаров, в том числе и в высоких широтах. На их базе ученые смогли перейти от экспедиционных исследований, преимущественно флористических и фаунистических, к регулярному и углубленному изучению растительных сообществ и животного населения заполярных территорий.

Изучение животных Арктики и Субарктики, в первое время сосредоточенное на хозяйственно ценных видах (северном олене, пушных зверях, промысловых птицах и др.), в эти годы распространяется на весь зоокомпонент биогеоценозов. Теперь изучаются виды и их комплексы, играющие важную биоценотическую роль. Таковы многие группы беспозвоночных. Более подробно (в нашей стране в первую очередь благодаря работам Ю. И. Чернова) изучено население почвы и моховой дернины — от приуроченности его к определенным элементам микрорельефа до ландшафтных и зональных особенностей его структуры и функциональных связей (Чернов, 1966; 1978б; 1980). Сравнительно хорошо изучены также комплекс синантропных двукрылых насекомых (Чернов, 1965) и такая специфическая группа, как антофильные насекомые, имеющая небольшой удельный вес в биогеоценозах, но играющая крайне важную роль (Чернов, 1978а; Шамурин, 1966).

На фоне этих групп менее изученными выглядят растительноядные насекомые. Сравнительно лучше представлены в литературе насекомые — фитофаги, занимающие такие специфические ниши, как ризофаги, антофаги, карпофаги. Что касается филлофагов (их называют еще зеленоядами), то, несмотря на констатацию их доминирования среди фитофагов, внимания им уделено мало. Подчеркивается обеднение этой группы в условиях Заполярья и резкое снижение ее биоценотической роли (Панфилов, 1966; Чернов, 1980). Наверное, перед глазами исследователей, дающих такую оценку роли филлофагов в высоких широтах, стояли картины разрушительных по своим последствиям вспышек численности филлофагов в лесах средней

полосы или яркие впечатления от массовых размножений леммингов на обширных тундровых пространствах. Похоже, что оценка эта более эмоциональна, нежели основательна. Нельзя не принять во внимание и практически полное отсутствие количественных данных, характеризующих роль филлофагов в экосистемах Севера. Во всяком случае, представления о незначительной роли филлофагов неприменимы к южной части Субарктики, где велико и количество основных консорций (Тихомиров, Кищинский, 1972), и число членов в этих консорциях. А филлофаги в отдельных растительных сообществах потребляют здесь такую же долю растительной продукции, как в лиственных лесах средней зоны, и уж, во всяком случае, бóльшую, чем лемминги в периоды между их массовыми размножениями.

Настоящая работа должна, на наш взгляд (по крайней мере, для южных районов Субарктики), ликвидировать этот пробел. Потребление насекомыми листопродукции древесных и кустарниковых пород показано нами в пространственном и временном аспектах. Небольшой материал приводится и по травянистым растениям. Вторая цель, которую мы ставили перед собой,— исследовать причины временной (сезонной, погодовой) динамики состава сообществ насекомых и пространственной изменчивости их группировок и поврежденности растений. В зарубежной литературе эти вопросы и для Субарктики обычно рассматриваются с точки зрения химизма растений. Не отрицая его значения и демонстрируя проявление его действия, мы в то же время показываем и действие других факторов, прежде всего температурного, играющего ведущую роль в этом регионе.

Рассмотрены реакция растений на повреждения насекомыми — филлофагами и то воздействие, которое они оказывают в свою очередь на своих консументов. Такие данные для Субарктики, в отличие от лесной зоны, весьма скудны.

Наконец, данная работа является определенным вкладом в решение тех задач, которые применительно к биогеоценозам лесотундры и тундры были поставлены еще в 70-е годы (Тихомиров, Кищинский, 1972; Чернов, 1972): выявление набора видов — доминантов и консортивных комплексов видов — эдификаторов, изучение их жизненных циклов, биологических особенностей и различий видового состава этих комплексов в разные годы, а также горизонтальной и вертикальной неоднородности тундровых ценозов. Надеемся, что она привлечет внимание исследователей, работающих в северных регионах, и вызовет определенный интерес у всех специалистов, изучающих взаимоотношения между продуцентами и консументами.

ГЛАВА I

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА РАБОТЫ

Безлесные пространства, лежащие севернее Полярного круга, обычно называют Арктикой. Часть ее территории, расположенная между среднеиюльскими изотермами +5° и +12 °С, известна под названием Субарктики. Она включает в себя почти все виды тундр, а на южной границе — лесотундру, которую некоторые авторы рассматривают как самостоятельную зону. Ю. И. Чернов (1980), однако, считает, что правильнее рассматривать ее не как самостоятельную зону, а как переходную полосу между тайгой и тундрой.

Район наших исследований находился в южной Субарктике. В дальнейшем мы будем называть его низовья Оби, Приобская лесотундра или Приобский Север. Обследованные нами места лежат чуть севернее Полярного круга, при пересечении им Оби и Уральских гор. Литературные ссылки будут касаться в значительной степени Финской Лапландии (стационара Кево, южной лесотундры), тундр Фенноскандии, Исландии, Гренландии, Аляски, а в пределах СССР — Таймыра и некоторых других территорий.

Исследования по взаимоотношениям растений и насекомых-фитофагов мы начали в 1970 г. с изучения насекомых, связанных с ивами. Позднее эти исследования были расширены, в них включены и другие листопадные деревья и кустарники. В 1977 г. были заложены четыре стационарных участка: два (1, 2) — в окрестностях г. Лабытнанги и два (3,4) — на Полярном Урале. Поскольку климатические особенности этих районов несколько различаются, охарактеризуем их отдельно. Приведем также описания рельефа и растительности на выбранных участках.

Район г. Лабытнанги находится на севере лесотундровой зоны. Летний сезон (период от средней даты прекращения весенних заморозков до средней даты наступления осенних) составляет около 60 дней. Он приблизительно совпадает с продолжительностью периода со среднесуточной температурой выше 10 °С (с 24 июня по 23 августа). Эти же даты примерно соответствуют началу раскрывания листьев и началу листопада у основных древесных растений. Средняя годовая температура воздуха в г. Салехарде составляет —6,7 °С; наиболее холодный

месяц — январь (—24,4 °С), самый теплый — июль (+13,8 °С). Летние максимумы дневной температуры могут достигать 30 °С, но в течение всего летнего периода возможны и заморозки. Для района характерен избыточно влажный климат, так как возможное испарение меньше годовой суммы осадков, хотя их выпадает в среднем всего 374 мм; наибольшая доля осадков приходится на теплый период (Шиятов, 1974). В настоящее время наблюдается повышение среднегодовой температуры. Предполагается продолжение этой тенденции в ближайшие десятилетия.

Район Полярного Урала характеризуется более низкими температурами и, в связи с этим, более коротким вегетационным сезоном. Развертывание листьев у древесных растений на Полярном Урале в районе станции Красный Камень обыкновенно отстает от района Лабытнанги на 7—10 дней. Осадков здесь выпадает заметно больше, в среднем до 640 мм в год, более половины — в теплый период года (Кузнецова, 1970). Большие перепады высот, расчлененность рельефа создают здесь значительные различия температурного и радиационного режимов, условий увлажнения, толщины и продолжительности существования снежного покрова, а также других факторов, имеющих важное значение для живых организмов.

Участок 1 выбран нами на территории Салехардского стационара Института экологии растений и животных УрО АН СССР в г. Лабытнанги. Это единственный сохранившийся на территории Лабытнанги участок березового редколесья. Верхний ярус представлен здесь березой извилистой *Betula tortuosa*, достигающей высоты 7—8 м. В подлеске изредка попадаются карликовая березка *Betula nana* и шиповник *Rosa acicularis*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют голубика *Vaccinium uliginosum*, черника *V. myrtillus*, брусника *V. vitis-idaea*, багульник *Ledum palustre*, линнея *Linnaea borealis*, вейники *Calamagrostis* spp., овсяница *Festuca ovina*. Территория стационара огорожена, и проход по ней ограничен, однако она все же испытывает на себе сильное антропогенное влияние. От ближайших участков, занятых березовым редколесьем, территория стационара отделена пространством около 1 км, куда входят часть поселка, сырой луг и кустарниковые заросли (Богачева, 1980).

Участок 2 выбран в окрестностях г. Лабытнанги, на расстоянии около 1,5 км к западу от территории стационара. Он расположен на пологом южном склоне долины небольшого ручья, имеет ширину 100—150 м и длину 500—600 м. В прирусловой части долины расположены густые заросли ив: мохнатой *Salix lanata*, сизой *S. glauca*, филиколистной *S. phylicifolia*, лапландской, *S. lapponum*, копьевидной *S. hastata* и др. В травяном ярусе преобладают осоки и пушицы, вейник *C. langsdorfii*, вероника *Veronica septentrionalis*, селезеночник *Chrysosple-*

nium alternifolium, калужница *Caltha palustris*, раковые шейки *Polygonum bistorta*, сердечник *Cardamine palustre*, белозор *Parnassia Palustris*, незабудка *Myosotis palustris*, княженика *Rubus arcticus* и др. Выше по склону располагаются участки крупнобугристой ерниковой тундры, где верхний ярус представлен карликовой березкой и отчасти ивами. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают багульник, андромеда *Andromeda polyfolia*, водяника *Empetrum* spp., голубика, брусника, морошка *Rubus chamaemorus*, а среди мхов — виды рода *Sphagnum*. Еще выше по склону располагаются сухие биотопы, занятые березовым редколесьем. Верхний ярус представлен здесь березой извилистой, лиственницей *Larix sibirica*, елью *Picea obovata*. В кустарниковом ярусе доминирует карликовая березка, встречаются шиповник и можжевельник *Juniperus* sp. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают багульник, голубика, брусника, водяника, арктоус *Arctous alpina*, осока *Carex globularis*, среди мхов — виды рода *Polytrichum*. Участок, особенно в верхней, наиболее сухой части, носит заметные следы антропогенного воздействия. Все растительные сообщества, представленные на нем, широко распространены в окрестностях г. Лабытнанги (Горчаковский, Троценко, 1974).

Участок 3 расположен в 50 км от г. Лабытнанги, на Полярном Урале (станция Красный Камень), в долине реки Собь. Здесь также обследовали территорию (шириной 100—150 м, длиной около 600 м) от левого (южного) облесенного склона долины до русла реки. Эта территория очень разнообразна как по характеру рельефа, так и по растительным группировкам. Вдоль железной дороги тянется неширокая полоса ерника и ивняка. Большие участки, на которых лес ранее был вырублен, заняты частой порослью березы извилистой, отдельными невысокими кустами ив филиколистной, мохнатой, сизой и шерстистопобегой *S. dasyclados*, изредка синей жимолости *Lonicera coerulea* и смородины шершавой *Ribes hispidulum*. Для этих антропогенных участков характерны такие травянистые растения, как трехреберник *Tripleurospermum inodorum*, чихотная трава *Ptarmica vulgaris*, иван-чай *Chamaenerium angustifolium* и др. На крутых склонах оврагов и по берегам стариц растут смородина и жимолость, на две оврагов — ивняк (высотой до 2 м). Очень интересны сохранившиеся участки березового леса, где верхний ярус наряду с березой извилистой создают ель, изредка рябина *Sorbus glabrata*. Подлесок выражен плохо, только местами встречаются заросли карликовой березки, отдельные кусты жимолости и ивы. Травяно-моховой ярус таких участков типично лесной, состоящий из линнеи северной, седмичника *Trientalis europaea*, грушанки *Pyrola rotundifolia*, черники, голубики, брусники, княженики, морошки, изредка — костяники *Rubus saxatilis*, мхов *Polytrichum*, *Hylocomium*, *Aulacomnium*. На низких местах травяной ярус в основном

представлен вейником *Calamagrostis* spp. и луговыми травами — вероникой, геранью белоцветковой *Ceranium albiflorum*, фиалкой *Viola epipsila*, купальницей, василистником. Своеобразен небольшой участок леса, образованного деревьями ивы шерстистопобегой высотой 4—5 м, с густым подлеском из смородины шершавой и высокотравья (вейника, борца, живокости, дудника и др.). На берегу Соби преобладает ивняк с небольшой примесью ольхи кустарниковой *Alnus fruticosa*, а поляны между кустами заняты травянистой растительностью, местами едва прикрывающей песок и щебень речных выносов, но необыкновенно разнообразной по видовому составу.

Участок 4 не представляет собой единой территории, так условно обозначили верхний предел распространения древесных пород в горах Полярного Урала. Для березы извилистой и ольхи кустарниковой — это пояс кустарников. На горе Сланцевой (на склоне южной экспозиции) он находится на 300—400 м выше дна долины. В верхнем ярусе, кроме березы и ольхи, изредка встречаются рябина и лиственница. Травяно-моховой ярус образован седмичником, сердечником горьким *Cardamine amara*, княженикой, брусникой, линнеей, овсяницей *Festuca* sp., плауном *Lycopodium sp.*, мхами *Aulacomnium, Hylocomium, Polytrichum*. Много опада, в основном ольхового. Пояс кустарников резко ограничен вверху каменистыми россыпями.

Верхний предел распространения березки карликовой и ивы мохнатой — каменистые россыпи и горная тундра. Выбранный нами участок находится в седловине между горой Сланцевой и соседней вершиной, на высоте около 450 м выше дна долины. Он занят тундрой — щебнистой кустарничковой и зеленомошной кустарничковой. Кустарники не образуют сомкнутого покрова, низкорослы, они представлены карликовой березкой и ивой мохнатой. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют багульник, голубика, брусника, водяника, андромеда, филлодоце *Phyllodoce coerulea*, мытники *Pedicularis lapponica* и *P. oederi*, раковые шейки. На зарастающих пятнах голого грунта в верхней части площадки присутствуют куропаточья трава *Dryas octopetala*, диапензия *Diapensia lapponica*, жирянка *Pinguicola alpina*.

Для изучения были выбраны консорции восьми видов древесных растений. Не все виды представлены на всех четырех участках. На участке 1 изучали только березу извилистую. Признаваемая раньше самостоятельным видом *Betula tortuosa* в настоящее время обычно рассматривается как подвид березы пушистой (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*) или ее разновидность (Ермаков, 1986). Только этот вид изучали на всех четырех участках. Карликовая березка *Betula nana*, ива мохнатая *Salix lanata* обследовались на участках 2, 3, 4. Консорции ивы филиколистной, не заходящей далеко в горы, изучали лишь на участках 2, 3. Ива шерстистопобегая *S. dasyclados*, смородина

шершавая *Ribes hispidulum*, синяя жимолость *Lonicera coerulea* достаточно хорошо представлены лишь на участке 3. Наконец, ольху кустарниковую регулярно обследовали только на участке 4, где она образует почти одновидовые кустарниковые заросли. Участки, где были собраны для обследования травянистые растения, указаны в табл. 1.

ГЛАВА II

ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ РАБОТЫ

Изучение взаимоотношений растений и растительноядных насекомых — проблема биогеоценологическая. Она предполагает, с одной стороны, изучение консортивных сообществ насекомых, изменения их состава во времени и в пространстве. Объектом исследования в данном случае являются насекомые, и это — задача энтомолога. С другой стороны, при изучении воздействия насекомых на растения объектом работы становится, по сути дела, растение (или растительное сообщество). Такие работы, особенно экспериментальные, выполнялись и выполняются ботаниками. Соединение усилий этих исследователей и должно приводить в идеале к решению проблемы.

Но есть другой путь, и в последнее время исследователи прибегают к нему все чаще: при изучении воздействий насекомых на растения и даже при изучении состава консорций пользоваться следами, которые насекомые оставляют на листьях, питаясь ими. Диапазон задач, решаемых таким путем, достаточно широк — от изучения фенологии и динамики численности отдельных видов (Luck, Schriven, 1976) до взаимоотношений между разными видами филлофагов и между филлофагом и кормовым растением. В этих случаях исследователь, хотя и имеет в качестве объекта изучения растение, решает не ботанические, а биоценологические, а то и чисто энтомологические задачи. Такие работы выполняют энтомологи, и сопровождаются они обычно исследованиями самих энтомологических объектов: состава группировок насекомых, фенологии и биологических особенностей отдельных видов, их обилия и т. д. Именно этот путь мы и выбрали для решения своей задачи.

К настоящему времени хорошо разработаны не только методы изучения консортивных связей насекомых с растениями (Арнольди, 1960), но и количественных учетов насекомых, а также оценки их биомассы («Программа и методика...», 1966). Мы пользовались ими в своих более ранних исследованиях, изучая ивовые консорции на стационаре Харп (Богачева, 1975). Эти методы позволяют с необходимой точностью оценить требуемые параметры при изучении, например, сезонной динамики численности основных видов филлофагов. Но все эти методы довольно трудоемки и требуют присутствия исследователя на

месте в течение всего сезона, что оказывается невозможным, поскольку исследователь изучает несколько иногда весьма удаленных друг от друга точек. Систематическая работа в течение всего сезона по необходимости заменяется кратковременными выездами на место работы. В Субарктике, где сезонные изменения совершаются быстро, а погодные условия конкретного сезона модифицируют и фенологию, и активность насекомых, это особенно опасно. Самые точные методы количественных учетов дадут в этом случае лишь иллюзию достоверности получаемых результатов. В такой ситуации, которая в реальной жизни складывается весьма часто, неоценимую информацию наблюдателю даст анализ повреждений на листьях кормовых растений, которые в любой момент сезона как бы подытоживают всю деятельность насекомых — филлофагов, происходившую за предшествующий период.

Работы по изучению взаимосвязей насекомых-фитофагов и растений должны начинаться с изучения видового состава группировок насекомых. Для этого мы, как рекомендует Л. В. Арнольди (1960), проводили энтомологическое кошение по однородным куртинам растений. Использовали стандартный энтомологический сачок диаметром 30 см (одновременно брали обычно четыре пробы по 25 взмахов; общий объем выборки составлял, таким образом, 100 взмахов сачка). На каждом из выбранных видов растений в каждой точке такие обследования проводили трижды в сезон с 1977 по 1986 г.; в 1979 г. выполнили лишь первый укос, в начале сезона. На участке 2 на карликовой березке и березе извилистой обследования в течение нескольких сезонов проводили еженедельно. Все эти данные были использованы не только для изучения видового состава консорций, но также временных и пространственных его изменений.

Ю. И. Чернов (1972) рекомендует (ввиду существования вертикальных суточных миграций насекомых-фитофагов) проводить подобные обследования несколько раз в сутки. Мы считали обязательным только придерживаться одного и того же времени суток для таких обследований, чтобы изменения, вносимые суточными миграциями, не повлияли на сезонную динамику обилия видов. Учеты проводили в 15—18 ч, к этому времени насекомые, совершающие вертикальные суточные миграции, спускаются в нижнюю часть кроны (см. главу VI). Только в целях изучения самих вертикальных суточных миграций мы проводили кошение четыре раза в сутки.

Энтомологическое кошение обязательно должно дополняться осмотром растений и изучением повреждений, вызванных фитофагами. Особенно важно это для редких и скрытноживущих видов филлофагов, у которых повреждения нередко гораздо заметнее, чем сами филлофаги. В ряде случаев повреждение помогает идентифицировать филлофагов (Римский-Корсаков,

1931; Гусев, 1984). В других случаях, особенно для грызущих филлофагов, мы, наоборот, выясняли принадлежность повреждений путем наблюдений в природе и содержания филлофагов в садках. Нами выделено 15 типов повреждений (их внешний вид и принадлежность подробно описаны в главе IV, где этот метод применен для характеристики сезонных изменений в консорциях насекомых). Изучение повреждений дает ценную информацию также о пространственной изменчивости консорций, о распределении насекомых внутри кроны дерева и о многих других вопросах.

Следующий этап изучения сообществ насекомых — количественный учет, необходимый для выявления наиболее важных видов. Методы абсолютного учета мы использовали ранее, характеризуя сообщества самых «густонаселенных» растений Субарктики — ив (Богачева, 1975). В этой работе мы пользуемся только относительными показателями обилия (количество особей на 100 взмахов сачка), которые дают достаточно адекватное представление о пространственной и временной изменчивости обилия видов. Мы не ставили перед собой задач, которые требовали бы применения абсолютных методов учета численности. Воздействие насекомых на фотосинтезирующий аппарат растений определяли только по повреждениям, которые они оставляют на листьях.

Изъятие насекомыми-филлофагами листовой поверхности — основной показатель, обсуждаемый в данной работе. Во-первых, только он адекватно характеризует нагрузку филлофагов на растение, т. е. потери фотосинтезирующей поверхности. Реакция растения на эти потери в общем пропорциональна их размерам. Во-первых, такие показатели, как видовое разнообразие (или число видов, составляющих консорцию) и численность этих видов, тесно коррелируют с величиной изъятия. Смысл второй корреляции совершенно ясен, а к первой мы еще вернемся в дальнейшем (глава III).

Изъятие фотосинтезирующей поверхности — это величина отчуждаемой насекомыми площади листьев, выраженная в процентах от их общей площади. Существует несколько подходов к определению этого показателя. Первый — расчет этой величины с использованием данных по численности и смертности особей изучаемого вида и некоторых энергетических показателей. Он применяется очень часто. Принципиальных возражений против этого метода у нас нет, но он очень трудоемок, требует частых оценок численности в течение сезона и скорее может быть применен для расчета роли какого-либо одного вида, чем для определения суммарного изъятия площади листьев всеми членами консорции.

Некоторые исследователи (Рафес, 1972; Рафес и др., 1972; Haukioja, Koponen, 1975) для оценки съеденной площади листьев используют сравнение массы среднего поврежденного и не-

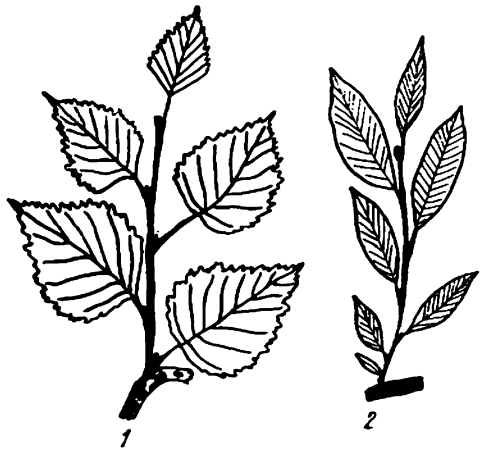


Рис. 1. Удлиненные побеги березы извилистой (*1*) и ивы филиколистной (*2*).

поврежденного листа в пробе. По нашему мнению, такой подход неприемлем. Во-превых, для удлиненных побегов большинства растений характерна разнолистность. Во-вторых, насекомые, как правило, избирательно осваивают листья на разных участках побега (см. главу VI), а следовательно, и листья разного размера. Например, у березы извилистой самые мелкие листья находятся в верхней части побега (рис. 1), и именно этот участок предпочитается филлофагами. Иначе говоря, средний поврежденный лист у этого растения изначально мельче, чем средний неповрежденный лист, и разность их массы включает не только отчужденную фитомассу, но и эту разницу. У ивы филиколистной самые мелкие листья, наоборот, находятся в основании побега, которое осваивается филлофагами более слабо. Поэтому средний поврежденный лист у этого вида в наших пробах по массе в среднем вдвое превышал неповрежденный, и оценить нанесенный ему ущерб таким способом было просто невозможно. Предложенный способ можно применять только в тех случаях, когда отсутствует либо разнолистность, либо избирательность повреждения у филлофагов. Можно, конечно, сравнивать поврежденные листья не во всей пробе, а только внутри разных категорий (например, неповрежденный и поврежденный листья с основания удлиненного побега, и т. д.). Но тогда этот метод тоже становится очень трудоемким.

Третий способ оценки изъятия — определение размеров выгрызенных участков листа. Этот способ из-за его сравнительной простоты и используется большинством исследователей, хотя другие критикуют его, указывая, что отверстие растягивается с ростом листа (Рафес, 1970; 1972; Рафес и др., 1972; Varley, 1967; Smith, 1972; Reichle et al., 1973). Но если требуется оценить именно долю изъятой площади листа, а отверстие в листе растягивается пропорционально всей его площади, то в процентном отношении оно остается тем же самым в любой момент сезона. (Другое дело, если ставится задача оценить не изъятую площадь, а реально отчужденную биомассу; тогда этот способ приводит к завышению результатов). Есть, правда, указания на то, что отверстие в листе растягивается не пропорционально

самому листу: загнивает с краев или, наоборот, зарастает (Рафес, 1970; Smith, 1972). Но другие исследователи этого не подтверждают, не обнаружили этого и мы сами. Видимо, если непропорциональность и существует, то ею можно пренебречь. У тех растений, у которых листья распускаются рано и одновременно, можно пренебречь и ростом листа (Reichle et al., 1973). Так что метод измерения выеденных отверстий в конце сезона вполне годится для определения изъятой филлофагами площади листьев. Это доказывается и тем, что при подсчете величины изъятия одновременно первым и третьим способами результаты получаются очень сходными (Overgaard, 1978).

Величину выеденного отверстия обыкновенно измеряют планиметрическим методом, накладывая лист на миллиметровую бумагу и подсчитывая площадь изъятого участка листа. Это однообразный, утомительный и малопроизводительный труд. Поэтому многие исследователи пытались механизировать работу, используя разного рода планиметры; или предлагали хотя бы получать в поле только фотографические отпечатки листьев, чтобы отверстия в них измерять уже в лабораторной обстановке (Pond et al., 1970; Robinson et al., 1970; Kogan, 1972; Peters et al., 1973).

Мы в свое время (Богачева, 1979в) рекомендовали использовать для определения изъятой площади листьев балльный метод. Суть его заключается в том, что повреждение каждого листа оценивается на глаз в баллах; устанавливается соответствие каждого балла шкалы с величиной изъятой площади; балльная оценка переводится в относительные величины изъятия (проценты от общей площади листьев). Мы показали, что при объеме пробы около 1500 листьев оценка, полученная балльным методом, достаточно хорошо совпадает с тем, что получается планиметрическим методом. Но балльный метод гораздо менее трудоемок, дает большую экономию времени в полевых условиях и поэтому намного расширяет возможности исследователя. Таким же, по сути дела, методом пользуются и некоторые другие исследователи (Иерусалимов, 1983; Luck, Schriven, 1976). Именно этот способ мы и применили в настоящей работе.

Параллельно с изъятием площади листьев мы часто используем и другой показатель — поврежденность листьев. Рассчитывается он очень легко (как процент поврежденных листьев от общего их числа) и по этой причине применяется чаще других. Он хорошо характеризует различия в заселении филлофагами различных биотопов, частей кроны и листьев разного качества, и мы широко использовали его в настоящей работе для этих целей. Но поврежденность не дает прямого выхода к вопросам реакции растения на повреждения, так как уже при невысоком изъятии площади листьев — около 10 % — поврежденность их приближается к 100 %. Необходимо также упомянуть, что в литературе встречается и другое название этого по-

казателя — освоение листьев (Баранчиков, 1983). Мы оставляем за ним название «поврежденность», применяя термин «освоение» как менее определенный, характеризующий одновременно и поврежденность, и изъятие площади листьев.

Для определения этих показателей мы обычно брали пробу объемом около 1500 листьев. Срезав для этого ветки с листьями, не следует в дальнейшем обезличивать материал, обрывая листья и перемешивая их,— прием, рекомендуемый иногда в литературе. Мы выработали для себя такую форму записи, чтобы можно было точно знать положение каждого листа на побеге и ветке. Если в данном случае определяется освоение листьев какого-то вида растений в определенной точке, то в этом нет прямой необходимости. Но если в дальнейшем исследователь решит посмотреть индивидуальную изменчивость собранного материала или различия в освоении разных побегов или разных листьев на удлиненном побеге, то он сможет сделать это на взятом ранее материале, не прибегая к новым его сборам.

Несколько слов следует сказать о приемах отбора проб. Поскольку изменчивость освоенности листьев (биотопическая и внутрикронная) весьма велика, то никак нельзя при характеристике освоения определенного вида растений в данной точке ограничиться взятием одной-двух, пусть даже очень крупных, модельных ветвей. Лучше брать небольшие ветки, но с большого числа растений, стараясь, чтобы были представлены все уровни и стороны кроны. Мы обыкновенно брали по две ветки с каждой стороны и из каждого выделенного уровня нижней (до 2 м) части кроны. Таким образом, проба состояла из двадцати четырех веток, причем с одного растения при этом брали только одну. При отборе пробы следует также пользоваться одним и тем же маршрутом.

Соблюдая эти правила, мы получали материал, адекватно характеризующий выбранную точку и одновременно дающий возможность проследить, например, сезонную динамику освоения листьев. Если исследователя интересует в данном случае только последнее, он может брать пробы с определенных сторон и высотного уровня кроны, чтобы не внести различий за счет внутрикронной изменчивости. Приемы, которыми исследователь может пользоваться при отборе проб для уменьшения изменчивости материала (выделяя только изучаемые им различия), могут широко варьироваться в соответствии с поставленной задачей. Если способ отбора проб существенно отклонялся от описанной выше процедуры, то это особо оговаривалось нами при изложении соответствующего материала.

Решение некоторых вопросов, особенно изучение реакции растения на повреждение филлофагами, потребовало специальных наблюдений и экспериментов. Такие частные методики излагаются в соответствующих разделах. Специальные приемы

статистической обработки материала использовали везде, где это диктовалось необходимостью сравнений. Указания на достоверность наблюдаемых различий введены в таблицы или упоминаются в тексте.

В заключение нам хотелось бы поблагодарить Н. В. Пешкову и Г. В. Троценко, ботаников нашего института, за консультации по ботаническим вопросам и Ю. Н. Баранчикова, сотрудника Института леса и древесины АН СССР, за ценное обсуждение проблем, изложенных в настоящей работе.

ГЛАВА III

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НАСЕКОМЫХ С РАЗНЫМИ ВИДАМИ РАСТЕНИЙ

Растительноядные насекомые имеют огромную кормовую базу: практически любой вид растений может удовлетворить их потребности во всех необходимых питательных веществах. Однако растения — не пассивный объект питания. В ходе длительной коэволюции с фитофагами они выработали вещества, служащие им защитой от поедания. У растений разных систематических групп химическая природа этих соединений так различна, что ни один даже самый широкий полифаг не может питаться растениями химически (а значит, систематически) отдаленных групп. Любой полифаг обнаруживает четкий круг предпочитаемых растений (Кожанчиков, 1951).

Адаптация фитофага к меняющемуся химизму кормового растения идет по двум линиям (Кожанчиков, 1941). Фитофаг может сужать свою кормовую базу, переходя от олигофагии к монофагии. Избавляясь таким образом от необходимости иметь механизмы детоксикации и утилизации питательных веществ «на все случаи жизни», он приспосабливается к немногим объектам со сходным химизмом, наиболее активно перерабатывая именно их ткани и создавая эффективную защиту именно от их специфических защитных веществ. В результате показатели роста и эффективности использования корма у специализированных видов наиболее высоки (Баранчиков, 1987; Scriber, Feeny, 1979), а их адаптация к защитным веществам кормовых растений доходит до того, что эти вещества становятся необходимыми для них, входя в их обмен (Кожанчиков, 1951; Cates, 1980).

Монофаги, выигрывая в одном, теряют в другом. Ареал их распространения ограничен ареалом немногих видов растений, используемых ими. Более того, он обычно уже ареала их кормовых растений — как из-за непосредственного влияния климатических условий, так и из-за того, что эти условия меняют химизм кормового растения (Кожанчиков, 1951). Из-за сезонных изменений в химизме кормового растения монофаги узко локализованы не только в пространстве, но и во времени. Фенология их должна быть тесно приурочена к фенологии кормового растения. При благоприятных условиях монофаги достигают высокой численности. С другой стороны, любое заметное рас-

согласование в сезонном плане сразу ведет к резкому спаду численности, а сокращение ареала кормового растения ставит под угрозу само существование вида-монофага.

Другая линия адаптации — расширение кормовой базы, переход от олигофагии к полифагии — является более выгодной в экологическом плане, так как позволяет реализовать из многих потенциальных возможностей (кормовых растений) ту, которая предоставляется в данное время и в данном месте. Зато полифаги как виды, менее специализированные к любому из своих кормовых растений, чем монофаги этого растения, имеют более низкие эффективность утилизации корма и скорость роста, потребляют меньшую долю отчуждаемой биомассы (Баранчиков, 1987). Полифаги, однако, отчасти разрешают это противоречие, в каждой точке своего ареала переходя на питание немногими растениями и становясь, по сути дела, олигофагами (Cates, 1980). Это позволяет им лучше приспособиться к химизму своего кормового растения и заметно приблизиться к монофагам по показателям роста и утилизации корма.

Две эти линии адаптации — на расширение и сужение кормовой базы — приводят к тому, что проявляется тенденция либо к монофагии, либо к широкой полифагии; промежуточных видов остается мало (Futuyma, Gould, 1979). Первая тенденция проявляется как основная стратегия в стабильных условиях среды. Необходимость существовать в среде, подверженной заметным колебаниям (в том числе климатическим), приводит к преобладанию полифагии. Высокоширотные фитофаги — чаще всего полифаги (MacLean, 1983).

Ни одно растение, по-видимому, не может избежать действия фитофагов. Даже у наиболее ядовитых из них (ваточника, анабазиса) есть свои консументы, хотя число их видов очень невелико. У таких же, как крупные листопадные деревья, число консументов даже в одной точке ареала может достигать сотен видов. Число членов консорции обычно достаточно тесно коррелирует с поврежденностью растений. Это, однако, не причинно-следственная связь. И то и другое — хорошая мера пригодности растения в пищу (приемлемости — *palatability*). Видовые списки консортов многих растений достаточно подробны и доступны для анализа, что дает возможность использовать число видов фитофагов — членов консорции как показатель благоприятности кормовых свойств растения. С другой стороны, эти свойства непосредственно изучаются в лабораторном эксперименте и по избирательности питания насекомых, и по последствиям, которые вызывает у них питание тем или иным видом растения (изменение выживаемости и плодовитости).

Первые обобщения относительно пригодности разных видов растений как корма для насекомых-фитофагов даны в середине 70-х годов (Feeny, 1976; Rhoades, Cates, 1976). Эти авторы делят растительные ресурсы на постоянные (очевидные —

apparent) и непостоянные (*unapparent*). Первые характеризуются длительным существованием и менее приемлемы, вторые более приемлемы, но ускользают от фитофагов путем избегания их во времени и пространстве (редкие и непродолжительно существующие виды и ткани растений). Сравнительно недавно появились хорошие сводки по этим вопросам (Hodkinson, Hudges, 1982). На них и опираются обычно исследователи, изучающие сложность консорций и пригодность в пищу листьев растений, принадлежащих к разным жизненным формам (вечнозеленые растения, листопадные деревья и кустарники, злаки и осоки, многолетние двудольные травянистые растения, однолетники и эфемеры и т. д.). Продолжительность существования листьев как кормового субстрата для филлофагов является здесь мерой постоянства кормового ресурса. Чуть позже мы поговорим об этом применительно к растениям Субарктики.

Другие показатели, обнаруживающие хорошую связь со сложностью консорций разных видов растений, также в каком-то смысле являются мерой постоянства кормового ресурса. Таково, например, число близких родственников у рассматриваемого вида растений в данном регионе. Систематическая близость предполагает близость химизма. Чем шире круг таких растений, тем больше (у полифагов) возможность обнаружить такое растение, и значит, тем более постоянен для него кормовой ресурс (Neuvonen, Niemelä, 1981, 1983; Niemelä, Neuvonen, 1983; Godfray, 1984). Географическое распространение и обилие растений с другой стороны характеризуют постоянство кормового ресурса — уже не с точки зрения химизма растений, а с эволюционной и экологической (Southwood, 1961; Lawton, Schroeder, 1977; May, 1979; Claridge, Wilson, 1981, 1982; Neuvonen, Niemelä, 1981, 1983). Еще один важный показатель — архитектурная сложность растений. Более сложные (деревья и кустарники) представляют фитофагам большее число экологических ниш, чем травы, увеличивая тем самым число видов фитофагов, связанных с растением. Но одновременно они являются и ресурсом, более постоянным во времени и пространстве. Разделить два эти фактора чрезвычайно трудно (Lawton, Schroeder, 1977; May, 1979; Neuvonen, Niemelä, 1981; Niemelä, Neuvonen, 1983). Кормовые объекты, более постоянные с той или иной точки зрения, неизменно оказываются связанными с большим числом видов филлофагов, а также более повреждаемыми. Правда, последнее, как было показано, может быть не функцией приемлемости кормового растения, но просто следствием продолжительности существования ресурса (Southwood et al., 1986).

В свете этих современных концепций рассмотрим взаимоотношения насекомых с разными видами растений, встречающимися в Субарктике, излагая как литературные, так и наши собственные данные.

Взаимоотношения насекомых с растениями разных жизненных форм

Арктика и Субарктика — зоны с суровыми климатическими условиями. Это обстоятельство обусловливает преобладание здесь, как и в горах, специфических растительных форм, характеризующихся низкой скоростью роста и большой продолжительностью существования фотосинтезирующих органов. Это вечнозеленые мхи и кустарники, доминирующие во всех собственно тундровых ассоциациях. Листопадные кустарники и кустарнички — ивы, карликовая березка, многие *Ericaceae* — также составляют неотъемлемый элемент многих типов тундр и являются эдификаторами интразональных кустарниковых ассоциаций (пойменных ивняков и ерников). Для обширных переувлажненных пространств чрезвычайно характерна и еще одна жизненная форма растений, называемая в зарубежной литературе обычно злаковидными травами (*graminoids*). В нее входят злаки, осоки, ситники. Разнотравье и бобовые растения доминируют обычно в интразональных луговых группировках и на нарушенных землях. В восточном секторе Арктики многие из этих растений характерны и для тундр, которые здесь принимают остепненный облик, не свойственный европейским тундрам. Наконец, некоторые жизненные формы, типичные в средних широтах как элемент нарушенных земель (однолетние травы, эфемеры), в Арктике вообще не встречаются.

Изучая арктические растения, относящиеся к разным жизненным формам, исследователи использовали как основной показатель кормовых качеств данной жизненной формы ее приемлемость для полифагов. Было показано, что наиболее приемлемыми являются листья листопадных кустарников, в особенности ивы (MacLean, Jensen, 1985; Chapin et al., 1986). Интересно, что кустарники предпочитаются не только насекомыми, но и позвоночными — леммингами, полевками, северным оленем, куропаткой. На втором и третьем местах по приемлемости стоят листья широколиственных трав (многолетних двудольных растений) и полулистопадных кустарничков, листья которых отмирают на следующий год (представитель — *Dryas integrifolia*). Еще менее приемлемы злаковидные травы, мхи и лишайники, а на последнем месте стоят вечнозеленые кустарнички. Схемы сравнительной предпочитаемости растений разных жизненных форм, составленные этими авторами, почти целиком совпадают. Число членов консорции в общем вполне соответствует показателю приемлемости листьев. Известно, что именно с ивами в тундре связано наибольшее число фитофагов (Фридолин, 1936; Чернов, 1980; Oliver et al., 1964), а на вечнозеленых растениях их может не быть вообще (MacLean, Jensen, 1985).

В своей работе по взаимоотношениям насекомых с расте-

ниями Субарктики мы, по существу, ограничивались только растениями одной жизненной формы — листопадными древесными растениями. Была, однако, проведена небольшая рекогносцировочная работа и по многолетним двудольным травянистым растениям. В 1983—1985 гг. провели обследование консорций этих растений, а в 1985, 1987 гг. определили освоение листьев у нескольких видов, которые казались нам наиболее повреждаемыми (табл. 1).

Доля фотосинтезирующей поверхности, изымаемая у травянистых растений, очень невелика. Даже у самого повреждаемого вида она едва превышала 3 %, а в среднем для семи исследованных видов растений составляла 1,4 %. Это на порядок ниже, чем у растений той же жизненной формы в средних широтах. Например, для многолетних травянистых растений старой залежи приводится среднее изъятие площади листьев в 13 % (Southwood et al., 1986). Надо еще учесть, что мы намеренно выбирали заметно поврежденные виды травянистых растений, иначе средняя оценка для растений этой группы была бы ниже полученной нами цифры. По нашим наблюдениям, в отдельные годы заметно повреждаются морошка *Rubus chamaemorus* (что отмечено также у Hippa, Koponen, 1975), мышиный горошек *Vicia cracca*, горец змеиный *Polygonum bistorta* и горец живородящий *P. viviparum*, жеруха коротконлодная *Rorippa brachycarpa*, вечерница *Hesperis s.* По-видимому, растения семейств Polygonaceae и Cruciferae в целом наиболее приемлемы. Наоборот, практически совершенно не повреждаются лютики *Ranunculus* spp., синюха *Polemonium* spp., колокольчик круглолистный. *Campanula rotundifolia*, крестовник арктический *Senecio arctica*, мак лапландский *Papaver lapponum.*

Обследование группировок насекомых, связанных с травянистыми растениями, показало, что видовой состав их очень небогат. Если на древесных растениях за три года работы можно найти по 20—60 видов связанных с ними фитофагов, то у обследованных травянистых растений было найдено всего по четыре — восемь видов; наибольшее число видов обнаружено на иван-чае узколистном. При этом основные повреждения производит обыкновенно один вид, редко два. На иван-чае это были бражник подмаренниковый *Celerio gallii* Rott. и пяденица *Eulithis populata* L, на веронике — пальцекрылка *Stenoptyllia pterodactyla* L, на жерухе и вечернице — капустная моль *Plutella maculipennis* Gurt., повреждающая листья и плоды, на мышином горошке — листоед *Cercionops caraganae* Gelb, на горце живородящем — щавелевый листоед *Gastroidea viridula* Deg., на конском щавеле — минирующая муха. Монодоминантность консорций — явление, вообще характерное для растений высоких широт (как мы увидим в дальнейшем, так же обстоит дело и у древесных растений).

Таблица 1

Поврежденность некоторых видов травянистых растений, %

Вид	№ участка	1985 г.		1987 г.	
		Поврежденность	Изъятие	Поврежденность	Изъятие
Rosaceae					
Rubus arcticus — княженика	2	27,35	0,4	Нет свед.	
Onagraceae					
Chamaenerium angustifolium — иван-чай узколистный	1	13,51	1,3	»	»
	3	6,64	0,2	»	»
Geraniaceae					
Geranium albiflorum — герань белоцветковая	3	Нет свед.		62,71	1,3
Cruciferae					
Cardamine amara — сердечник горький	4	»	»	68,49	3,1
Polygonaceae					
Rumex confertus — щавель конский	2	72,03	1,9	Нет свед.	
Scrophulariaceae					
Veronica septentrionalis — вероника северная	2	Нет свед.		11,10	0,7
	3	21,90	1,8	14,77	0,9
Compositae					
Solidago virgaaurea — золотарник обыкновенный	2	4,64	0,2	Нет свед.	
	3	Нет свед.		15,87	1,0

Таблица 2

Сходство консорций различных видов растений (1977—1979 гг.)

Вид	Береза извилистая	Березка карликовая	Ива мохнатая	Ива филиколистная	Ива шерстистопобегая	Ольха кустарниковая	Смородина шершавая
Береза извилистая . . .	—	39,7	23,6	25,0	16,7	16,9	10,0
Березка карликовая . .	27	—	21,6	24,4	15,6	13,8	10,3
Ива мохнатая . . .	21	19	—	40,0	32,8	11,0	12,9
Ива филиколистная . .	20	19	32	—	36,2	10,9	12,9
Ива шерстистопобегая .	11	10	22	21	—	9,1	15,0
Ольха кустарниковая . .	10	8	8	7	4	—	11,8
Смородина шершавая . .	6	6	9	8	6	4	—

Примечание. В верхней правой половине — коэффициент фаунистического сходства Жаккара, %; в нижней левой — число общих видов.

Нас интересует, однако, поврежденность травянистых растений не столько сама по себе, сколько в сравнении с древесными растениями. Подробные сведения о древесных растениях приводятся в следующем разделе. Здесь укажем лишь, что средняя поврежденность восьми видов древесных растений составила 3,2 %. Это в два с лишним раза выше, чем у травянистых растений (см. табл. 1).

Таким образом, наши данные, полученные по поврежденности растений в природе, вполне укладываются в теорию разной повреждаемости растений разных жизненных форм, согласно которой многолетние двудольные травянистые растения менее приемлемы для фитофагов, чем листопадные деревья и кустарники (Lawton, Schroder, 1977; May, 1979; Neuvonen, Niemelä, 1983). Это справедливо и для лесной зоны, и для Арктики (MacLean, Jensen, 1985; Chapin et al., 1986). Исследователи объясняют эти различия с точки зрения химизма растений. Вечнозеленые растения с долгоживущими листьями имеют жесткие покровы, защищены лигнином. Он не только не переваривается, но еще и связывает белки (Chapin et al., 1986). *Empetrum* и *Ledum* содержат, кроме того, антраквинон, *Diapensia* — сапонины, *Cassiope* очень смолистая (MacLean, Jensen, 1985). Поэтому вечнозеленые кустарнички тундровой зоны практически не повреждаются. Злаки и осоки такой защиты не имеют, но тут, возможно, дело в кремнии, защищающем их от полифагов. Монофаги на этих растениях встречаются вплоть до арктических тундр. Многолетние двудольные травянистые растения имеют свои защитные вещества, специфичные для каждой группы. Листопадные деревья и кустарники прибегают к количественной защите, имеющей общую для всех них химическую природу (таннины и фенолы). Из-за общности защиты она легче преодолевается. Консорции древесных растений имеют много общих видов, они более богаты, чем консорции травянистых растений, повреждаемость древесных растений выше.

Сравнивая консорции и поврежденность травянистых и древесных растений, нельзя избавиться от влияния одновременного изменения еще одного фактора — архитектурной сложности растений. Этот вопрос мы обсудим позже.

Взаимодействие насекомых с разными видами древесных растений

Для исследования древесных растений мы выбрали виды, распространенные как в Нижнем Приобье, так и в Субарктике вообще: березу извилистую, карликовую березку, ивы филиколистную (вид с голыми листьями), мохнатую (с сильно опушенными листьями) и шерстистопобегую (опушение листьев умеренное), ольху кустарниковую, смородину шершавую, жимолость синюю. На первых шести видах проводили системати-

ческие наблюдения, смородину и жимолость обследовали менее полно. Считаем необходимым прежде всего охарактеризовать консорции этих растений, хотя бы кратко, так как всю работу по взаимоотношениям насекомых — филлофагов с кормовыми растениями проводили в основном именно на древесных растениях. Более подробно эти консорции были описаны ранее (Богачева, 1980), в сезонном аспекте они будут рассмотрены в следующей главе.

Береза извилистая. Один из самых обильных на березе филлофагов — тля *Euceraphis punctipennis* Zett, дающая два-три поколения в год. Этот вид в изучаемом районе широко распространен и многочислен повсюду. Из сосущих насекомых обычна также цикадка *Bathysmatophorus reuteri* J. Sahl.— полифаг, найденный на всех древесных породах, питается в начале сезона. Два более мелких вида цикадок сем. *Cicadellidae*, наоборот, приурочены ко второй половине сезона; в отдельные годы они бывают очень многочисленными, как и медяница *Psylla* sp. Среди клопов выделяли *Psallus betuleti* Fall, но и он не бывает массовым.

Среди грызущих филлофагов доминирует слоник *Polydrusus ruficornis* Bons., чрезвычайно многочисленный на участках 1 и 2. Здесь же встречается и другой вид слоника — *Phyllobius urticae* Deg. Остальные долгоносики встречаются единично. Заслуживает упоминания трубковерт *Deporaus betulae* L.— монофаг; за годы работы отловлено всего несколько экземпляров имаго, но характерные следы деятельности этого вида — свертки — встречались каждый год. Из листоедов наиболее часто встречаются *Phyllodecta polaris* Schneid, другие виды редки. Из чешуекрылых обычна только пяденица *Oporinia autumnata* Bkh.; изредка встречаются *Rheumaptera hastata* L. и несколько видов Microlepidoptera, обычно немногочисленных. Более крупные чешуекрылые, особенно Rhopalocera, единичны. Встречаются на березе и представители трех семейств пилильщиков. Виды *Tenthredinidae* довольно разнообразны, встречаются в основном в середине и в конце вегетационного сезона; среди них есть и групповые, например, крупный *Croesus* sp. Семейство Cimbicidae представлено одним видом (*Trichiosoma jakovleffi* Knw.), так же, как и Pamphiliidae (*Pamphilius* sp), последний вид в отдельные годы местами бывает довольно многочислен. За 1977—1979 гг. на березе обнаружено около пятидесяти видов грызущих и сосущих филлофагов.

Среди минирующих насекомых отмечены представители по крайней мере пяти семейств: чешуекрылые Eriocraniidae, Gracilariidae, Cemiostomatidae; пилильщики *Scolioneura* spp., *Messa* spp., *Fenusa* spp. (Tenthredinidae); долгоносик *Rhynchaenus rusci* Hbst. (Curculionidae). Галлообразующие и войлочные клещики встречаются не часто; повреждения галлицы *Massalongia* sp. единичны.

Березка карликовая. В ее консорциях много общего с предыдущим видом. Из сосущих насекомых в начале сезона выделяется тля *E. punctipennis*, хотя цикадки и медяницы, пик численности которых приходится на вторую половину сезона, заметно более обильны. Среди клопов выделяются *Psallus graminicola* Zett.; один год высокой численности достигал *Elasmostethus* sp. (Acanthosomatidae). Довольно обычны также *P. betuleti* и *Calocoris samojedorum* J. Sah.

Среди грызущих филлофагов в окрестностях Лабытнанги, как и на березе извилистой, доминировал слоник *P. ruficornis*. Повсеместно встречается листоед *Ph. polaris*, в горах становящийся основным филлофагом карликовой березки. В целом группа жесткокрылых на карликовой березке беднее, чем на березе извилистой. Список представителей отряда чешуекрылых, напротив, более богат на карликовой березке. Кроме пяденицы *O. autumnata*, зарегистрировано еще несколько видов пядениц и совка, все они встречались единично. Многочисленные (более десяти видов) Microlepidoptera в отдельные годы по величине отчужденной фитомассы превосходят в некоторых местах остальные группы грызущих филлофагов. Список пилильщиков также включает около десяти видов, но все они единичны или редки. Всего на карликовой березке обнаружено сорок шесть видов сосущих и грызущих филлофагов. Галлов на ней не встречали. Мины попадались редко (значительно реже, чем на березе извилистой), и видовой состав минеров заметно беднее.

Ива мохнатая. Консорции ив заметно отличаются от березовых, уже на уровне относительного обилия таких крупных систематических единиц, как семейства насекомых. Тля, столь многочисленная на березах, на ивах не играет особой роли. Наиболее многочисленна здесь медяница; два вида, зарегистрированные на иве мохнатой, повсеместно являются массовыми, сменяя друг друга в течение сезона. Из трех зарегистрированных видов цикадок массовый только один. Из клопов наиболее обилен *Psallus aethiops* Zett, другие виды этого рода встречаются редко. Более обычен также сравнительно крупный *C. samojedorum*.

Среди комплекса грызущих филлофагов доминирует листоед *Phytodecta pallidus* L., ежегодно достигающий высокой численности и являющийся основным потребителем листьев ивы. Обычен еще и *Phytodecta viminalis* L. Имаго нескольких видов слоников, часть из которых — обитатели сережек, а часть — минеры, встречаются не часто. Местами (но не на наших постоянных площадках) многочисленны *Chlorophanus viridis* L. Среди чешуекрылых почти ежегодно достигает высокой численности листовертка *Epinotia cruciana* L.; в отдельные годы бывает поражено более половины побегов (поражается точка роста). Несколько видов пядениц (наиболее обычная — *Rheumaptera subhastata* Nolck.), медведиц, Microlepidoptera нескольких се-

мейств встречались значительно реже. Самая богатая видами группа — пилильщики. Доминируют обычно *Amauronematus harpicola* Zhel., виды — субдоминанты бывают разными в разные годы. *Trichiosoma jakovleffi* встречается рассеянно, но на ивах чаще, чем на березах. Всего на иве мохнатой найдено более шестидесяти видов сосущих и грызущих филлофагов. Мин на ивах мало. Среди галлообразователей преобладает ивовый клещик *Eriophyes tetanothrix* Nal., галлы четырех-пяти видов пилильщиков рода *Pontania* обычно встречаются нечасто, но в отдельные годы бывают довольно многочисленными.

Ива филиколистная. Консорции этого вида отличаются от предыдущего в основном сравнительным обилием массовых видов филлофагов. Тля *Pterocomma ringdahli* Walgr., встречающаяся и на других видах ивы, явно предпочитает этот, на котором давала в отдельные годы заметные подъемы численности в окрестностях г. Лабытнанги. Медяницы, напротив, предпочитают иву мохнатую. Из клопов наиболее обычны *P. aethiops*, *C. samojedorum* и еще один вид семейства Miridae — *Plesiocoris rugicollis* Fall.

Среди трызущих филлофагов преобладает листоед *Ph. pallidus*, явно предпочитающий ивы с неопущенными листьями. Другие виды листоедов и слоники встречались нечасто. Из чешуекрылых доминировали листовертка *E. cruciana* и еще один вид этого же семейства; обычной была пяденица *O. autumnata*. Еще несколько видов пядениц, совки, Microlepidoptera встречались редко. Среди богатой группировки пилильщиков доминировал обычно также *A. harpicola*, изредка — другой вид рода *Amauronematus*.

Ива шерстистопобегая имеет консорции, в основном сходные с предыдущими видами. Массовыми были два вида медяниц, цикадки, клоп *P. rugiocollis* (*Psallus aethiops* встречается реже), листоед *Ph. pallidus*, листовертка *E. cruciana*, два вида пилильщиков *p. Amauronematus*. Этот вид ивы, достигающий на Красном Камне высоты 4—5 м, имеет, однако, самые бедные консорции (около тридцати видов филлофагов, исключая минеров и галлообразователей) из трех изучавшихся видов ивы и меньшую поврежденность.

Ольха кустарниковая. Консорции, связанные с этим видом, беднее ивовых и березовых. По-настоящему массовых филлофагов на ольхе также нет. Из сосущих более распространенными были цикадки *B. reuteri* и вид семейства Delphacidae, оба — широкие полифаги. Медяница (вид, общий с березой), тля и клопы встречались нечасто. Из жесткокрылых находили только листогрызущих слоников *Ph. urticae* и минирующих *Coeliodes nigritarsus* Hartm.; чешуекрылые встречались единично. Наиболее богато видами семейство Tenthredinidae, изредка находили на ольхе и *Pamphilius* sp.— вид, предпочитающий березу. Мины попадались не часто; галлов, кроме клеще-

вых (войлочных), не встречали. Всего на ольхе было найдено двадцать видов филлофагов.

Смородина шершавая. Массовых видов насекомых, даже среди сосущих, в ее консорциях также не было. В отдельные годы многочисленной бывает тля, мелкие желтоватые особи которой редко попадают в пробы при кошении, так как располагаются на нижней стороне сморщенных и закрученных вниз листьев. Встречались цикадка *B. reuteri*, несколько видов клопов, из которых самыми обычными были *C. samojedorum* и *P. rugicollis*.

Среди грызущих филлофагов наиболее обычны слоники *Otiorrhynchus dubius* Ström и пяденица *Eulithis prunata* L., встречающаяся, однако, не каждый год. Найдено еще несколько видов Microlepidoptera и четыре вида пилильщиков. Ягоды иногда заметно повреждаются галлицами Cecidomyidae; еще один вид этого семейства обнаружен в галлах на листьях. Мин практически не встречается. На смородине найдено восемнадцать видов филлофагов.

Жимолость синяя. Сведения по этому виду наиболее фрагментарны. На нем найден (в молодых листьях на верхушках побегов) один вид тли, а также многоядные виды цикадок и клопов, ни один из которых не был массовым. Из грызущих найдено по три вида пилильщиков и Microlepidoptera. В отдельные годы листья бывают сильно поражены клещиком *Eriophyes xylostei* Can. и минирующими Agromyzidae.

Рассматривая группировки насекомых, связанные с разными видами древесных растений, отмечаем несомненную близость этих группировок на систематически близких (т. е. химически сходных) растениях. Коэффициент сходства консорций у растений, принадлежащих к одному роду, довольно высок (табл. 2); различия создаются здесь лишь за счет редких видов, которые могли чисто случайно попасть или не попасть в пробы.

Консорции ив мохнатой и филиколистной почти одинаково богаты видами, и все часто встречающиеся виды в них общие. В то же время эти консорции довольно сильно различаются по обилию разных видов насекомых, о чем уже говорилось выше. Известно, что одни виды насекомых предпочитают иву с голыми листьями, другие — с пушистыми. Неизвестно, однако, являются ли причиной этого только различия экологического плана или же химические различия. С одной стороны, опушенность и неопушенность листьев (при отсутствии различий в химизме вторичных метаболитов) сами по себе могут вызвать значительные различия в составе консорций. Так, на гладколистных деревьях *Arbutus xalapensis* в Мексике преобладают листогрызущие насекомые и галлообразователи, на деревьях с опушенными листьями — сосущие насекомые (Ezcurra et al., 1987). С другой стороны, у ив с опушенностью листьев связаны и различия в химизме растений: в гладколистных ивах обычно со-

держатся фенилгликозиды, в ивах с опушенными листьями фенилгликозидов нет, но их листья богаты проантоцианидами (Rowell — Rahier, 1984).

Так или иначе, но филлофаги предпочитают ивы либо той, либо другой группы. Даже окраска филлофагов говорит об этой их приуроченности. Ивы с голыми листьями (*S. phylicifolia*, *S. pulchra*, *S. myrsinites*) предпочитают пилильщики, личинки которых имеют либо насыщенную зеленую окраску — в цвет блестящих листьев этих видов ивы, либо темную (темно-зеленую, темно-коричневую) — в цвет темной коры. Эти же виды ивы предпочитают темноокрашенные пяденицы, коричневая тля *P. ringdahli*. Опушенными листьями других видов ивы (*S. lanata*, *S. lapponum*, *S. glauca*) предпочитают питаться пилильщики, имеющие бледно-зеленую, серебристо-зеленую (под цвет листьев) и желто-зеленую (под цвет коры побегов) окраску тела.

Консорции двух видов рода *Betula* также довольно близки между собой (см. табл. 2). Большинство массовых видов сосущих и грызущих филлофагов у них общие. Наблюдаемые различия в составе консорций во многом объясняются просто разницей в размере листьев: мелкие листья карликовой березки не подходят многим филлофагам, использующим у березы извилистой значительную долю ее крупного листа и при этом ограниченным в передвижениях,— березовому трубковерту, групповым пилильщикам Tenthredinidae, пилильщику-ткачу *Pamphilius* sp., многим минерам. Большинство Microlepidoptera, напротив, предпочитают *B. nana*, что, вероятно, объясняется уже химизмом этого вида, несколько обособленного от видов секции Albae (Palo, 1984). Н. Н. Кутенкова (1986) также отмечает, что из всех видов берез в Карелии монофаги среди чешуекрылых отмечены только на карликовой березке.

К семейству Betulaceae принадлежит также ольха. Многие филлофаги, отмеченные на ней, общие для нее с березой, хотя коэффициент сходства невысок (см. табл. 2). Обращает на себя внимание бедность консорций ольхи и ее слабая поврежденность (табл. 3). Этого не объясняет ни одна из существующих теорий связи числа членов консорций с эволюционными, экологическими и химическими факторами, тем более, что близкие виды (*Alnus viridis*) в сходных местообитаниях имеют в своих консорциях вчетверо больше филлофагов (Schedl, 1975).

Ивовые и березовые — близкие семейства, принадлежащие к одному порядку. Не удивительно поэтому, что в их консорциях много общих видов. При этом консорции березы ближе к консорциям гладколистных ив, что объясняется, видимо, как их экологическим сходством (неопушенные листья), так и общностью механизма химической защиты (фенилгликозиды). Насекомые, предпочитающие березу (например, пяденица *O. autumnata*), ограничиваются преимущественно гладколистными ви-

Таблица 3

Величина изъятия листовой поверхности в разные годы у основных древесных пород, % от общей площади листьев

Вид	№ участка	1973	1977	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
Береза извилистая	1	Нет свед.	4,5	0,5	0,2	3,2	3,6	2,7	Нет свед.	Нет свед.	3,7
	2	»	4,7	2,0	1,7	2,3	3,9	4,0	»	»	Нет свед.
	3	1,4	1,2	2,1	1,0	1,0	1,2	2,8	»	»	»
	4	Нет свед.	2,2	Нет свед.	1,4	0,9	3,1	Нет свед.	»	»	»
Березка карликовая	2	»	1,8	0,9	Нет свед.	1,7	Нет свед.	1,7	»	»	»
	3	»	2,6	0,6	»	1,6	»	5,2	»	»	»
	4	»	0,7	Нет свед.	»	1,6	0,8	3,3	»	»	»
Ива мохнатая	2	»	11,5	2,3	»	2,0	Нет свед.	3,2	»	»	»
	3	»	9,7	5,2	»	7,1	»	Нет свед.	»	»	»
	4	»	5,8	Нет свед.	»	3,4	3,3	5,4	»	»	»
Ива филиколистная	2	»	5,4	4,6	»	3,3	3,6	Нет свед.	2,7	4,1	4,1
	3	10,7	9,2	8,4	»	12,2	Нет свед.	11,2	6,8	9,6	10,0
Ива шерстистопобегая	3	Нет свед.	2,7	4,9	»	2,9	»	6,2	Нет сведений		
Ольха	3	»	Нет сведений				1,0	Нет свед.	»	»	»
	4	1,8	1,1	2,9	»	1,6	1,5	»	»	»	»
Смородина	3	Нет свед.	1,5	Нет свед.	»	Нет свед.	Нет свед.	»	»	»	»
Жимолость	3	»	Нет свед.	»	»	»	2,7	»	»	0,6	»

дами ив. С другой стороны, на березу переходят те ивовые филлофаги, которые предпочитают ивы с гладкими листьями (листоеды *Phytodecta pallidus, Phyllodecta polaris*).

Смородина и жимолость — систематически отдаленные от сережкоцветных виды древесных растений. Поэтому консорции этих видов бедны и имеют мало сходства и с березами, и с ивами (см. табл. 2). Если среди грызущих филлофагов на смородине еще встречаются такие широкие полифаги, что в число их кормовых растений входят и береза, и ива (например, пяденица *R. hastata*), то на жимолости такие виды встречаются только среди сосущих (клопы и цикадки).

Несколько слов хочется сказать о коэффициенте сходства, используемом для характеристики близости рассматриваемых группировок насекомых. Все такие показатели сходства в большой мере зависят от объема материала, на котором проводится сравнение. Поэтому надо проводить эти сравнения на одинаковом материале (Богачева, 1979а) или как-то избавляться от различий, внесенных неодинаковым его объемом. Показано, что этот фактор может стать основным источником изменчивости числа видов филлофагов на разных растениях (Karban, Ricklefs, 1984). Причем дело не только в числе проб, как считают эти авторы, но и в численности филлофагов, т. е. в числе особей в пробах. Поэтому показатели сходства консорций тех растений (ольхи, смородины) или в тех местах (участок 4), где обилие насекомых — филлофагов ниже, могут быть более низкими еще и по этой причине. Можно, однако, сравнить между собой консорции ив и берез (см. табл. 2) и консорции каждого вида на этих участках (исключая участок 4). Средний показатель сходства консорций растений одного вида на разных участках составляет всего 31 %, т. е. он ниже сходства консорций растений, относящихся к одному роду. Это говорит о большей реальности существования так называемых локальных консорций, т. е. территориально обособленных группировок насекомых на растениях разных (но близких) видов, поддерживающих существование большого числа одинаковых видов филлофагов, чем видовых консорций, так как в разных частях ареала с одним и тем же растением связаны разные виды консументов. (К вопросам пространственной изменчивости состава консорций мы еще вернемся в главе 5).

Перейдем теперь от состава консорций к поврежденности растений. Все имеющиеся в нашем распоряжении данные по изъятию площади листьев у разных видов древесных растений на учетных площадках сведены в табл. 3. Из нее видно, что наибольшую долю листовой поверхности теряют ивы (ива шерстистопобегая — меньше других видов), меньше — березы, еще меньше — ольха, смородина и жимолость. Наиболее повреждаемые из этих растений вполне соответствуют обычному для леса уровню потребления листьев древесных пород, кото-

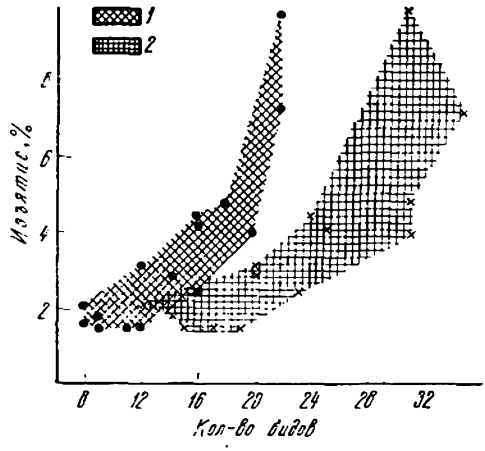


Рис. 2. Зависимость величины изъятия площади листьев у древесных растений от числа видов грызущих филлофагов (*1*) и от общего числа видов (*2*) в их консорциях.

рое можно оценить в 10—15 % (Злотин, Ходашева, 1973; Дмитриенко, 1976; Петренко Е. С., Петренко Н. М., 1981; Галасьева, 1986; Rothacher et al., 1954; Kaczmarek, 1967; Bray, 1961, 1964; Hodkinson, Hudges, 1982). Средний же уровень потребления листьев древесных пород в несколько раз ниже, чем в лесах средней полосы, и смыкается с потреблением в Субарктике листьев некоторых видов травянистых растений (см. табл. 1).

Поврежденность листьев довольно тесно зависит от сложности их консорций: чем богаче консорции данного вида растений, тем больше и изъятие их листовой поверхности. Связь этих показателей продемонстрирована на рис. 2. Коэффициент корреляции изъятой доли площади листьев и числа видов в консорции данного растения в данной точке (первое — среднее за все годы, см. табл. 3, второе — общее за 1977—1979 гг.) довольно высок. Он составляет +0,813. Если убрать из числа обнаруженных видов сосущие, то коэффициент корреляции станет еще выше (+0,863).

Тесная связь поврежденности с богатством консорций не говорит, однако, о наличии здесь причины и следствия. Повторяем, то и другое является хорошей мерой пригодности данного вида растения для питания филлофагов, включая в это понятие и показатели обилия растений в самом широком смысле слова. Даже в лесных консорциях, которые обычно полидоминантны (Петренко, Дрянных, 1981), решающее значение в отчуждении фитомассы имеет лишь небольшое число консументов, а присутствие остальных на величине отчуждения практически не отражается. В северных же консорциях основная доля отчуждаемой фитомассы изымается всего одним-двумя видами. На березе извилистой — пяденицей *O. autumnata* и слоником *P. ruficornis*, на ивах — листоедом *Ph. pallidus* и листоверткой *E. cruciana* и т. д. Такое положение, однако, ни в коем случае не свидетельствует о нарушении стабильности в данном биогеоценозе (Петренко, Дрянных, 1981). В северных экосистемах это является правилом. Выпадение из консорции большинства

ее звеньев не связано напрямую с изменением поврежденности растений, зато решающее значение имеют колебания численности одного-двух доминирующих видов. В таких условиях основным подходом к изучению различий в поврежденности растений могло бы стать изучение этих доминирующих видов, в том числе причин их предпочтения каких-то определенных видов растений.

Коротко подводя итоги связям насекомых — фитофагов с разными видами растений в Субарктике, укажем, что древесные листопадные растения имеют наиболее богатые консорции и самую высокую повреждаемость. За ними следуют травянистые двудольные многолетние растения, затем — однодольные; менее всего повреждаются кустарнички с вечнозелеными листьями. В лесной зоне наблюдается то же самое (Lawton, Schroder, 1977). Однако в отличие от лесной зоны, где наиболее повреждаемы древесные породы верхних ярусов (Баранчиков, 1983), в Субарктике значительно полнее осваиваются листья кустарниковых растений. Возможно, это одно из проявлений тенденции к редукции ярусности в высоких широтах (Чернов, Матвеева, 1979). Сообществами, где отчуждение фитомассы наиболее высоко, оказываются поэтому кустарниковые заросли (ивняки). Изъятие площади листьев достигает там 10—12 %, т. е. величин, характерных для лесных сообществ средней полосы. В собственно тундровых сообществах, где ивы также доминируют, изымается впятеро меньшая доля их листовой поверхности (Богачева, 1974).

Трудно однозначно указать, по какой именно причине древесные листопадные растения осваиваются филлофагами больше растений других жизненных форм. Возможно, решающую роль играет близость механизмов их химической защиты, которая благоприятствует переходу филлофагов с одной породы на другую. Возможно, свою роль играют архитектурная сложность (более высокая у древесных растений по сравнению с прочими), большие размеры растений, а для многих видов растений — их высокое обилие. К сожалению, прямые расчеты здесь невозможны, так как данных по обилию разных видов растений для районов наших исследований в литературе нет.

Непросто обстоит дело и с разными видами древесных растений. Ни одна из имеющихся теорий не может объяснить видовое богатство консорций и поврежденность разных видов древесных растений в Субарктике достаточно удовлетворительно. Величина ареала и распространенность растений хорошо объясняют поврежденность растений для большинства видов, но совершенно не подходят для карликовой березки, не менее обильной в высоких широтах, чем ивы, но гораздо менее повреждаемой. Архитектурная сложность также довольно хорошо соответствует реальному положению вещей, в частности, большей поврежденности березы извилистой по сравнению с карликовой

березкой, но не подходит к ивам, где более высокая ива шерстистопобегая повреждена слабее всех. Учет систематической близости к другим растениям (число видов или родов растений внутри семейства) может объяснить большую поврежденность ивовых по сравнению с березовыми, но не касается различий разных видов внутри рода, довольно значительных. Так что и богатство консорций, и поврежденность древесных растений определяются одновременно многими факторами, к чему склоняется сейчас большинство авторов (May, 1979; Claridge, Wilson, 1981, 1982; Neuvonen, Niemelä, 1981; Godfray, 1984).

Один из основных факторов, объясняющих приуроченность насекомых к растениям определенной жизненной формы (листопадным древесным) и, видимо, решающий — химизм кормового растения. Этот же фактор обусловливает благоприятность отдельных родов и семейств растений для фитофагов, а также возможность перехода их с одного растения на другое. Растения, использующие в качестве защитных веществ фенолы, в том числе таннины (Salicaceae, Betulaceae, Ericaceae, Polygonaceae и др.), имеют много общих видов среди консументов — полифагов, которые в случае сходного химизма могут даже не ограничиваться растениями одной жизненной формы. Так, пяденица *Eulithis populata* встречается в Нижнем Приобье и на ивах, и на кипрее.

Интересен вопрос о преобладании в высоких широтах видов с определенной широтой трофической ниши. С. Ф. Маклин (MacLean, 1983) считает, что отсутствие строгой приуроченности к одному кормовому растению — стратегия, позволяющая филлофагам выжить в суровых условиях Арктики. Строгие монофаги исчезают далеко к югу от северной границы распространения их кормовых растений. Однако, анализируя семейство слоников по широте их трофических связей в разных районах — от средней части лесной зоны до Субарктики, мы обнаружили, что соотношение монофагов, олигофагов и полифагов среди них остается почти постоянным. Думается, что и в других группах фитофагов дела обстоят так же, т. е. Субарктика в отношении широты пищевой специализации фитофагов должна быть отнесена к лесной зоне.

Однако при переходе от лесной зоны к Субарктике у слоников происходит сильный сдвиг в пользу дендрофагов (от 46 до 86 % от общего числа видов этого семейства). Здесь мы снова возвращаемся к предпочтению растений определенной жизненной формы. Оно общее для Субарктики и лесной зоны, но в Субарктике должно прослеживаться более отчетливо.

Другая адаптация высокоширотных фитофагов — существование полифагов на немногих кормовых растениях, обеспечивающих им здесь самую высокую скорость роста (MacLean, 1983). Многие виды, известные в других частях ареала как полифаги, в экстремальных условиях существования выступают

как олигофаги (Аммосов, 1974). Это объясняется не только тем, что многие кормовые растения здесь просто отсутствуют. Некоторые из них там произрастают, но не повреждаются. Так, листоед *Phytodecta pallidus* в Нижнем Приобье встречается почти исключительно на ивах и не питается здесь черемухой *Padus* и рябиной *Sorbus*, которые охотно использует в других частях ареала (Богачева, Дубешко, 1975). Пяденица *O. autumnata* явно предпочитает березу извилистую — единственный вид, на котором в Фенноскандии она дает периодические вспышки численности. Однако каждый год ее можно найти и на карликовой березке, и на ивах (преимущественно на филиколистной), а в годы подъема численности — также на ольхе, осине *Populus tremula* и даже шиповнике *Rosa acicularis*. Скорость роста гусениц *O. autumnata* существенно выше на березе извилистой (по наблюдениям в природе), чем на других кормовых растениях; наиболее медленно они развиваются на осине и ольхе. Замедленное развитие увеличивает риск наступления неблагоприятных погодных условий, а также хищничества и паразитизма. И все-таки использование нескольких кормовых объектов важно для существования вида. С. Ф. Маклин (MacLean, 1983) пишет, что после массовых размножений, когда листва березы становится непригодной для питания *O. autumnata*, вид выживает на других кормовых растениях. Можно добавить, что и в холодные зимы, когда вымерзает большинство яиц *O. autumnata*, отложенных на березу извилистую, вид сохраняется в основном за счет яиц, отложенных на кустарники и оказавшихся под защитой снегового покрова. Такие механизмы, включающие (среди прочих) и абиотические факторы, постоянно поддерживают в популяциях фитофагов полиморфность по признаку выбора кормового растения, предотвращая переход видов к монофагии на предпочтительном кормовом растении.

ГЛАВА IV

ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ

В предыдущей главе мы рассматривали разные виды растений в основном с точки зрения их химизма. Чем более раэличается химизм растений, тем более различны сообщества насекомых, связанные с этими растениями. Но кормовые свойства листьев не остаются постоянными и у растений одного вида. Каждое лето они претерпевают сезонные изменения, а у долгоживущих растений могут быть выражены и многолетние изменения. В этой главе мы рассмотрим изменения кормовых свойств листьев у древесных растений, а также сезонную динамику и разногодичную изменчивость состава консорций этих растений и их поврежденности в Субартике. Особенно подробно проанализируем причины наблюдаемых изменений, в том числе факторы динамики численности насекомых — филлофагов и своеобразие Субарктики в этом плане.

Сезонная динамика состава консорций и поврежденности древесных растений

Листья любого вида растений как кормовой ресурс не остаются постоянными в течение вегетационного сезона. Напротив, их физические свойства и химический состав претерпевают вполне закономерные изменения, достаточно полно описанные в литературе 50—70-х годов. Заметно возрастает в течение сезона плотность покровов листа: только за месяц, с мая по июнь, у семи видов лиственных пород — в 2—3 раза (Hough, Pimentel, 1978), а у дуба за это же время — в 4—5 раз (Feeny, 1970). Содержание воды в тканях листа уменьшается в течение лета (Кожанчиков, 1947, 1949, 1951; Депешко, 1959; Рафес, 1968; Scriber, 1977; Hough, Pimentel, 1978; Schroeder, Malmer, 1980); в сухом веществе снижается доля азота. Напротив, с возрастом листа увеличивается содержание в нем моно- и дисахаридов, а также балласта — целлюлозы, гемицеллюлозы, лигнина. Более или менее постоянным остается только содержание жиров (Кожанчиков, 1949, 1951; Депешко, 1959; Рафес, 1968; Feeny, 1970; Schroeder, Malmer, 1980; Hodkinson, Hudges, 1982).

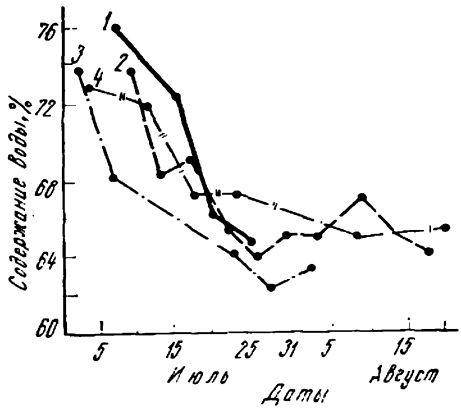


Рис. 3. Изменение содержания воды в листьях березы извилистой в 1978 (*1*), 1980 (*2*), 1981 (*3*) 1983 гг. (*4*).

В течение вегетационного сезона меняется не только содержание веществ, необходимых для питания фитофагов, но и защитных веществ. Молодой лист в наиболее ответственный период роста может быть защищен цианогенными и другими соединениями, активными в небольших количествах; их содержание быстро снижается с ростом листа (Schroeder, Malmer, 1980). Зато заметно возрастает содержание защитных веществ, действующих в относительно больших количествах — фенолов, в том числе таннинов. Так, в листьях дуба количество таннинов увеличивается с 0,66 % от сухой массы в апреле до 5,5 % в сентябре (Feeny, 1970). Вступая в комплекс с белками, таннины и фенолы дают недиссоциирующие соединения, которые не усваиваются фитофагами. Эффект одновременного снижения содержания белков и повышения количества таннинов и фенолов приводит к тому, что усвояемость листьев к концу сезона резко снижается (Feeny, 1970).

Листья листопадных древесных растений в Субарктике претерпевают те же изменения, что и в лесной зоне (Haukioja et al., 1978; Chapin et al., 1986), только за значительно меньшее время (ввиду краткости вегетационного сезона). Так, содержание воды в листьях березы извилистой в финской Субарктике меняется с 72 в июне до 57 % в начале августа; содержание азота снижается за это время с 3 менее чем до 1 %; количество фенолов с конца мая до начала сентября возрастает с 7 до 15 %, в том числе таннинов — с 0,4 до 1,2 % (Haukioja et al., 1978). Мы определяли только один показатель — содержание воды в листьях. Его сезонные изменения у березы извилистой показаны на рис. 3 для усредненного листа. (Изменение этого показателя для разных категорий листьев приведено в табл. 20).

Изменение химизма листьев влечет за собой и сезонную смену состава консорций, так как одни виды приспособились к питанию молодым весенним листом, другие — молодыми листьями, развивающимися летом на дистальных частях ауксибластов, третьи — зрелым листом. Смена видов в консорциях (как и изменение химизма листа) происходит на севере быстро, и разграничивать группы с разной фенологией питания при-

ходится довольно условно. Конкретные погодные условия вегетационного сезона заметно модифицируют сроки питания многих видов. Тем не менее, можно все-таки выделить три группы филлофагов: весенне-летнюю, летнюю и летне-осеннюю. Виды первой группы в типичные по температурным условиям годы развиваются в конце июня — первой половине июля; второй — во второй половине июля — начале августа; третьей — в августе — начале сентября.

Среди филлофагов березы извилистой к весенне-летней группе принадлежат пяденица *O. autumnata*, березовый трубковерт, тля *E. punctipennis*, цикадка *B. reuteri*, минеры *Eriocrania*. К летней группе относятся большинство пилильщиков *Tenthredinidae*, особенно принадлежащие к роду *Amauronematus*, *Pamphilius* sp; слоники *P. ruficornis*, минеры *Parornix* и *Lyonetia*. К летне-осенней группе принадлежат некоторые одиночные и большинство групповых видов пилильщиков, пяденица *R. hastata*, листоед *Ph. polaris*, минер *Leucoptera*, из сосущих — большинство цикадок и медяницы. Данные по сезонной динамике основных систематических групп филлофагов на березе извилистой, полученные путем энтомологического кошения, представлены в табл. 4. У березы извилистой в течение вегетационного периода наблюдается два пика численности сосущих насекомых. Первый создается за счет тли *E. punctipennis* и приурочен к началу сезона, второй — за счет цикадок и медяниц, численность которых наиболее высока в конце сезона. Пик численности грызущих филлофагов на тех участках, где обитает слоник *P. ruficornis*, бывает в середине сезона за счет этого вида.

Сезонная динамика консорций карликовой березки сходна с таковой березы извилистой (табл. 5). Тля *E. punctipennis* на карликовой березке менее обильна, поэтому отчетливо выражен только второй пик численности сосущих филлофагов, создаваемый цикадками и медяницами и приходящийся на середину августа. Клопы (в этой консорции более обильные) относятся к летней и летне-осенней группам. Большинство видов Microlepidoptera, напротив, принадлежат к весенней группе.

Среди весенне-летних филлофагов в ивовых консорциях надо в первую очередь назвать листоеда *Ph. pallidus*. Он появляется на ивах с началом развертывания листьев, и к середине июля на кустах остаются лишь одиночные личинки. Одновременно с ним развиваются и гусеницы листовертки *E. cruciana*. Из сосущих к этой группе принадлежит уже упоминавшаяся цикадка *B. reuteri*. К летней группе относятся большинство клопов и ряд видов пилильщиков Tenthredinidae; другие виды этого семейства, довольно разнообразные, питаются в августе. В это же время наиболее многочисленны цикадки и медяницы. Таким образом, максимум численности грызущих филлофагов

Таблица 4

Сезонная динамика филлофагов основных групп на березе извилистой (участок 2, 1984 г.)

Отряд, семейство	Даты						
	5.07	12.07	17.07	25.07	11.08	18.08	23.08
Homoptera							
Aphididae	1/250	1/105	1/44	1/28	1/2	0/0	0/0
Cicadellidae	1/1	1/68	2/151	2/287	1/550	2/246	1/72
Psyllidae	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/1	1/1
Hemiptera							
Miridae	0/0	0/0	0/0	1/1	1/1	1/2	1/1
Acanthosomatidae	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/4
Coleoptera							
Curculionidae	1/1	2/125	1/115	2/66	1/6	0/0	1/2
Lepidoptera							
Geometridae	1/3	1/1	0/0	0/0	1/1	0/0	1/2
Microlepidoptera	1/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Hymenoptera							
Tenthredinidae	1/2	1/3	1/1	2/8	3/10	3/4	3/8
Pamphiliidae	0/0	1/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Cimbicidae	0/0	0/0	0/0	0/0	2/2	1/1	0/0
Всего	6/258	7/303	5/311	8/390	11/572	8/254	9/90

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6: в числителе — количество видов, в знаменателе — особей, экз/100 взмахов сачка.

Таблица 5

Сезонная динамика филлофагов основных групп на карликовой березке (участок 2, 1985 г.)

Отряд, семейство	Даты					
	3.07.	10.07	18.07	25.07	7.08	16.08
Homoptera						
Aphididae	1/27	1/4	1/5	1/5	1/6	1/12
Cicadellidae	2/7	1/23	3/76	2/271	1/278	1/177
Psyllidae	0/0	0/0	1/4	2/19	1/354	2/292
Hemiptera						
Miridae	2/2	2/24	3/37	3/48	5/44	4/36
Coleoptera						
Chrysomelidae	0/0	1/1	0/0	2/3	1/1	1/1
Curculionidae	0/0	1/5	1/45	1/25	1/30	1/1
Lepidoptera						
Geometridae	1/2	1/2	0/0	1/1	1/1	1/1
Microlepidoptera	2/8	2/6	2/4	1/1	1/1	0/0
Hymenoptera						
Tenthredinidae	1/2	0/0	2/2	1/2	4/9	1/1
Всего	9/48	9/65	13/173	14/375	17/724	12/520

Таблица 6

Сезонная динамика филлофагов основных групп на иве филиколистной (участок 2, 1983 г.)

Отряд, семейство	Даты						
	2.07	8.07	16.07	24.07	9.08	14.08	21.08
Homoptera							
Aphididae	0/0	0/0	1/1	0/0	0/0	0/0	0/0
Cicadellidae	1/2	1/1	1/1	1/4	1/9	1/40	1/18
Delphacidae	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/7	0/0
Psyllidae	1/3	0/0	0/0	1/13	1/60	1/65	1/60
Hemiptera							
Miridae	1/2	2/25	2/31	2/19	1/4	2/4	1/2
Coleoptera							
Chrysomelidae	1/33	1/10	2/3	1/1	1/1	1/2	1/3
Curculionidae	1/2	2/4	0/0	0/0	0/0	1/1	0/0
Lepidoptera							
Geometridae	1/5	1/1	0/0	0/0	1/1	0/0	1/1
Microlepidoptera	1/23	1/3	2/2	0/0	1/1	0/0	1/1
Hymenoptera							
Tenthredinidae	1/4	3/17	5/8	5/24	3/21	5/30	3/27
Cimbicidae	0/0	0/0	0/0	1/2	1/1	0/0	1/1
Всего	8/74	11/61	13/46	11/63	11/98	12/149	10/113

приходится на начало вегетационного сезона, сосущих — на конец сезона (табл. 6).

Удобным способом изучения сезонной динамики сообществ филлофагов является также анализ их повреждений на листьях деревьев. Проба обычного размера (1000—1500 листьев), правда, тоже не очень показательна для редких видов, повреждения которых могут не всегда попадать в пробу, а высокая биотопическая изменчивость приводит к значительному разбросу данных (см. главу V), нарушающему истинную картину сезонной динамики отдельных типов повреждений. Несмотря на это, метод все же полезен.

Мы смогли в ходе изучения состава березовых консорций различить и идентифицировать пятнадцать типов повреждений листьев березы. Эта возможность была использована нами для многих исследований. При определении повреждений мы стремились к возможно большей детализации. В одних случаях по характеру повреждений можно безошибочно соотнести их с вполне конкретным видом насекомого, в других — с родом или семейством, а в третьих недоступна идентификация даже до отряда. Мы считаем необходимым кратко охарактеризовать здесь выделенные типы повреждений, указывая их принадлежность. Внешний вид повреждений представлен на рис. 4. Повреждения, наносимые листьям березы листогрызущими насе-

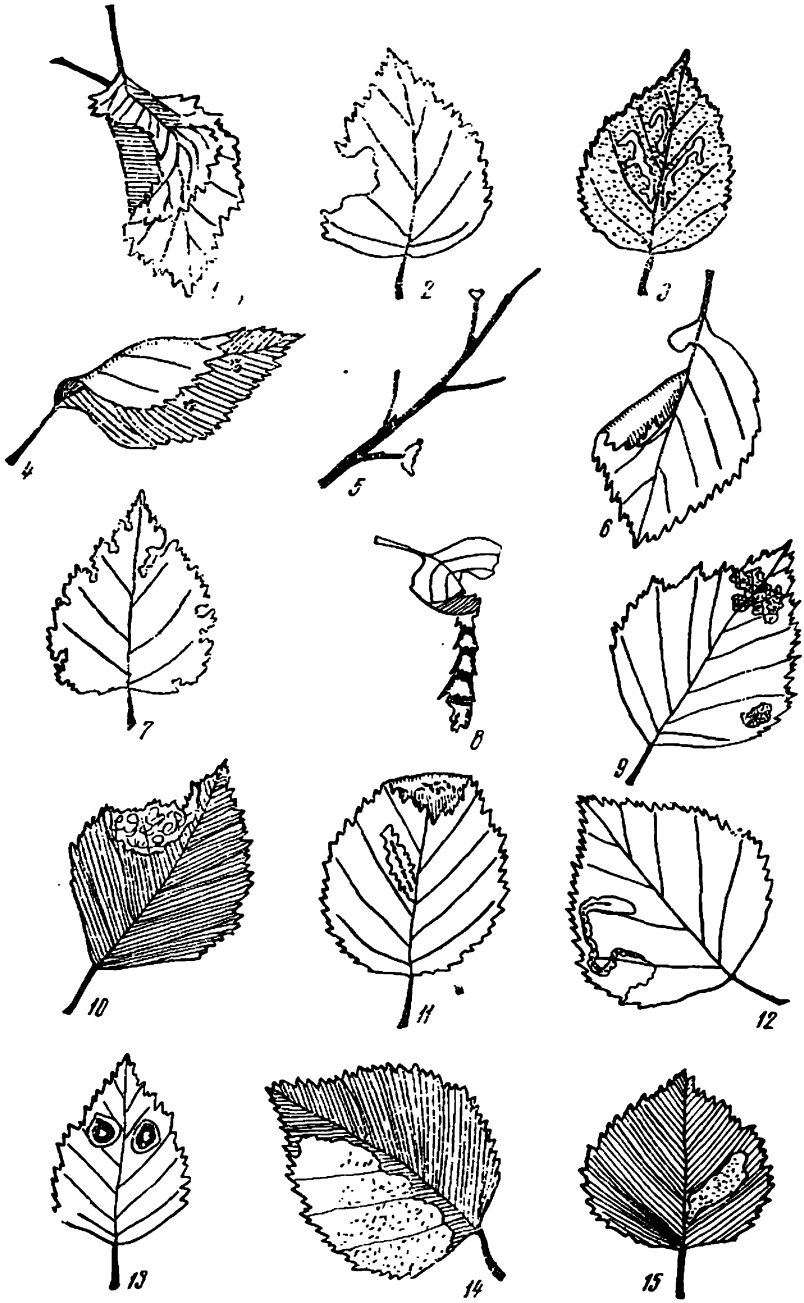


Рис. 4. Различные типы повреждений листьев березы извилистой грызущими и минирующими филлофагами.

Описание повреждений и их принадлежность указаны в тексте.

комыми, были идентифицированы нами самостоятельно. Принадлежность мин установлена по определителям М. Н. Римского — Корсакова (1931) и В. И. Гусева (1984) с последующими уточнениями по «Определителю насекомых Европейской части СССР» (1978; 1981).

Тип 1. Два листа березы сложены верхними поверхностями внутрь, соединены паутинкой (обычно по зубчикам листа) и скелетированы с внутренней поверхности образовавшегося свертка. Характерное повреждение для пяденицы *Rheumartera hastata.*

Тип 2. Погрызы листа разной величины, обычно довольно крупные, начинающиеся с края листовой пластинки. Могут принадлежать либо пяденице *Oporinia autumnata*, либо некоторым одиночным видам пилильщиков семейства Tenthredinidae.

Тип 3. Замысловатые вытрызы листовой пластинки, не выходящие на ее край и не пересекающие крупных жилок. Принадлежат пилильщику семейства Tenthredinidae; личинка зеленая, с черной головой.

Тип 4. Мелкие участки листа скелетированы с нижней поверхности. Повреждение принадлежит пилильщику семейства Tenthredinidae; личинка мелкая, зеленовато-белесая, полупрозрачная, с уплощенным грудным отделом тела.

Тип 5. Несколько (часто много) листьев на ветке объедены до черешка. Среди них обычно находится грубо скелетированный лист, на котором личинки начинали свое развитие. Повреждения групповых пилильщиков (*Croesus* sp. и др.) семейства Tenthredinidae.

Тип 6. Участок листа загнут наверх и свернут, удерживается в этом положении при помощи паутинки. Позднее несколько (обычно 3—4) соседних листьев объедены почти до черешка; на огрызках остатки паутины. Повреждения пилильщика — ткача *Pamphilius* sp. семейства Pamphilidae.

Тип 7. Небольшие извилистые погрызы края листовой пластинки. Принадлежат слоникам, в основном *Polydrusus rufi-cornis.*

Тип 8. Характерные свертки березового трубковерта *Deporaus betulae.*

Тип 9. Небольшие (иногда значительные) участки листа скелетированы с верхней стороны. Во второй половине лета буреют. Повреждение принадлежит листоеду *Phyllodecta polaris.*

Тип 10. Мина (обычно крупная) прозрачная, экскременты в виде тонкой нити. Поскольку повреждения наносятся еще растущему листу, он обычно деформируется. Принадлежит чешуекрылым рода *Eriocrania* семейства Eriocraniidae.

Тип 11. Мина с нижней стороны листа между жилками в виде продолговатого пятна со складками кожицы, сверху почти не видна. Взрослая гусеница выходит из мины и, загибая

Таблица 7

Сезонная динамика некоторых типов повреждений на листьях березы извилистой (1983 г., участок 2), % от общего числа листьев

Тип повреждений	Даты					
	10.07	18.07	24.07	8.08	14.08	21.08
2	8,31	9,11	12,92	19,27	20,73	15,15
4	0	0	0	0	3,09	0,64
6	0	0	0	0	0	0,18
7	4,74	13,37	43,08	26,69	28,54	37,48
8	0	0,08	0	0	0	0
9	0,08	0	0,08	1,06	0,96	1,09
11	0	0	0,08	0,38	0,58	0,36
12	0	0	0	0	0	0,09
14	0	0	0	0,29	0,39	0,27
15	0	0,08	0	0	0	0

Примечание. Здесь и в табл. 8, 11, 13—17, 31, 32: принадлежность типов повреждений указана на рис. 4.

край того же или соседнего листа, живет в образовавшемся свертке. Род *Parornix* семейства Gracilariidae.

Тип 12. Узкая (сильно извитая) мина, на зеленом листе выглядит бледной; посредине — пунктирная линия экскрементов, конец без экскрементов. Род *Lyonetia*, семейство Lyonetiidae.

Тип 13. Некрупные мины, обычно по нескольку на листе, округлые, темные, с узкой светлой зоной листа вокруг них. Снизу почти не видны. Род *Leucoptera*, семейство Lyonetiidae.

Тип 14. Мина занимает значительную часть листа, начиная от его края. Прозрачная, экскременты в виде точек. Род *Scolioneura*, семейство Tenthredinidae.

Тип 15. Небольшая мина, начинается от срединной жилки, крупных боковых жилок не пересекает. Роды *Fenusa* и *Messa*, семейство Tenthredinidae.

Динамика выделенных нами типов повреждений на березе извилистой (табл. 7) показывает, что повреждения типа 2 появляются уже в начале сезона. Сначала они принадлежат исключительно пяденице *O. autumnata*, затем появляются пилильщики Tenthredinidae, многие виды которых производят такие же погрызы листьев, как эта пяденица. В теплые годы рано появляются и слоники (тип 7), пик численности которых приходится на конец июля. С 5—15 июля на листьях березы можно найти имаго листоеда *Ph. polaris*, личинки которых питаются в августе (тип 9). Довольно рано появляются также трубковерты (тип 8), минеры *Fenusa* (тип 15); мины Gracilariidae (тип 11) начинают встречаться на листьях несколько позже, *Scolioneura* — еще позже. Некоторые виды пилильщиков (тип 4) характерны для конца лета. Свертки *Pamphilius*

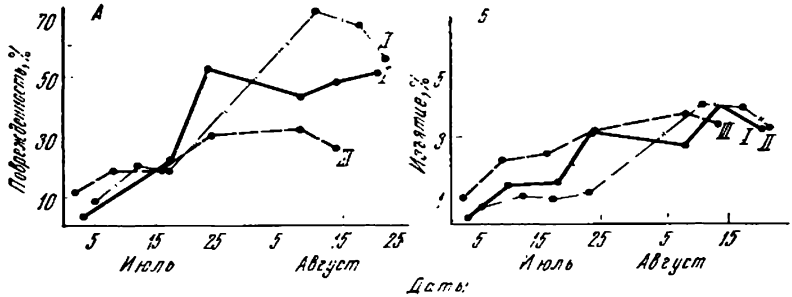


Рис. 5. Сезонная динамика поврежденности листьев (А) и изъятия их площади (Б) у двух видов растений на участке 2.

I — **береза извилистая, 1983 г.;** *II* — **то же, 1984;** *III* — **ива филиколистная, 1983 г.**

(тип 6) и мины *Lyonetia* (тип 12) начинают встречаться с 20-х чисел июля, но в 1983 г. они были редки и случайно попали в пробу лишь в конце сезона.

Сезонное изменение поврежденности листьев березы и ивы грызущими филлофагами представлено на рис. 5. Опять-таки результаты несколько варьируют от пробы к пробе. П. М. Рафес и В. К. Соколов (1984) очень наглядно показали, как колебания поврежденности от пробы к пробе совершенно затушевывают сезонные изменения этого показателя. У нас объем пробы был больше, и сама проба представляла 20—25 растений (обычно — 24). Поэтому кривые более сглажены и сезонные изменения просматриваются. Но, конечно, наилучший способ проследить сезонные изменения — последовательно проводить учеты на одних и тех же ветвях в течение всего сезона, не изымая их с дерева (Дмитриенко, 1976). Такие учеты мы провели на березе извилистой в 1987 г. Учитывали повреждения не только грызущих, но и сосущих филлофагов (рис. 6). Минирующие также учитывались, но были очень немногочисленны и на рисунке не представлены.

Увеличение поврежденности листьев происходит у древесных растений до 10—15 августа. Снижение, про-

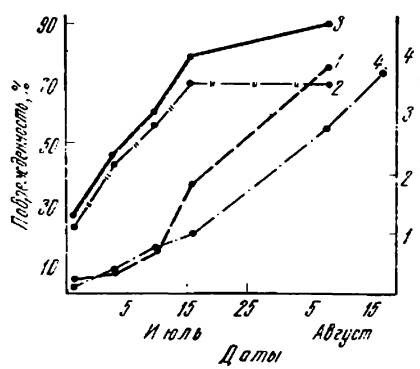


Рис. 6. Сезонная динамика освоения листьев березы извилистой разными группами филлофагов (участок 1, 1987 г.)

1 — **поврежденность грызущими филлофагами;** *2* — **сосущими;** *3* — **общая поврежденность листьев;** *4* — **изъятие площади листьев грызущими филлофагами.**

сматривающееся на рис. 5, недостоверно (возможно, оно и есть). В таком случае оно обусловлено не восстановлением изъятой поверхности за счет появления новых листьев, а избирательным ранним сбрасыванием наиболее поврежденных листьев, которое нередко упоминается в литературе (Owen, 1978; Faeth et al., 1981; Stiling et al., 1987).

У ивы основное изъятие площади листьев приходится на начало сезона (до 15 июля), т. е. осуществляется ранневесенними видами. Береза теряет основную часть листвы в середине сезона, т. е. за счет летних видов. В тех местах (или в те годы), где (или когда) на березе отмечается повышенная численность пяденицы *O. autumnata*, основная доля отчуждаемой фитомассы изымается этим видом, т. е. также в начале сезона.

Береза, ива, да и другие лиственные породы Субарктики относятся к древесным растениям с продолжительным периодом роста побегов и развития листвы. По мере раскрывания летом молодых листьев нагрузка переносится на них, а на старые листья снижается. Поэтому процесс, показанный в общем виде на рис. 5, 6, в действительности более сложен. (Он будет обсуждаться в главе VI. Там же дана общая характеристика групп филлофагов в соответствии с фенологией их питания и предпочтением листьев определенных кормовых качеств).

Как сезонная динамика сообществ филлофагов на кормовых растениях, так и динамика освоения ими листвы в Субарктике принципиально не отличаются от картины, наблюдаемой в таежной зоне (Петренко, Дрянных, 1978; 1981; Петренко и др., 1979; Дмитриенко, 1976). Закономерности, которые отмечались этими авторами как основные для лесной зоны — высокий общий уровень поврежденности листьев, высокая поврежденность листвы в начале сезона — вполне совпадают с тем, что наблюдается на северной границе лесной зоны, в лесотундре. Потребление листвы заметно сдвинуто в Субарктике на начало сезона. Большинство наиболее распространенных грызущих филлофагов относится к видам весенне-летней группы. Причина того, что именно эти виды в условиях Субарктики достигают наиболее высокой численности, заслуживает специального обсуждения.

Строго моновольтинные виды с ранневесенней фенологией личиночной фазы сформировались в процессе адаптации к питанию растущими листьями (Кожанчиков, 1949; Warrington, 1985). Кормовые свойства молодой листвы обеспечивают высокие коэффициенты использования съеденной (и усвоенной) пищи на рост и тем самым — высокую скорость роста. Питание зрелой листвой энергетически менее выгодно. Оно увеличивает смертность филлофагов, а в некоторых случаях (например, на буке) становится почти невозможным из-за накопления защитных веществ и увеличения плотности покровов листа (Кожанчиков, 1949; Feeny, 1970; Scriber, 1977; Hough, Pimentel, 1978; Mansingh, 1972; Selman, Lowman, 1983).

Древесные растения высоких широт создают основную массу листвы в течение короткого промежутка времени, но удлиненные побеги растут половину короткого северного лета, соответственно появляется молодая листва. Однако эта листва отличается по своему химизму от весенней. Только весенняя молодая листва, богатая белками и водой, обеспечивает филлофагам возможность иметь очень высокий (выше 30 %) коэффициент использования съеденной пищи на рост (Богачева, 1985). Один только этот фактор уже обеспечивает филлофагам большую скорость роста, так что средняя продолжительность развития, например, гусениц *O. autumnata*, составляет в природе три недели. Повышенные температуры еще более увеличивают скорость роста, интенсивность потребления. При температуре 20—22 °С масса гусеницы *O. autumnata* может увеличиваться за сутки в 2—2,5 раза. Да и само раннее начало развития весенних видов повышает вероятность завершить его в течение одного вегетационного сезона, тогда как летне-осенним видам это удается не всегда. Кормовые свойства листвы не позволяют им иметь высокий коэффициент использования съеденной пищи на рост (Богачева, 1985; Haukioja, Niemelä, 1974), поэтому скорость роста филлофагов в конце лета невелика, несмотря на повышенную интенсивность питания таких видов. Если у мелких видов и в холодный год есть возможность завершить развитие, то виды средних и крупных размеров в такие годы должны либо зимовать в стадии личинки (чтобы завершить развитие на следующий год), либо ведут в Субарктике «прерывистое существование», исчезая после критического холодного года и восстанавливаясь потом за счет миграций (Богачева, 1985, 1986а, Богачева, Ольшванг, 1978). Это подводит нас к следующему вопросу — о динамике численности насекомых — фитофагов в Субарктике.

Динамика численности фитофагов и разногодичная изменчивость поврежденности растений

Работая с 1970 г. в одном и том же районе, а в течение ряда лет — на одних и тех же площадках, мы обратили внимание, что и состав консорций, и поврежденность растений из года в год не остаются одними и теми же. Эти наблюдения дали нам и представление о величине этих изменений от года к году, и возможность сделать самые общие заключения об их причинах.

Во-первых, выяснилось, что численность разных видов насекомых фитофагов колеблется в разных пределах. Численность одних может меняться всего в несколько раз. Таковы многие виды грызущих филлофагов, из года в год сохраняющие доминирующее положение в своих консорциях. В то же время численность других видов может изменяться во многие десятки и даже

Таблица 8

Разногодичная изменчивость поврежденности листьев березы извилистой филлофагами разных групп на участке 1, %

Типы повреждений	1981	1982	1983	1984	1987
1	0,08	0	0,16	0,32	0
2	5,55	4,25	12,19	15,90	13,56
3	0	0,27	0	0	0,42
4	1,96	1,04	1,36	5,56	10,89
5	0	0,36	0,08	0,16	0,21
6	1,04	0,27	0,64	0,16	0,19
7	18,94	62,86	43,70	58,66	52,91
8	0,04	0	0,32	0,16	0,07
9	0	0	0,48	0,96	1,92
10	0	0	0,08	0	0,03
11	0,24	0,36	0,24	1,75	0,09
12	0,76	0,65	0,16	0,16	0,58
13	0,12	0,05	0,24	0,64	0,09
14	0,20	0,34	0,24	0,16	0,27
15	0,52	0	0	0	0,02

сотни раз. Это характерно для некоторых сосущих и минирующих видов, которые в годы высокой численности также являются доминантами в своих консорциях, а в годы низкой численности практически исчезают. Например, клоп *Psallus graminicola*, обычно встречающийся на карликовой березке на участке 2 в количествах 2—9 экз. на 100 взмахов сачка, в 1978 г. достигал численности 300—400 экз. Клоп *Elasmostethus* sp. в 1984 г. на этом же участке был отловлен в количестве 100 экз. на 100 взмахов сачка, тогда как до этого (с 1977 г.) его добыли всего несколько особей. Мелкая зеленая цикадка, в 1977—1978 гг. бывшая массовым видом на березах, в 1980 г. совсем не была найдена, в 1981 г. встречалась единично. После ее численность растет, достигая в 1985 г. 650 экз. на 100 взмахов сачка. Минер *Leucoptera*, в 1983 г. поразивший около половины листьев березы извилистой на участке 4, в 1982 г. не был найден совсем, а в 1981 г. был зарегистрирован на 5,32 % листьев. Поврежденность листьев некоторыми другими видами филлофагов также заметно варьирует по годам (табл. 8).

Во-вторых, было установлено, что изменение численности филлофагов происходит на разных участках одновременно (рис. 7), т. е. факторы, определяющие численность видов, одни и те же для больших территорий. Это приводило к мысли, что ведущими факторами динамики численности многих видов в данном случае являются климатические, общие для обширных территорий, тогда как биоценотические (например, кормовой фактор) могут создавать различия в динамике численности даже на участках, расположенных недалеко друг от друга (Singer, 1972; Dempster, 1982).

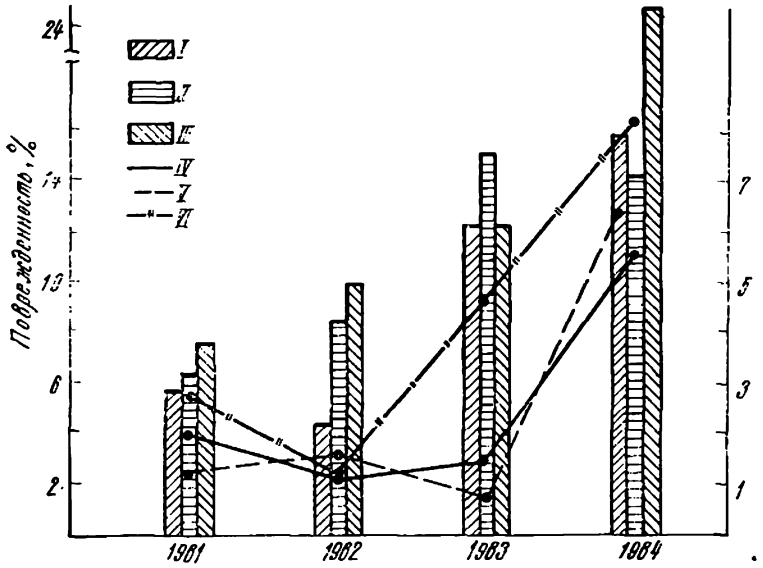


Рис. 7. Разногодичная изменчивость поврежденности листьев березы извилистой некоторыми группами филлофагов.

I — повреждения типа *2*, участок 1; *II* — то же, участок 2; *III* — то же, участок 3; *IV* — повреждения типа *4*, (правая шкала), участок 1; *V* — то же, участок 2; *VI* — то же, участок 3.

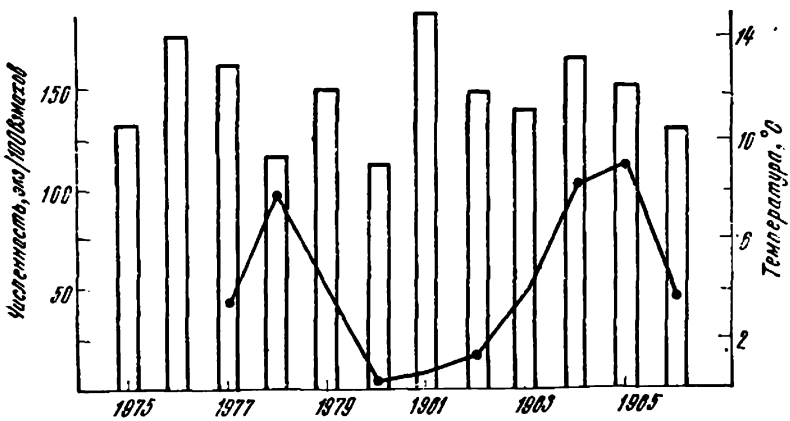


Рис. 8. Погодовые изменения численности цикадок и температуры в период их развития.

Таблица 9

Среднедекадные (I, II, III) температуры вегетационного сезона в 1975 — 1987 гг. (Салехард), °С

Год	Июнь	Июль			Август		
	III	I	II	III	I	II	III
1975	8,7	10,4	11,7	16,1	13,1	10,9	7,5
1976	14,5	16,3	11,6	15,5	17,2	12,7	10,8
1977	15,0	12,6	13,4	17,8	14,6	9,0	10,4
1978	7,1	17,6	13,8	11,6	8,9	8,8	7,9
1979	9,1	9,6	16,6	14,0	12,7	12,6	8,6
1980	10,2	12,3	9,3	11,2	8,0	7,9	9,0
1981	12,8	10,4	11,8	15,3	17,5	14,9	12,4
1982	16,5	16,1	11,6	19,8	10,0	7,6	10,0
1983	10,7	16,1	13,3	14,4	8,5	12,1	9,4
1984	15,4	18,0	10,5	17,9	15,9	10,2	8,8
1985	12,7	11,4	9,4	15,0	14,8	10,4	8,3
1986	9,5	9,6	13,6	14,4	11,7	8,3	7,4
1987	13,6	18,7	15,2	14,0	Нет свед.	Нет свед.	Нет свед.

Далее было отмечено, что изменения численности разных видов в пределах одного участка, напротив, несинхронны, т. е. ведущие факторы динамики численности у разных видов не одни и те же. Однако у многих видов (типы повреждений 2, 4, 7, 11) подъемы численности приходятся на одни и те же годы (1983—1984), тогда как в 1981 г. у этих видов наблюдалась низкая численность (см. табл. 8). На то, что в определенные годы фауна Субарктики существенно обогащается более южными видами, мы (Богачева, Ольшванг, 1978) обращали внимание уже давно. Впоследствии появились новые факты, подтверждающие замеченную нами связь фаунистического разнообразия с теплыми годами. Появление редких в Субарктике видов (и одновременно подъем численности видов, более обычных, но южных по происхождению и для арктической зоны в целом не характерных) происходит после ряда теплых лет: в 1977 –1978 гг.— после теплых 1976 –1977 (табл. 9) и с 1983 — после теплых 1981—1982 гг. Так, в 1977—1978 гг. единично были встречены жуки *Melasoma tremulae* F., *Lochmaea* sp. Листоед *Cercionops caraganae* был отмечен на Красном Камне в 1977 г.; в 1983 г. он был очень многочисленным на мышином горошке *Vicia cracca*. В 1982—1983 гг. находили гусениц металловидки *Plusia festucae* L.; в 1983 нередки были и гусеницы совки рода Agrotis. В 1977— 1978 гг. и 1983 были отловлены бабочки *Caloplusia hochenwarthi* Hochenw. В эти же годы встречались гусеницы пяденицы *Eulithis populata* L., а в 1978 г. собраны гусеницы *E. prunata* L. В 1978 и 1983 гг. на ивах и карликовой березке единично встречались гусеницы волнянки;

имаго вывести не удалось. В 1977 г. на Хадыте (Ольшванг, 1980), а в 1981 и 1983 гг. в окрестностях г. Лабытнанги и на Красном Камне на иван-чае неоднократно находили гусениц подмаренникового бражника *Celerio gallii* Rott.; встречали и имаго. В 1978 и 1983 гг. на Красном Камне были добыты имаго авроры *Anthocharis cardamines* L. В 1977 и 1983 гг. встречали траурницу *Nymphalis antiopae* L. В 1983 г. в г. Лабытнанги были встречены малинница *Callophrys rubi* L., махаон *Papilio machaon* L., 1978 г.— серпокрылка *Drepana lacertinaria* L. В 1979—1981 гг. все эти южные виды в низовьях Оби практически не отмечены.

Такие наблюдения заставляли предположить, что для многих видов и групп насекомых, в первую очередь южных, не характерных для Субарктики, одним из ведущих факторов динамики численности являются температуры вегетационного сезона. Этого следовало ожидать, поскольку низкие температуры в условиях Субарктики — лимитирующий фактор. Ряд морфологических, физиологических, биохимических и поведенческих адаптаций направлен как на возможность существования при низких температурах (Шварц, 1963; Данилов, 1966; Шварц, Ищенко, 1971; Downes, 1964, 1965), так и на выбор местообитаний с относительно более высокими температурами. Для насекомых наибольшее значение должны иметь температуры вегетационного сезона, так как именно они вызывают комплекс адаптаций. Приспособления к низким зимним температурам ограничиваются по существу поведенческими, обеспечивающими выбор оптимального места для зимовки, и биохимическими, устраняющими возможность внутриклеточного замерзания.

Для решения вопроса о ведущих факторах динамики численности мы использовали подсчет корреляций численности видов (или групп) насекомых со значениями соответствующих факторов. Прежде всего рассмотрели связь численности видов с температурой текущего вегетационного сезона в период развития этих видов. Достоверной зависимости ни в одном случае не выявлено (Богачева, 1986а). Действительно, логично предположить, что численность фитофагов на растениях должна в большей степени зависеть от уровня численности, а поэтому и от погодных условий предыдущего года, нежели текущего. Это правило, общее для листогрызущих насекомых в Субарктике и насекомых других экологических групп: кровососущих комаров, почвенных насекомых (Николаева, 1986; Ольшванг, 1986), а также для листогрызущих насекомых севера и лесной зоны (Kendeigh, 1979). Только для насекомых, имеющих несколько генераций в году, можно было бы ожидать зависимости их численности от температуры текущего вегетационного сезона. В низовьях Оби одним из немногих таких видов является тля *E. punctipennis*, но и она не обнаружила высокой связи с температурными условиями текущего лета ($r = +0{,}290$).

Проверяя предположение, что численность фитофагов зависит от температуры прошлого вегетационного сезона, мы выявили, что высокая положительная связь имеется только у чешуекрылых ($r = +0{,}50 \pm 0{,}28$). Остальные группы, выбранные нами для этого анализа как южные, не обнаружили высокой зависимости. И только когда для анализа были использованы температуры двух предшествующих вегетационных сезонов (в виде их суммы), то у всех таких групп выявили достаточно высокую положительную корреляцию с этой величиной: для Hemiptera $r = +0{,}60 \pm 0{,}26$; для Cicadoidea — $+0{,}75 \pm 0{,}18$; для Lepidoptera — $+0{,}67 \pm 0{,}21$ (Богачева, 1986а). Таким образом, численность южных видов насекомых в Субарктике прямо зависит от температуры, повышаясь в течение ряда благоприятных лет и резко снижаясь после первого же неблагоприятного летнего сезона. Эта зависимость показана на рис. 8 на примере цикадок. Прав был С. Ф. Маклин (MacLean, 1983. С. 448), предполагая, что на северной границе ареала «существование вида определяется не средними условиями, а частотой и серьезностью крайних отклонений погодных факторов».

Связь численности насекомых и температуры вегетационного сезона не прямолинейна. Колебания температуры вокруг каких-то высоких значений не вызывают ответного изменения численности насекомых. Это означает, что действие температуры в данном случае не проявляется, она благоприятна для вида. Точно так же существует критическая низкая температура, когда численность вида на следующий год падает до нуля. Ясно, что дальнейшее понижение температуры не может вызвать большего эффекта.

Механизмы, посредством которых понижение температуры вегетационного сезона вызывает спад численности растительноядных насекомых, могут быть различны. Один из них мы имели возможность наблюдать в 1978 г. на брюквеннице *Pieris napi* L. Вид достаточно обычен для Приобского Севера. В 1978 г., после теплых лет, бабочки были очень многочисленны (в середине июля на цветущем лугу одновременно летали десятки экземпляров). Яйца были отложены на многие крестоцветные растения. Однако гусеницы, достигшие к началу августа IV—V возраста, практически не питались при низких температурах, державшихся весь месяц (см. табл. 9). В течение зимы они, видимо, погибли, так как не смогли достичь стадии куколки, в которой этот вид зимует. Во всяком случае, в течение следующих двух лет бабочки совсем не встречались, и вид вновь стал обычным лишь к 1983 г. Осталось неизвестным, восстановился ли он путем реколонизации за счет мигрантов или самые ранние гусеницы в 1978 г. все же смогли окуклиться. Но, конечно, возможны и другие механизмы. Например, клоп *Nysius groenlandicus* в Гренландии в холодное лето тоже не успевает завершить развитие, но не за счет низкой интенсивности пита-

ния личинок, а за счет замедленного развития яиц (Böcher, 1976). У нескольких видов чешуекрылых в субальпийской зоне Колорадо наблюдалась гибель яиц вследствие поздней снежной бури (Ehrlich et al., 1972).

Иначе обстоит дело у тех видов, которые имеют какие-то механизмы, уменьшающие их зависимость от температуры вегетационного сезона. Это виды: с весенней фенологией развития личиночной фазы, у которых высокие темпы роста обеспечиваются высоким коэффициентом использования съеденной пищи на рост; мелкие, способные завершить развитие в течение одного сезона даже при неблагоприятной температуре; способные зимовать в стадии личинки и продолжать развитие на следующий год; с покоящейся стадией, которая может зимовать более одного раза, создавая резерв, страхующий вид от резкого падения численности на следующий год после холодного лета. У таких видов динамика численности в относительно благоприятных биотопах не зависит от температуры вегетационного сезона, но обнаруживает эту связь в биотопах с наиболее суровыми климатическими условиями. Так, листоед *Ph. pallidus* ежегодно достигал высокой численности на ивах в долине Соби; в горах (на верхнем пределе распространения ивы мохнатой) он встречался ежегодно, но массовым был лишь в 1978 г.

Фитофаги, приспособленные к низким температурам вегетационного сезона, господствующим в Субарктике, могут резко изменять свою численность под влиянием других абиотических факторов. Такова пяденица *O. autumnata* — потенциально самый опасный вредитель, поскольку именно этот вид дает вспышки массового размножения в горных лесах Фенноскандии и уже привел к гибели березовых лесов на огромных территориях. В низовьях Оби этот вид, являющийся обычным членом березовых и ивовых консорций, не дает значительных подъемов численности; они предотвращаются низкими зимними температурами. Дело в том, что *O. autumnata* зимует в стадии яиц на ветвях кормовых растений, в основном березы извилистой. В случаях открытой зимовки у филлофагов возможна прямая гибель зимующей стадии от низких температур. Так, в условиях стационара Кево было показано, что яйца *O. autumnata* вымерзают при температуре ниже —37 °С(Niemelä, 1979).

Подсчитав коэффициент корреляции численности *O. autumnata* со средней температурой трех зимних месяцев предшествующей зимовки, обнаружили, что она довольно высока. Значение коэффициента корреляции еще выше, если численность *O. autumnata* сопоставлять с продолжительностью периода наиболее низких температур. В качестве такового мы использовали количество дней с температурой ниже —35 °С. Оно коррелирует со средней температурой зимнего периода, однако варьирует гораздо больше и уже поэтому более удобно для вычнслення корреляций. Обнаружили тесную зависимость численности

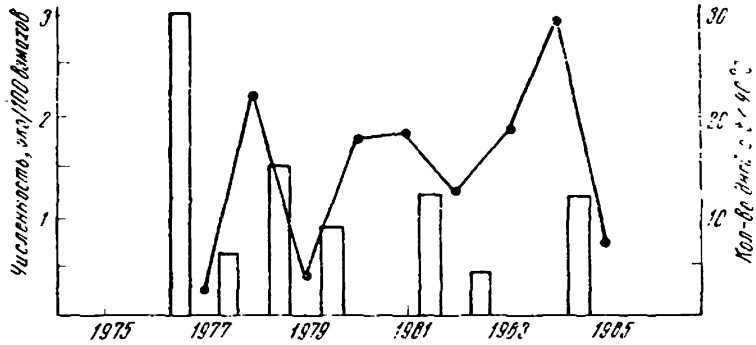


Рис. 9. Погодовые изменения численности пяденицы *O. autumnata* и температурных условий ее зимовки.

O. autumnata от продолжительности наиболее холодного периода зимовки ($r = -0{,}82 \pm 0{,}10$). Изменения численности этого вида в зависимости от температурных условий предыдущей зимовки показаны на рис. 9. Зависимость от температуры зимовки наблюдается у этого вида и в Фенноскандии, где холодный воздух, скапливающийся зимой в горных долинах и застаивающийся там, полностью предотвращает вспышки численности *O. autumnata* на этих участках березовых лесов (Kallio, Lehtonen, 1975; Tenow, 1975; Niemelä, 1979).

Условия зимовки — лимитирующий фактор и для других открыто зимующих видов. В 1984 г. на стационаре была довольно высокая численность гусениц траурницы *Nymphalis antiopae*, но куколки, зимующие на высоте 1—2 м над землей, все погибли во время зимовки. В целом для фитофагов Субарктики открытая зимовка не характерна. Большинство их зимуют в почве, моховой дернине и подстилке, и зимние температуры в этом случае не могут играть большой роли.

Важное значение для фитофагов Субарктики могут иметь и другие погодные факторы. В отличие от насекомых-филлофагов юга лесной зоны (Kendeigh, 1979) и от почвенных насекомых Субарктики (Ольшванг, 1986), обнаруживающих зависимость от условий увлажнения предыдущего вегетационного сезона, у филлофагов Субарктики мы такой зависимости не выявили (Богачева, 1986а). Зато для открыто живущих и малоподвижных насекомых выявлена связь с осадками, выпадающими в текущем сезоне. Так, для листоеда *Ph. viminalis* и для клопов Hemiptera коэффициент корреляции $r = -0{,}61 \pm 0{,}22$. Эту связь, видимо, следует приписать непосредственному воздействию сильных затяжных дождей, приводящих к гибели насекомых. Такие факты мы наблюдали в 1971 г.

Обнаруженная нами связь уровня численности насекомых-филлофагов с погодными (в основном температурными) условиями предшествующих вегетационных сезонов или предшест-

вующего зимнего периода дает возможность прогнозировать численность филлофагов на будущие сезоны. Мы знаем теперь, что после нескольких теплых сезонов следует ожидать подъема численности филлофагов, особенно не характерных для Севера южных видов, имеющих в Субарктике северную границу своего ареала. Численность пяденицы *O. autumnata* возрастает после теплой зимы, но нужно несколько таких зим подряд, чтобы уровень ее численности мог стать угрожающим. В низовьях Оби это маловероятно, поэтому специальный мониторинг за вредителями древесных пород здесь вряд ли целесообразен.

Нами (Богачева, 1986а) было рассмотрено также проявление действия биоценотических факторов на динамику численности филлофагов. Наиболее важным из таких факторов, несомненно, является кормовой, который оценивается как количественно, так и качественно. Запас листьев на деревьях и кустарниках — потенциальная кормовая база для насекомых-филлофагов. Она испытывает колебания по годам, однако филлофаги используют не более десятой ее части (см. табл. 3), т. е. она существенно недоиспользуется. Поэтому разногодичная изменчивость массы произведенных листьев, обычно не очень большая (Манаков, 1972), не может вызвать такие значительные колебания численности отдельных видов, о которых шла речь выше. Мы считаем, что у насекомых-филлофагов запас корма не определяет динамику численности. Этот фактор может оказаться существенным только для карпофагов, так как семенная продукция многих растений на севере подвержена чрезвычайно сильным годичным колебаниям.

Кроме потенциальной кормовой базы, может встать вопрос и о реальной кормовой базе, т. е. о той доле корма, которая в каждый данный момент сезона реально пригодна в пищу данному виду насекомого. Этот вопрос очень сложен. Так же оценивают его и другие исследователи. Например, Дж. П. Демпстер (Dempster, 1983. С. 480) пишет: «Флуктуации в доступности ресурсов могут играть большую роль в изменении численности многих Lepidoptera, но в настоящее время очень немногие экологи могут оценить несущую способность биотопа, занятого видом, который они изучают, чтобы делать подобные обобщения». И действительно, на примере бабочки-нимфалиды *Euphydryas editha* в горных районах Калифорнии (Singer, 1972) мы видели, какими сложными бывают взаимоотношения филлофага с кормовым растением и как реальная кормовая база может влиять на динамику численности популяций фитофага (если выделенные группировки действительно являются популяциями) или, по крайней мере, на динамику локальной плотности популяций. Но такие примеры могут относиться скорее к гербофагам, чем к дендрофагам, кормовой ресурс которых более постоянен.

В качестве первого приближения к рассмотрению вопроса о реальной кормовой базе дендрофагов на севере можно выделить те четыре группы филлофагов по экологии их питания, о которых мы будем говорить в главе VI. Филлофаги третьей и четвертой групп, предпочитающие зрелую листву или не проявляющие определенного предпочтения какой-либо категории листвы, имеют практически неисчерпаемый кормовой ресурс, и годичные колебания запаса корма не могут определять их динамику численности. Летние виды, предпочитающие молодую листву на удлиненных побегах (филлофаги второй группы), выглядят в этом отношении гораздо более перспективными: во-первых, потому, что их кормовая база используется значительно более полно (табл. 21), во-вторых, она испытывает значительные годичные колебания, заметно уменьшаясь в холодные и в сухие годы. Но надо помнить, что эти виды, предпочитая питаться молодой листвой, не отказываются и от зрелой, просто доля той и другой в их питании может быть неодинаковой в разные годы. Весенние виды (первая группа) имеют обширную потенциальную кормовую базу, но реальная может колебаться из-за рассогласованности фенологии филлофага и кормового растения, вызываемой погодными условиями. Сроки наступления отдельных фенофаз могут очень отличаться в разные годы (так, в 1973—1987 гг. в районе г. Лабытнанги, по личному сообщению Ю. Ф. Рождественского, дата начала развертывания листьев березы извилистой колебалась от 27 мая в 1982 до 30 июня в 1978 г.).

Таким образом, реальная кормовая база колеблется у филлофагов первой и второй групп, что объясняется действием погодных факторов, но не непосредственно на насекомых, а через кормовые растения. Если бы это имело большое значение, то мы обнаружили бы тесную связь численности видов с погодными условиями текущего вегетационного сезона, чего, однако, установлено не было. Не найдено доказательств того, что запас корма действительно влияет в Субарктике на динамику численности филлофагов. Другие авторы (Штакельберг, 1944; Аммосов, 1972; MacLean, Hodkinson, 1980) также считают, что число видов зеленоядов и динамика их численности в суровых климатических условиях не определяются запасом корма, хотя высказывалось и противоположное мнение (Кузнецов, 1938; Downes, 1965).

Следующий вопрос, который следует рассмотреть,— качество корма. Роль этого фактора в динамике численности филлофагов признается многими исследователями (Наумов, 1958; Руднев, 1962; Положенцев, Ханисламов, 1962; Воронцов, Семевский, 1963; Положенцев, 1974; Гримальский, 1977; Радкевич, 1980), которые видят основную причину подъема численности филлофагов в ослаблении защитных свойств деревьев. Это ослабление может вызываться многими причинами, среди которых называ-

ют климатические факторы, неблагоприятные условия биотопа, антропогенное воздействие. В зависимости от воздействующего фактора массовое размножение филлофагов может охватить большие территории или, напротив, остается строго локальным. Э. Хаукийоа и Т. Хакала (Haukioja, Hakala 1975), излагая общую теорию формирования периодических циклов динамики численности фитофагов, также считают причиной высоких пиков численности и массовых размножений филлофагов ослабление растений в результате неблагоприятных климатических воздействий. Спад численности фитофагов происходит под влиянием резкого ухудшения кормовых свойств листвы, развивающейся на деревьях в годы после массовых размножений филлофагов. Питание такой листвой резко снижает их плодовитость и выживаемость (Haukioja et al., 1985). Одновременно происходят генетические изменения в популяциях филлофагов, где в это время преобладают устойчивые к отравлению, но малопродуктивные особи. Восстановление растительности и обратные изменения в популяциях филлофагов занимают несколько лет (Tuomi et. al., 1984), после чего возможен повтор цикла динамики численности.

Такая схема динамики численности насекомых-фитофагов характерна для лесов умеренной полосы. Авторы, однако, распространяют ее и на районы Субарктики и Арктики с их скудной растительностью и суровым климатом. Действительно, в субарктической Фенноскандии происходят вспышки численности пяденицы *O. autumnata* и некоторых других видов филлофагов (Коропеп, 1981). Тем не менее, мы считаем, что в целом для Субарктики такие циклы численности у насекомых-филлофагов не характерны. Неблагоприятный фактор, в качестве которого называют обычно температуру вегетационного сезона (Haukioja, Hakala, 1975; Niemelä, 1980), отрицательно влияет не только на деревья, но и на самих фитофагов, в результате чего их численность после холодных вегетационных сезонов не возрастает. Абиотические факторы постоянно держат численность фитофагов на низком уровне, поэтому больших амплитуд флуктуаций численности, характерных для взаимоотношений первого и второго трофических уровней (Baltensweiler, 1976), не бывает. Колебания численности имеют невысокую амплитуду и объясняются колебаниями погодных условий.

В южной части Субарктики температурный фактор уже приобретает большое значение. В понижениях рельефа, где зимой создаются наиболее низкие температуры, вспышки массового размножения пяденицы *O. autumnata* невозможны, т. е. взаимоотношения между насекомыми и растением перестают определять динамику численности. В северной части Субарктики это является правилом, и только на отдельных (наиболее благоприятных) участках могут осуществляться взаимоотношения насекомых с кормовыми растениями, влияя уже не на динамику

численности филлофагов, а только на изменения их локальной плотности. Этот вопрос будет подробно рассматриваться в следующих главах. Дальше к северу популяции филлофагов становятся более разреженными, а доля биомассы листьев, потребляемых ими, уменьшается. Мы располагаем двумя пробами листьев ивы мохнатой, взятыми в районе поселка Мыс Каменный (средний Ямал, север подзоны кустарниковых тундр) в 1985, 1986 гг. Изъятие листовой поверхности было равно соответственно 1,5 и 1,7 %. Влияние изменений качества корма на численность филлофагов при таких малых размерах изъятия еще менее вероятно.

Хищники и паразиты, по-видимому, не являются важным фактором динамики численности растительноядных насекомых в Субарктике. Помимо общих представлений о их неспособности контролировать численность своих жертв (Рафес, 1968; Haukioja, Hakala, 1975), а также о малом изъятии биомассы всех трофических уровней в Субарктике (Шварц, Данилов, 1972), об этом говорят и результаты наших собственных наблюдений. Находясь на растении, личинка филлофага не подвергается большому риску нападения хищников из-за их малочисленности. Исключение составляют птицы, но и они не изымают большой доли своих жертв (Богачева, Рыжановский, 1974). Более заметную роль, чем хищники, могут играть паразиты, обилие которых в северных биогеоценозах весьма высоко. Высокой бывает и зараженность личинок. Однако даже у гусениц пяденицы *O. autumnata*, у поздних особей которой зараженность доходила до 70—80 %, взаимосвязи численности гусениц и наездников не найдено.

Итак, численность насекомых-филлофагов бывает неодинаковой в разные годы. У одних видов она колеблется во многие десятки раз, у других колебания менее значительны (см. табл. 8, 11). Изменяется по годам и поврежденность растений (см. табл. 3), но размах ее колебаний меньше — от двукратных до десятикратных. Это объясняется тем, что, как мы уже говорили, основная доля фитомассы изымается одним-двумя доминирующими в данной консорции видами, численность которых не испытывает особенно резких колебаний. Вторая причина — несовпадение динамики численности разных видов, в результате чего суммарная численность комплекса филлофагов более постоянна, чем численность отдельных видов, составляющих комплекс. То же относится и к общему освоению листьев. Размах разногодичной изменчивости в Субарктике примерно соответствует таковому в лесных экосистемах средней полосы (Дмитриенко, 1976; Петренко, Дрянных, 1978; Haukioja, Коропен, 1975; Kaczmarek, Wasilewski, 1977). Но поскольку для многих видов ведущий фактор — температура вегетационного сезона, то освоенность листьев в целом все-таки оказывается более высокой в теплые годы (например, 1977; см. табл. 3) и более

низкой в холодные и следующие за ними годы (например, в 1980—1981 гг.)

Рассмотрев изменения консорций древесных растений во времени, мы можем констатировать, что в Субарктике они во многом сходны с таковыми в лесной зоне. Сезонные изменения в составе консорций происходят в Субарктике очень быстро в течение короткого лета. Фенология многих видов заметно модифицируется в разные годы климатическими условиями вегетационного сезона. Принципиальных отличий от лесной зоны, однако, нет. В течение сезона выделяются те же группы филлофагов по фенологии их питания, что и в лесной зоне, с теми же особенностями энергетики питания и роста. Эти особенности, в свою очередь, зависят от сезонных изменений кормовых свойств листьев, которые в Субарктике также не отличаются от лесной зоны.

Наиболее существенная особенность Субарктики (по сравнению с лесной зоной в данном плане) — резкое преобладание видов весенне-летнего комплекса. Именно они обычно доминируют в своих консорциях, достигая значительного уровня плотности. Возникшие в среде с резкими сезонными изменениями (как приспособление к питанию молодой листвой, наиболее ценной в кормовом отношении), ранневесенние виды при продвижении на север получают дополнительное преимущество, так как раннее начало питания и высокая скорость роста уменьшают их зависимость от температуры. Поскольку в середине сезона подходящего корма нет, виды эти и в средней полосе строго моновольтинны. Это обеспечивается наличием покоящейся стадии, дальнейшее развитие которой возможно только после промораживания, т. е. после зимовки. На севере вторая генерация не успевала бы закончить развитие, поэтому строгая моновольтинность также благоприятна. Эта жизненная стратегия оказывается успешней и в более северных районах, где весенние моновольтинные виды достигают высокой плотности в отдельные годы (Медведев, Чернов, 1969; MacLean, 1983). Только в тех широтах, где продолжительность вегетационного сезона не гарантирует виду завершения развития особей даже одной генерации, преобладающей становится другая жизненная стратегия — зимовка в любом личиночном возрасте и продолжение развития в следующем сезоне, свойственная настоящим арктическим видам (Downes, 1965).

Разногодичная изменчивость состава консорций может быть очень большой и в лесной зоне, и в Субарктике — от высокой численности вида до его практического исчезновения. Но если основной причиной такой изменчивости в лесной зоне может быть (кроме колебаний погодных факторов) биоценотическое взаимоотношение насекомое — растение, то в Субарктике — погодные факторы, в первую очередь температура. Фауна Субарктики после ряда теплых лет существенно обогащается южными

видами, которые совершенно исчезают после первого же холодного вегетационного сезона. Возможно, что существование многих видов здесь, на краю ареала, представляет собой цепь исчезновений и последующих реколонизаций (MacLean, 1983). На южной границе Субарктики еще возможны массовые размножения отдельных видов филлофагов с классическими циклами численности, характеризующими взаимоотношения первого и второго трофических уровней. Дальше к северу абиотические факторы становятся ведущими у всех видов. Они держат их на низких уровнях численности, вследствие чего ни биоценотические, ни популяционные факторы регуляции численности не могут проявить свое действие. Абиотические факторы динамики численности в Субарктике неодинаковые у разных видов фитофагов. Но поскольку у многих видов это температура вегетационного сезона, поврежденность растений увеличивается в теплые годы и снижается в холодные. Вполне естественно, что разногодичная изменчивость освоения листьев растений не так велика, как колебания численности отдельных видов — членов консорций; она из года в год держится на невысоком уровне. Кроме временной изменчивости состава консорций и поврежденности растений, наблюдается еще и пространственная изменчивость, о которой пойдет речь в следующей главе.

ГЛАВА V

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ

С тех пор как сложились представления о химической защите растений от фитофагов (Fraenkel, 1953) и о индуцированной защите растений (Haukioja, Hakala, 1975; Haukioja, Niemelä, 1979), различные аспекты взаимоотношений растений и животных — фитофагов все более часто рассматриваются с точки зрения химического фактора. Сформировалось представление о растении как о кормовом ресурсе, гетерогенном не только во времени, но и в пространстве (Schowalter et al., 1986). Некоторые вопросы пространственной изменчивости, в частности, географическая и биотопическая изменчивость, изучаются в лабораторных экспериментах (MacLean, Jensen, 1985; Southwood et al., 1986) с использованием таких показателей, как избирательная повреждаемость, уязвимость (*susceptibility*), приемлемость (*palatability*) и др.

Однако уровень освоения листьев определенного вида растений в природе зависит не только от благоприятности кормовых свойств растения для насекомого (что можно оценить в лаборатории), но и от пригодности местообитания, в котором произрастает растение, для насекомых. Показать относительную роль этих факторов в формировании взаимоотношений растение — насекомое — задача интересная, но и достаточно сложная.

Мы рассмотрим пространственную изменчивость взаимоотношений растений и их филлофагов, выделяя следующие ее виды: географическую изменчивость, т. е. различие состава консорций отдельных видов растений и показателей освоения растений в географически отдаленных районах; локальную изменчивость — различие в пунктах, расположенных на сравнительно небольших расстояниях друг от друга (несколько десятков километров); биотопическую изменчивость — различие в точках, находящихся практически рядом (в пределах одного-двух километров); индивидуальную изменчивость — различие растений в пределах одного биотопа.

Из перечисленных видов пространственной изменчивости индивидуальная представляет из себя прежде всего генетически обусловленные изменения физических свойств и химизма листь-

ев, а также фенологии растений, вызывающие различную их устойчивость к фитофагам. Биотопические различия, напротив, создаются в основном абиотическими факторами. Соотношение этих видов изменчивости должно дать нам главную информацию об относительной роли кормового и микроклиматических факторов во взаимоотношениях растение — фитофаг. (Конечно, тот и другой вид изменчивости, как и остальные, включает и случайную составляющую.) Те виды пространственной изменчивости, которые не имеют отношения к рассматриваемому вопросу, например, различия в поврежденности растений в зависимости от размеров их куртин, нами рассматриваться не будут.

Географическая изменчивость

Мы проводили исследования в одном географическом районе, поэтому рассмотреть этот вид изменчивости только на своем материале не можем. Но можно получить представление о ней, сопоставив наши данные с данными по другим, географически отдаленным районам той же зоны. Финские исследователи подробно изучали консорции березы извилистой на своем субарктическом стационаре Кево, и их данные наиболее пригодны для сравнения. Эти консорции в общих чертах очень походят на те, что сложились в окрестностях г. Лабытнанги. Основными потребителями листьев березы и здесь и там являются чешуекрылые, пилильщики и слоники. Листоеды распространены меньше. Многие обычные и массовые виды — общие для этих двух мест: пяденица *Oporinia autumnata*, слоник *Polydrusus ruficornis*, листоед *Phyllodecta polaris*, тля *Euceraphis punctipennis* и др. Наиболее заметные отличия — широкое распространение на севере Фенноскандии галлообразующих Diptera (*Massalongia* sp.), в нашем районе очень редких. В этих двух районах, таких удаленных друг от друга, очень сходны и уровни потребления листьев березы (Haukioja, Koponen, 1975).

Сходство консорций, однако, не обеспечивает автоматически сходства взаимоотношений между растением и его фитофагами. По всей северной Фенноскандии (с периодичностью в 10 лет) происходят вспышки массового размножения пяденицы *O. autumnata*, приведшие уже к усыханию березовых лесов на громадных территориях. На Приобском Севере эта пяденица, как мы уже говорили,— нормальный член березовых консорций, но возможность ее массовых размножений предотвращается здесь заметно более низкими зимними температурами (Богачева, 1986а).

Широкое географическое изучение березовых консорций было предпринято в Фенноскандии, Исландии, Гренландии, Северной Америке (Koponen, 1978, 1980, 1984; Koponen, Iso — Iivari, 1978). В некоторых местах консорции оказались очень сходными. Например, консорции карликовой березки на западе (Аляска) и

востоке (Лабрадор) Северной Америки были очень сходными даже по численности многих видов филлофагов (Koponen, 1984). В других местах выявлены большие различия в видовом составе консорций. Например, в Гренландии отсутствуют листоеды, слоники, пилильщики, минирующие чешуекрылые и галлицы. Наиболее значимые филлофаги там — грызущие чешуекрылые, в основном пяденица *Operophthera bruceana*. В общем, эти консорции очень далеки от тех, что сложились в Фенноскандии. И тем не менее, Гренландия — единственное место (кроме Фенноскандии), где наблюдалась гибель берез из-за массовых размножений филлофагов (Koponen, 1978).

Следует напомнить, однако, что при обсуждении географических различий не надо забывать о биотопической и разногодичной изменчивости, которая может быть очень высокой. Чтобы устранить ее влияние, нужно собирать материал в большом числе биотопов (или в сходных биотопах) в течение ряда лет. Если первое условие обычно соблюдается, то второе — большей частью нет, так как подобные работы проводятся обычно во время непродолжительных поездок, чаще всего в течение одного сезона.

Локальная изменчивость

Локальную изменчивость можно охарактеризовать, сравнивая консорции и поврежденность одних и тех же видов растений на участках 1 или 2 с участком 3 (табл. 10, 11), удаленным от них на 50 км. Используем для этого консорции березы извилистой. Следует учитывать, что растительные сообщества в этих местах не идентичны. Как максимально близкая по составу растительности и рельефу к участку 2, была выбрана площадка в окрестностях Салехарда, отстоящая от участков 1 и 2 примерно на 20 км (в табл. 10, 11 она обозначена как площадка C_1). На этой площадке в 1983, 1984 гг. в конце сезона были взяты пробы листьев, а в 1986 г. проведены обследования населения березовых крон методом энтомологического кошения.

Группировки березовых филлофагов в окрестностях Салехарда очень напоминают таковые на участке 2. При кошении там были зарегистрированы насекомые одних и тех же групп и видов; сходной оказалась и их численность. Примерно то же можно сказать и по повреждениям листьев, но более высокая численность некоторых пилильщиков и особенно минеров (*Scolioneura*), отчуждающих от поврежденного листа более половины, привела к заметно большему уровню изъятия листовой массы в окрестностях Салехарда. Это еще раз говорит о том, что по сходству видового состава консорций не всегда можно судить о сходстве биоценотических взаимоотношений между растительностью и фитофагами в изучаемых сообществах.

Консорции березы на Полярном Урале (участок 3) довольно заметно отличаются от таковых в районе Лабытнанги (участ-

Таблица 10

Обилие насекомых-филлофагов на березе извилистой в Приобской лесотундре и на Полярном Урале (1—10.08.1986 г.), экз / 100 взмахов сачка.

Отряд, семейство	УЧАСТОК						
	1	2	3	4	K_1	K_2	C_1
Homoptera	74	40	150—200	58	4	17	22
Aphidoidea	414	236	100—150	4	44	84	303
Cicadoidea	6	206	3	2	55	12	125
Psylloidea	0	0	0	0	0	2	0
Hemiptera							
Coleoptera							
Curculionidae	24	18	0	0	0	3	60
Chrysomelidae	0	0	1	0	0	0	0
Lepidoptera	0	1	0	0	1	0	0
Hymenoptera							
Tenthredinidae	12	8	6	18	4	6	17
Pamphiliidae	8	0	0	0	1	0	0
Cimbicidae	0	0	0	0	0	3	0
Всего	538	514	>250	82	109	127	535
Общее число видов . .	8	10	9	5	8	10	9

Таблица 11

Поврежденность листьев березы извилистой грызущими и минирующими насекомыми на Приобском Севере в 1983, 1984 гг., %

Тип повреждений	Год (участок)					
	1983 (2)	1984 (2)	1983 (3)	1984 (3)	1983 (4)	1984 (C_1)
1	0,32	0	0	0	0	0,09
2	15,15	14,29	12,17	24,83	12,89	17,20
4	0,64	7,01	4,59	8,20	14,58	0,44
6	0,18	0	0	0,45	0	0,27
7	37,48	55,91	0	0	0	52,75
9	0,09	1,00	5,56	0,22	9,11	1,15
10	0,09	0	0	0	0,13	0
11	0,36	0,51	0,08	0,34	0,13	1,15
12	0,09	0,10	0,35	0	0,39	0,18
13	0	0	0,53	1,80	46,61	0,09
14	0,27	0,62	0	0,67	0,13	4,61
15	0	0	0	0,22	0	0,27
Суммарное изъятие, % . . .	3,1	3,1	1,2	2,8	3,1	8,0

ки 1, 2). Некоторые из наблюдаемых различий удается объяснить. Слоники *P. ruficornis*, столь многочисленные в окрестностях Лабытнанги, проникают в Приобскую лесотундру лишь по долине Оби и далее в нескольких километрах от ее берега не встречаются (на Полярном Урале они поэтому отсутствуют). Более высокая численность тли на Полярном Урале может быть объяснена запаздыванием фенологии по сравнению с районом Лабытнанги — примерно на две недели. Тля, многочисленная до этого и в районе Лабытнанги, к началу августа уже снижает здесь свою численность. Другие различия объяснить трудно. По-видимому, в локальной изменчивости консорций велика доля ее случайной составляющей. Не надо забывать и о том, что березу на Полярном Урале обследовали в иных биотопах, чем на участках 1, 2.

Вопрос о локальной изменчивости консорций и поврежденности растений был изучен (тоже на березе извилистой) финскими исследователями (Haukioja et al., 1973; Koropen, Iso — Iivari, 1978). На протяжении 110 км с севера на юг они заложили 11 учетных площадок, где провели обследование в 1972, 1973 гг. Некоторые из этих площадок были весьма сходными как по составу консорций, так и по уровню поврежденности березы. Другие заметно различались, вплоть до почти полного выпадения отдельных групп филлофагов. В качестве основных причин локального различия консорций авторы называют высоту местности над уровнем моря и экспозицию склона. В Аляске наиболее бедными оказались консорции карликовой березки в арктических и альпийских местообитаниях (Koropen, 1984). Следовательно, главную роль в формировании локальных различий играют абиотические факторы. Если подобрать максимально сходные биотопы, то локальные различия оказываются небольшими. На расстояниях в десятки километров пространственный фактор сам по себе решающей роли не играет.

Биотопическая изменчивость

Пользуясь при оценке поврежденности растений в течение ряда лет одними и теми же маршрутами, мы стали замечать, что в одних биотопах ива из года в год повреждается сильнее, чем в других. Выделив такие биотопы, мы с 1984 г. проводили в них учеты раздельно. Оказалось, что средняя поврежденность растений в таких биотопах может различаться в 10—15 раз, хотя находятся они на расстоянии всего сотни метров друг от друга (табл. 12). Выделив биотопы, мы смогли разобраться и в причинах разной поврежденности растений, характерной для них. Биотопы I, II представляют из себя высокие, хорошо дренированные участки. Кусты ивы филиколистной защищены здесь от сильных ветров окружающей растительностью, более высокой. Биотопы III, IV — участки приречных кустарниковых зарослей,

Таблица 12

Поврежденность ивы филликолистной насекомыми-филлофагами в разные годы, %

Участок (биотоп)	№ растения	1984	1985	1986	1987
З (I)	1	92,0/29,4	58,4/6,9	80,5/15,9	86,4/16,3
	2	86,4/18,8	66,0/12,0	78,5/17,5	90,4/22,3
	3	86,1/19,7	68,5/6,9	73,1/13,1	90,4/20,9
	4	90,8/24,1	60,0/8,2	73,6/14,0	81,5/16,3
	5	Нет сведений	62,0/9,5	83,5/23,3	87,3/22,4
Среднее	—	88,8/23,0	63,0/8,7	77,8/16,8	87,2/19,6
З (II)	1	83,3/15,4	70,8/12,2	74,0/17,7	84,7/19,3
	2	80,1/17,5	76,0/14,1	78,3/17,4	80,9/13,5
	3	85,1/17,5	59,9/9,5	83,0/15,8	84,8/16,8
	4	72,1/11,9	62,5/12,4	74,0/14,2	61,6/7,4
	5	Нет сведений	81,6/17,3	72,5/15,5	79,7/17,8
Среднее	—	80,2/15,6	70,2/13,1	76,4/16,1	78,3/14,9
З (III)	1	29,6/0,8	35,0/4,7	25,7/2,2	28,5/2,4
	2	34,0/2,4	19,8/1,8	18,8/1,9	48,0/5,2
	3	19,1/2,1	20,4/1,2	9,0/0,7	31,7/0,6
	4	15,8/0,6	20,6/1,9	8,7/1,1	28,7/2,2
	5*	Нет сведений	26,5/3,9	27,0/2,7	42,0/2,1
Среднее	—	24,6/1,5	24,5/2,7	17,8/1,7	35,8/2,5
З (IV)	1	53,1/4,1	42,2/3,2	36,1/4,2	13,1/0,9
	2	61,9/6,2	38,7/2,8	58,4/5,3	71,6/7,2
	3	62,2/4,6	38,8/2,8	23,7/2,0	35,9/2,3
	4	65,9/3,1	33,1/2,2	38,2/3,0	58,5/4,5
	5*	Нет сведений	21,4/2,7	42,3/4,8	34,6/1,4
Среднее	—	60,8/4,5	34,8/2,7	39,7/3,9	42,7/3,3
2 (V)	1*	28,6/3,5	31,1/2,8	25,9/2,8	Нет сведений
	2*	41,5/4,7	32,7/3,3	36,4/7,0	»/»
	3*	Нет сведений	26,8/3,0	35,7/4,7	»/»
	4	»/»	17,1/2,2	29,6/4,1	»/»
	5	»/»	21,1/2,1	19,3/2,1	»/»
Среднее	—	35,0/4,1	25,8/2,7	29,4/4,1	»/»
2 (VI)	1*	68,4/12,0	55,7/13,3	53,7/12,4	»/»
	2*	78,7/16,1	51,3/9,4	58,0/11,4	»/»
	3*	79,0/16,5	54,8/11,6	59,1/7,9	»/»
	4*	71,2/15,9	53,0/11,6	60,2/12,0	»/»
	5*	Нет сведений	50,3/9,5	65,7/19,5	»/»
Среднее	—	74,3/15,1	53,0/11,1	59,3/12,6	»/»

Примечание. В числителе — поврежденность, в знаменателе — изъятие; звездочками отмечены случаи, когда повторные пробы брали с других растений.

весной надолго заливаемые талыми водами. Развертывание листьев здесь заметно задерживается по сравнению с биотопами I, II. Является ли это ведущей причиной различной поврежденности растений (Witter, 1983) или большую роль играет также различная выживаемость листогрызущих насекомых в подстилке и почве — это еще предстоит выяснить.

В окрестностях Лабытнанги на участке 2 тоже удалось выделить биотопы с заметно различной поврежденностью ивы филиколистной, один из которых (биотоп V; см. табл. 12) расположен на более низком месте. Кусты в нем заливает водой при весеннем половодье и сильных летних дождях. Интересно, что биотопы V, VI расположены совсем рядом и перепад высот невелик, менее метра.

Биотопическую изменчивость состава консорций и поврежденности растений мы довольно интенсивно изучали на березе извилистой. Можно продемонстрировать биотопические различия, сравнивая между собой участки 1 и 2, расположенные в километре друг от друга. На участке 1 на березе очень мало медяниц по сравнению с участком 2, зато больше цикадок (см. табл. 10). Здесь же постоянно в большем количестве присутствуют филлофаги сравнительно редких групп — многие минеры, трубковерты, пилильщики-ткачи и групповые виды пилильщиков семейства Tenthredinidae (см. табл. 8). Трудно сказать, какие именно особенности биотопа вызвали наблюдаемые различия, так как далеко не всегда мы умеем выделять и характеризовать особенности биотопа, существенно важные для насекомых.

В тех случаях, когда нам удается выделить биотопы, явно различающиеся по каким-то существенным параметрам, всегда удается обнаружить и различия в составе консорций одних и тех же видов растений, а также в их поврежденности. В 1986 г. для сравнения со стационарным участком 2 мы взяли участок березового редколесья, расположенный в 200 м от него (на северном склоне долины ручья). Кроме того, примерно в 1,5 км от участка 2 взяли еще одну площадку, расположенную на восточном склоне небольшого холма, на окраине поселка (в табл. 10 — соответственно площадки K_1 и K_2). Несколько раз в сезон на этих площадках проводили энтомологическое кошение на березе извилистой. Как видно из табл. 10, численность всех групп Homoptera на площадке K_1 в 4—10 раз ниже, чем на участке 2. Слоники здесь (на северном склоне) отсутствуют совсем. На площадке K_2 численность тлей, цикадок и медяниц также значительно ниже, чем на участке 2, но слоники уже появляются, хотя их и немного.

Для рассмотрения биотопических различий в 1983 г. в березовом редколесье, протянувшемся от Лабытнанги на север вдоль Оби, были взяты пробы березовых веток. Первая — недалеко от окраины Лабытнанги, на крутом склоне небольшого

Таблица 13

Поврежденность листьев березы извилистой листогрызущими и минирующими насекомыми в березовом редколесье окрестностей Лабытнанги (10. 08. 83 г.), %

Тип повреждений	Точка взятия пробы				
	1	2	3	4	5
2	26,86	23,03	20,90	30,18	21,29
4	0	0,24	0,51	0,10	0,18
6	0	0	0,81	0	0
7	32,85	0,08	0,10	0	24,53
9	1,34	14,67	1,73	5,93	22,46
10	0	0	0	0,10	0
11	0,52	0,16	0,20	0,10	0,09
12	0,31	0	0	0	0,27
13	0	0,08	0,10	0	0
14	0,52	0,08	0,31	0,20	0
Суммарное изъятие, %	4,7	2,2	2,1	2,0	2,7

сврага. Каждую следующую пробу брали на маршруте в 1 км от предыдущей. Вторая пришлась на западный склон холма в нижней его части (место избыточно увлажненное). Третью пробу взяли на восточном склоне холма (тоже в месте с избыточным увлажнением). Кустарниковый ярус в точках 2 и 3 хорошо выражен и представлен в основном карликовой березкой. Пробы 4 и 5 были взяты в сухих участках березового редколесья, где кустарниковый ярус почти отсутствовал. Точка 4 располагалась на ровном участке вершины холма, точка 5 — на сухой гряде, протянувшейся между двумя заболоченными участками (результаты представлены в табл. 13).

Оказалось, что целые систематические группы насекомых могут доминировать в одних местах и почти отсутствовать в других. К таким сильно варьирующим группам относятся слоники и листоеды (см. табл. 11, 13). Они занимают в пределах территории лишь самые благоприятные биотопы, где достигают высоких плотностей. Это было ранее показано на слонике *P. ruficornis*, который предпочитает хорошо прогреваемые участки березовых редколесий с нарушенным растительным покровом. Напротив, пилильщики Tenthredinidae распределены по территории довольно равномерно (см. табл. 10, 11, 13).

За время работы на стационаре «Харп» мы установили, что в тундровых биогеоценозах ивы имеют более простые консорции (22 вида против 39) и гораздо меньше повреждаются (уровень изъятия площади листьев 1,5 против 7—10 %), чем те же виды ив в кустарниковых сообществах. Различия объясняются, видимо, в первую очередь микроклиматическими условиями, более суровыми на открытых плакорных участках. Эти

факторы влияют на состав сообществ и численность слагающих их видов, а через них — на поврежденность растений.

Микроклиматические условия закономерно изменяются также по мере подъема в горы. Параллельно изменяется и состав сообществ насекомых. Это можно видеть в табл. 10, 11 при сравнении березовых консорций на участках 3 и 4. При подъеме в горы уменьшается обилие сосущих насекомых — тлей и цикадок, что отмечается и другими исследователями (Hagvar, 1976). Однако это неоднозначный процесс: некоторые виды насекомых, наоборот, более многочисленны в горах (например, некоторые виды пилильщиков, минеры, листоеды). Массовое размножение минеров (в нашем случае *Leucoptera*) вообще отмечалось только в горах. Это характерно и для других минеров, например *Eriocrania* (Коропеп, 1981). За счет таких видов уровень освоения листьев у растений в горах может быть даже выше, чем в соседних долинных сообществах (см. табл. 3). Однако те кустарники, для которых верхним пределом распространения в горах является кустарниковая тундра (ива мохнатая, карликовая березка), повреждаются там заметно меньше, чем внизу (Богачева, 1983).

Все это подводит нас к выводу о высокой степени биотопической изменчивости взаимоотношений между древесными растениями и растительноядными насекомыми в Субарктике. Фактор пространственного удаления как таковой не играет здесь никакой роли. Биотопическая изменчивость создается микроклиматическими факторами, которые в свою очередь зависят от особенности рельефа. В качестве ведущего фактора выступают температурные условия, значение которых в высоких широтах подчеркивали многие исследователи и которые особенно важны для насекомых как для холоднокровных организмов (Downes, 1965; MacLean, 1975). Поэтому наиболее легко объяснимы такие биотопические различия, как различия северного и южного склонов, кустарниковых биотопов и открытых тундровых пространств на плакоре. Любопытно, что часто большие различия в поврежденности растений создаются совсем незначительными изменениями рельефа, и площадка, выбранная вначале для учета как однородная, при детальном обследовании может оказаться весьма гетерогенной. Необходимо также отметить, что степень гетерогенности территории может быть в отношении разных видов совершенно различной. При этом типичные для севера виды (или группы) распределены по территории более равномерно.

Анализ литературы дает возможность выявить, какие факторы определяют биотопическую изменчивость состава консорций и поврежденности растений в лесных сообществах разных широт. В наиболее холодных зонах это прежде всего температурные условия Kallio, Lehtonen, 1975; MacLean, 1975; Tenow, 1975). Свою ведущую роль этот фактор сохраняет и в суровых

условиях северотаежной зоны, где на склонах южной экспозиции отмечается более высокая повреждаемость деревьев и кустарников (Строганова, 1980, 1981), вплоть до формирования именно здесь очагов массовых размножений (Кондаков, 1979; Hakansson, 1975). В более южных зонах, где лимитирующим фактором становится влага, роль ведущего фактора постепенно переходит к условиям увлажнения (Наумов, 1958; Щербакова, 1975; Апостолов, Барсов, 1977; Носова, Фомичева, 1979; Петренко, Дрянных, 1981; Tischler, 1977; Futuyma, Saks, 1981; Selman, Lowman,1983) и освещенности, в этой зоне, по-видимому, также связанной с увлажнением. Наконец, в тропических лесах, где условия температуры и увлажненности однородны на больших пространствах, биотопическая изменчивость не выражена (Coley, 1983).

Индивидуальная изменчивость

При изучении биотопической изменчивости на иве филиколистной (см. табл. 12) в каждом из выделенных биотопов в 1984 г. брали пробы с четырех, в последующие годы — с пяти растений. Эти данные были использованы для характеристики индивидуальной изменчивости освоения растений. В 1985 г. растения, с которых брали пробы, были помечены, и в дальнейшем их брали с тех же самых растений. Растения с утраченными метками заменяли другими, взятыми наугад.

Величины освоения варьируют от растения к растению довольно слабо. На фоне биотопической изменчивости этих показателей их индивидуальная изменчивость очень мала. Работ по индивидуальной изменчивости поврежденности растений в Субарктике почти не проводилось. Встречаются лишь указания на меньшую поврежденность молодых растений (Niemelä, 1980; Chapin et al., 1985). В то же время в лесных сообществах более южных зон — от северной тайги до тропиков — она довольно велика (Медведев, Каландадзе, 1972; Fratian, 1978; Springett, 1978; Niemelä et al., 1980; Coley, 1983; Selman, Lowman, 1983; Witter, 1983). В качестве причин индивидуальной изменчивости, кроме случайных (Coley, 1983; Selman, Lowman, 1983), называют разное физиологическое состояние растений (Fratian, 1978; Springett, 1978; Niemelä et al., 1980) и генетически обусловленную устойчивость (Арефьев, 1981; Witter, 1983). Только генетически одинаковые растения, т. е. принадлежащие к одному клону (Witter, 1983), имеют очень малую изменчивость поврежденности.

Чтобы устранить эту причину стабильности уровня поврежденности растений, мы в каждом биотопе с самого начала выбирали кусты ивы, на заметных расстояниях друг от друга. В 1987 г. было проведено специальное обследование растений с учетом ряда признаков, указанных в статье Дж. Виттера

(Witter, 1983) как основные характеристики клона: пола растения, цвета коры, формы листовой пластинки, сроков пожелтения листьев. Это обследование дало однозначный ответ: внутри каждого из биотопов выбранные растения не принадлежат к одному клону.

Дж. Виттер считает, что основной фактор, определяющий различия в заселенности осины гусеницами листоверток,— генетически обусловленные различия в сроках развертывания листьев. Эти сроки очень различаются у растений разных клонов. Поздно раскрывающиеся клоны повреждаются в 6 раз меньше, чем раскрывающиеся рано. У нас именно этот признак почти не варьировал внутри биотопа, зато заметно различался от биотопа к биотопу, т. е. характеризовал не клоны, а биотопы.

Картина распределения повреждений листогрызущих насекомых по биотопам зависит от того, в каком биотопе хорошо перезимовали сравнительно малоподвижные насекомые (листоеды) и где оставят свое потомство такие хорошие летуны, как пилильщики и чешуекрылые. Их привлекают прогретые, защищенные от сильного ветра участки, где не только раскрылись, но и в достаточной мере развились листья на побегах. Возможно, выбор растения осуществляется и внутри биотопа по каким-то параметрам, которые мы не можем оценить, но они, видимо, менее важны, чем благоприятность биотопа в целом, поскольку различия поврежденности между кустами в одном биотопе оказываются во много раз ниже, чем между разными биотопами. Между прочим, и внутри биотопа, который выделен как единый, существует еще микробиотопическая изменчивость. Она может быть тем больше, чем выше размер выделенного биотопа.

Мы предприняли еще одну попытку выявить роль химизма растений, анализируя индивидуальную изменчивость поврежденности у мужских и женских растений двух видов ивы: *S. phylicifolia* и *S. lapponum*. Для этого в 1987 г. на участке 2 было выбрано по пять мужских и женских растений каждого вида. В конце июня, во время цветения, была произведена маркировка растений, а пробы веток брали в конце августа. Ранее было показано, что у большинства видов ивы в средних широтах женские растения содержат более высокие концентрации защитных соединений, чем мужские, и поэтому повреждаются меньше (Palo, 1984). Однако нам не удалось выявить достоверного уменьшения поврежденности женских растений по сравнению с мужскими (рис. 10).

Таким образом, в северных экосистемах наблюдается очень большая биотопическая изменчивость состава консорций и освоения растений. В то же время индивидуальная изменчивость невысока. Это показывает, что в пространственной неоднородности отношений насекомое — растение на севере наибольшее значение имеют абиотические факторы, а не химизм кормового растения. При продвижении к югу индивидуальная изменчи-

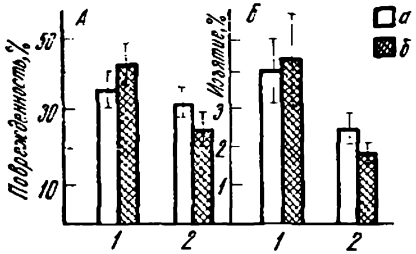


Рис. 10. Поврежденность листьев (*А*) и изъятие их площади (*Б*) у женских (*а*) и мужских (*б*) растений двух видов ивы:
1 — филиколистной, *2* — лапландской.

вость поврежденности растений увеличивается, а биотопическая уменьшается. В итоге соотношение между ними оказывается обратным тому, что мы наблюдаем в высоких широтах.

Среди всех видов пространственной изменчивости консорций и поврежденности растений в Субарктике наиболее велика биотопическая. Она создается изменением биотопических факторов. Насекомые-фитофаги активно избирают участки, обеспечивающие им оптимальные условия существования в активный период. В таких же местах наиболее благополучно проходит их зимовка. Это склоны южной экспозиции и другие места, хорошо прогреваемые и дренированные, защищенные от сильных ветров. В таких местах поврежденность растений наиболее велика. Высокая изменчивость рельефа создает весьма пеструю картину как в отношении сообществ насекомых, связанных с тем или иным видом растений, так и в отношении поврежденности растений.

Наименьшая поврежденность растений наблюдается на северных склонах, на открытых тундровых участках. С увеличением высоты местности над уровнем моря численность большинства видов филлофагов и поврежденность растений также снижаются. Однако есть виды, достигающие наивысшей плотности не в долинных биогеоценозах, а именно в горах. Какими факторами это обусловлено, пока неясно. По мере продвижения к югу температура как главный фактор формирования биотопической неоднородности постепенно сменяется увлажненностью и освещенностью, а сама биотопическая изменчивость уменьшается. На первый план выходит индивидуальная изменчивость состава консорций и поврежденности растений.

Степень неоднородности территории различна для разных видов насекомых. Виды и группы, лучше приспособленные к условиям Субарктики, осваивают территорию более равномерно. Индивидуальная изменчивость поврежденности растений внутри биотопа невелика. Это говорит о том, что поврежденность определяется не генетически обусловленной устойчивостью самих растений (в том числе их химической резистентностью), а абиотическими факторами, общими для всего биотопа, и случайными причинами. Локальная изменчивость состава консорций, а также поврежденности растений (если речь идет о сходных биотопах) также очень невелика.

ГЛАВА VI

РАЗНООБРАЗИЕ УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ В ПРЕДЕЛАХ РАСТЕНИЯ

Крона древесного растения занимает сравнительно небольшой объем, тем не менее отдельные ее части обладают экологической спецификой. На южной и западной сторонах кроны, освещенных солнцем в середине и второй половине дня, создаются наиболее высокие температуры. В нижней части кроны насекомое находится в условиях относительного затишья, на более высоких уровнях ему благоприятствует повышенная освещенность. Существуют в кроне и различия в качестве самого кормового ресурса (неодинаковые соотношения ауксибластов и брахибластов в разных частях кроны, разнокачественность листьев удлиненного побега). Различия в питательных и защитных свойствах могут наблюдаться между одновозрастными, но разноразмерными листьями (Whitham, цит. по Баранчикову, 1983) и даже внутри одного листа (Zucker, 1981). Все это, вместе с генетической изменчивостью разных побегов внутри кроны (Исаев и др., 1985), создает разнообразие условий существования внутри кроны одного дерева, вполне сравнимое с таковым для всей популяции данного вида растений (Whitham, 1981).

В этой главе будут рассмотрены особенности распределения отдельных видов насекомых-филлофагов в кроне древесных растений (обычных для Субарктики), поврежденность разных участков кроны и факторы, вызывающие эти различия.

Распределение насекомых внутри кроны дерева

Как мы уже говорили, на севере насекомые-фитофаги наиболее интенсивно используют в пищу листовой аппарат растения. Однако этот кормовой субстрат весьма неоднороден по своим механическим свойствам и химическому составу. Прав был Н. М. Рафес (1980), говоривший о неопределенности понятия «листья березы», когда речь идет о кормовом ресурсе определенного вида филлофага. Он связывал это с неодинаковостью листьев (в зависимости от места произрастания дерева и вегетационного сезона). Однако качество их меняется не только в течение вегетационного сезона. Почти для любого периода

этого сезона характерна разнокачественность листьев, сосуще ствующих на растении одновременно. У вечнозеленых деревь ев — это листва разных лет жизни, у деревьев с продолжитель ным ростом побегов — старая и молодая листва текущего года У всех растений — также световые и теневые листья, листь разного размера. Все эти различия в последнее время интен сивно изучаются и широко обсуждаются.

Растения со значительным объемом кроны предоставляю своим потребителям не только листья, имеющие разную пище вую ценность, но и экологически различные условия обитания так как микроклимат разных уровней кроны и сторон разно экспозиции неодинаков. Для того, чтобы определить, каки именно факторы обусловливают в Субарктике распределени насекомых внутри кроны дерева, мы использовали березу изви листую. Сравнительно большая высота растений (до 6—7 м определила выбор этого вида как объекта для изучения про странственной организации индивидуальных консорций. Работ проводилась в 1981, 1982, 1987 гг.

Прежде всего нами было изучено распределение насекомы по окружности кроны в зависимости от экспозиции. 5—10 ав густа 1981 г. был проведен анализ повреждений листьев на се верной и южной сторонах кроны. На участках выбирали п 25 деревьев, стоящих так, чтобы они не затенялись соседним деревьями. С северной и южной сторон кроны каждого дерев (на высоте до 2 м) срезали ветку. Все северные (как и все юж ные) ветки составляли одну общую пробу объемом 1200— 1500 листьев. При разборе проб повреждение каждого лист оценивали в баллах и определяли его принадлежность.

При изучении распределения насекомых по высотным уров ням кроны было выделено четыре таких уровня: 0—0,5 м 0,5—1,0; 1,0—2,0; 2,0—4,0 м. Эту работу выполняли 12—13 ав густа 1982 г., на участке 1, также анализируя повреждени листьев. Кроме того, 18—19 июля этого же года провели четыр кошения в разное время суток: 22—23, 4—5, 10—11 и 16—17 ч С этой целью территорию стационара поделили на четыре части и кошение каждый раз проводили на новом месте. Единовре менно брали по одной пробе (50 взмахов сачка) из каждог высотного уровня. Полученные результаты дали представлени не только о приуроченности отдельных групп филлофаго к определенным уровням кроны, но и о их суточных вертикаль ных миграциях.

В 1987 г. провели работу, объединяющую две предыдущие 17—18 августа на участке 1 пробы листьев были взяты диффе ренцированно — на четырех сторонах кроны березы и в каждо из выделенных четырех высотных уровней. Всего было взят 16 проб объемом 10 веток (около 350 листьев) каждая. Пр обсуждении различий по сторонам разной экспозиции все вы сотные уровни объединяли и рассматривали как одну общу

пробу объемом около 1400 листьев. При рассмотрении разных высотных уровней объединяли ветки со всех сторон кроны. Обрабатывали эти пробы так же, как и ранее.

Ряд групп насекомых явно предпочитает южную сторону кроны дерева северной (табл. 14): большинство видов семейства Tenthredinidae (типы 2 и 3), пяденица *O. autumnata* (тип 2), пилильщики-ткачи (тип 6), многие минеры (типы 12, 14, 15). Объясняется это тем, что на южной стороне кроны дерева личинка находится в условиях повышенных температур. По этой же причине в горных лесах Западной Сибири пилильщики больше повреждают растительность на склонах южной экспозиции (Строганова, 1980). Пребывание личинок на южной стороне кроны обеспечивается поведением имаго, которые в основном откладывают яйца в середине дня на листья, освещенные в это время солнцем. Находясь во время яйцекладки в более благоприятных температурных условиях, самка одновременно обеспечивает такие же условия и для своего будущего потомства. Мы не раз наблюдали, как происходит откладка яиц у пилильщиков Tenthredinidae и Pamphiliidae. А Вильямс (Williams, 1981) обнаружил аналогичное поведение у бабочки *Euphydryas gillettii* в условиях гор. Вероятно, это приспособление, обычное для тех видов насекомых арктических и альпийских местообитаний, которые во время питания не могут совершать больших перемещений в кроне. В то же время такие активные и подвижные филлофаги, как слоники, не отдают предпочтения какой-либо стороне кроны березы (см. табл. 14).

В 1987 г., когда эти работы были повторены, стояла совершенно необычная для севера погода: с 25 июня в течение месяца среднесуточные температуры почти не опускались ниже 15 °С (см. табл. 9), а дневные максимумы в первой половине июля доходили до 29 °С в тени. Видимо, это сказалось на активности имаго, у которых в жаркие периоды проявляется спад активности в середине дня. Смещение их активности на более прохладные вечерние часы, когда солнце находится на западе, проявилось в конечном итоге в большей поврежденности западной части кроны (табл. 15). Избегание южной стороны дерева в наиболее жаркие периоды присуще филлофагам южных районов (Mustafa, 1984; Carroll, Luck, 1984). Только самые поздние виды, например некоторые пилильщики, развитие которых пришлось на сравнительно холодное время конца июля — первой половины августа, сохранили предпочтение южной стороне дерева, например тип 3 (см. табл. 15) и *Croesus* sp. (рис. 11). Поиск повреждений, принадлежащих *Croesus*, был специально проведен 23 августа 1987 г. на участке 1, потому что они встречаются редко и в обычные пробы, как правило, не попадают.

Перейдем теперь к распределению насекомых по высотным уровням кроны. По типу вертикального распределения в кроне насекомые-филлофаги более или менее ясно распадаются на две

Таблица 14

Поврежденность листьев на северной (числитель) и южной (знаменатель) сторонах кроны березы извилистой (1981 г.), %

Тип повреждений	Участок		
	1	2	3
1	0/0,7	0/0	0/0
2	2,32/9,02	4,75/7,64	4,95/10,62
3	0/0	0/0,48	0,14/0,74
4	2,08/1,82	0,77/1,71	3,23/2,21
6	0,31/1,82	0/0,34	0,07/0,29
7	18,15/19,78	17,17/15,29	0/0
8	0/0,08	0/0	0/0
9	0/0	0/0	0,43/0,22
10	0/0	0,14/0	0/0,07
11	0,23/0,25	0/0,41	0/0,07
12	0,23/0,32	0/0,27	0,14/0,22
13	0/0,25	0/0	0,43/0,59
14	0,07/0,33	0/0,07	0/0,07
15	0,31/0,75	0,07/0,48	0,28/0,22
Всего	21,54/32,44	22,06/24,84	9,46/15,25
Изъятая поверхность, % от общей площади .	0,8/3,3	1,4/2,0	0,7/1,3
Кол-во листьев	1295/1208	1433/1465	1393/1356

Таблица 15

Поврежденность листьев на разных сторонах кроны березы извилистой (участок 1, 1987 г.), %

Тип повреждений	Сторона кроны			
	Северная	Восточная	Южная	Западная
2	9,51	12,62	12,52	13,54
3	0,07	0	1,49	0
4	10,53	8,32	12,08	13,39
5	0	0	0	0,88
6	0,27	0,07	0,25	0,15
7	51,83	53,30	45,64	61,52
8	0	0	0	0,29
9	4,01	1,00	0,56	1,32
10	0	0	0,12	0
11	0,07	0,21	0	0
12	0,54	0,57	0,62	0,59
13	0	0,07	0,25	0
14	0,41	0	0,06	0,15
15	0,07	0	0	0
Всего	63,32	64,49	62,70	73,73
Изъятая поверхность, % от общей площади .	2,8	3,6	3,2	5,2
Кол-во листьев	1472	1394	1606	1359

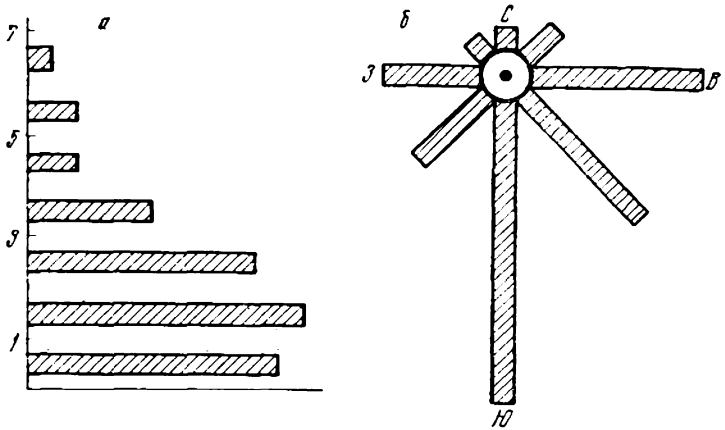


Рис. 11. Распределение колоний пилильщика *Crocsus* по разным высотным уровням (*а*), и сторонам кроны (*б*) березы извилистой.

группы (табл. 16): заселяющие нижнюю часть кроны — некоторые виды одиночных пилильщиков семейства Tenthredinidae (тип 3), пилильщики Pamphiliidae (тип 6), моли рода Lyonetia (тип 12); предпочитающие верхнюю часть кроны — в основном повреждения типа 4. Групповые пилильщики Tenthredinidae (тип 5) встречаются преимущественно в нижней части кроны, но при кошении мы отметили их и выше 2 м (см. рис. 17). Повреждения типа 2, которые могут принадлежать и пилильщикам, и пяденице *O. autumnata*, встречаются почти поровну на всех уровнях кроны (см. табл. 16). Однако пилильщики, судя по результатам кошений, предпочитают нижнюю часть кроны березы, тогда как *O. autumnata*, согласно нашим наблюдениям и данным П. Ниемела (Niemelä, 1979),— верхнюю.

Материал, собранный в 1987 г., показал (табл. 17), что в теплые периоды филлофаги более равномерно осваивают все высотные уровни кроны. Только поздние виды (типы 3, 6) и в этот год сохранили свою приуроченность к нижним уровням кроны (см. рис. 11). Слоники — единственная группа насекомых, совершающая настоящие вертикальные суточные миграции в пределах кроны. Утром они поднимаются в верхнюю ее часть, а во второй половине дня спускаются обратно, на нижние уровни. На рис. 12 представлен материал по слоникам *P. ruficornis*, полученный при учетах кошением; перемещения другого вида — *Ph. maculatus* — аналогичны. Любопытно сравнить эти данные с поврежденностью слоником *P. ruficornis* разных сторон и уровней кроны. Это было рассчитано по материалам 1987 г.— только для брахибластов, так как слоники предпочитают питаться на дуксибластах, и преобладание их в какой-либо части кроны могло бы повлиять на результаты. Данные по поврежденности

Таблица

Вертикальное распределение повреждений насекомых в кроне березы извилистой (участок 1, 1982 г.), % от общего числа листьев

Тип повреждений	Уровень кроны, м			
	0 — 0,5	0,5 — 1,0	1,0 — 2,0	2,0 — 4,0
2	4,13	5,44	3,38	5,59
3	0,95	0	0	0
4	1,64	1,89	0,54	5,72
5	0,86	0,38	0	0,20
6	0,34	0,53	0	0
7	65,55	46,41	74,11	36,42
11	0,60	0,08	0,42	0,39
12	0,86	0,76	0,42	0,20
13	0,09	0,08	0	0,39
14	0,34	0,38	0,30	0,39
Всего	70,28	53,29	75,98	45,69
Изъятая поверхность, % от общей площади .	3,3	2,8	3,6	2,3
Кол-во листьев	1161	1323	1657	1521

Таблица 17

Вертикальное распределение повреждений насекомых в кроне березы извилистой (участок 1, 1987 г.), % от общего числа листьев

Тип повреждений	Уровень кроны, м			
	0 — 0,5	0,5 — 1,0	1,0 — 2,0	2,0 — 4,0
2	11,28	7,49	11,07	17,83
3	0,67	1,12	0	0
4	9,87	12,53	8,23	12,88
5	0	0,84	0	0
6	0,45	0,28	0,07	0
7	69,86	61,79	52,57	29,47
8	0	0,21	0	0
9	2,08	1,75	0,79	3,06
10	0	0	0	0,13
11	0,07	0,14	0,07	0,07
12	0,82	0,42	0,46	0,65
13	0	0,21	0,07	0,07
14	0,22	0,42	0,13	0,46
15	0,07	0	0	0
Всего	76,54	72,22	63,77	52,77
Изъятая поверхность, % от общей площади	3,5	4,0	3,7	3,5
Кол-во листьев	1347	1429	1518	1537

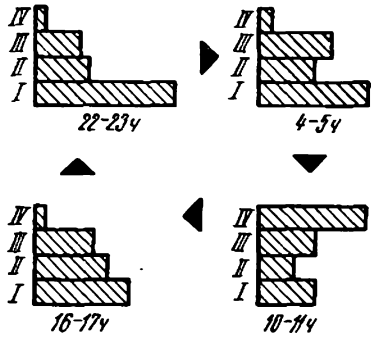


Рис. 12. Распределение слоника *P. ruficornis* по высотным уровням кроны в разное время суток.
I — IV — уровни, м: *I* — 0—0,5; *II* — 0,5—1,0; *III* — 1,0—2,0; *IV* — 2,0—4,0.

листьев в общем совпадают с тем, что было получено путем кошения в 1982 г. (табл. 18), хотя различия в погодных условиях этих лет, возможно, сказались как-то и на суточных перемещениях слоников. Однако основные особенности сохраняются: слоники перемещаются по окружности кроны и по ее высоте вслед за солнцем. Это объясняет и равномерное освоение ими всех сторон кроны (см. табл. 14, 15), и более сильное повреждение верхнего уровня на восточной стороне, а нижних уровней — на южной и западной (см. табл. 18).

Сходные вертикальные миграции (только меньшего масштаба) мы наблюдали и у некоторых других видов филлофагов: гусениц *O. autumnata*, личинок листоеда *Ph. pallidus*, тли *E. punctipennis*. В утренние часы они перебирались на концевые листья побегов (гусеницы *O. autumnata* — на концевую часть ветки), освещенные солнцем, и питались там, а через несколько часов возвращались на прежнее место питания. Личинки пилильщиков таких перемещений не совершают.

В работах, посвященных распределению насекомых в кроне дерева, различия в составе сообществ насекомых и в повреждаемости кроны на разных высотных уровнях рассматриваются как результат различий микроклиматических условий, складывающихся на этих уровнях, и экологических требований отдельных видов (Медведев, Каландадзе, 1972). Однако в тех случаях, когда какой-то фактор оказывается лимитирующим сразу для многих групп насекомых, он однонаправленно действует на их размещение в кроне и в результате определяет структуру сообщества и поврежденность разных частей кроны. Например, на лещине, растущей в еловом лесу в условиях сильного затенения, поврежденность листьев неуклонно возрастает от нижних уровней кроны к верхним (Носова и др., 1976).

В условиях Субарктики такой лимитирующий фактор — температура. Выбор участков кроны с наиболее благоприятными температурами очень существен для северных видов насекомых-филлофагов. В этом направлении возможны два пути приспособления. Первый — использование приземной части кроны, где температура и влажность воздуха обычно выше, а скорость ветра — заметно ниже. Такой путь адаптации свойствен, например, листоеду *Melasoma collaris* L. в альпийских местообитаниях Норвегии (Hagvar, 1975), личинка которого, высаженная на

Таблица 18

Поврежденность разных частей кроны березы извилистой слониками, % от числа листьев на брахибластах (1987 г.)

Уровень кроны, м	Сторона кроны				Среднее
	Северная	Восточная	Южная	Западная	
2,0—4,0	21,6	39,8	8,6	32,6	24,4
1,0—2,0	69,4	32,6	55,1	46,8	51,1
0,5—1,0	57,0	73,1	41,9	77,6	61,5
0—0,5	65,8	64,6	72,3	71,8	69,0
Среднее	52,9	52,3	45,9	59,3	52,2

куст выше 40 см, гибнет. Второй путь — использование верхней части кроны. Это позволяет филлофагу обогреваться за счет солнечной радиации, что чрезвычайно характерно для видов арктических и альпийских местообитаний (Стрельников, 1940; Downes, 1964; Kevan et al., 1982). По этой же причине филлофаги предпочитают южную и западную стороны кроны дерева.

Насекомые, способные к активному передвижению в кроне (слоники), используют одновременно оба пути, опускаясь во второй половине дня в нижнюю часть кроны, а утром (после ночного похолодания) поднимаясь в верхнюю часть, освещенную солнечными лучами. Стремясь все время находиться на солнечной стороне, они обходят за сутки всю окружность кроны. Насекомые, не способные на такие большие перемещения, также совершают небольшие вертикальные суточные миграции, переходя утром на освещенную часть побега или ветки. В теплое время суток вступает в действие другая группа поведенческих адаптаций, позволяющая филлофагам избегать перегрева и обезвоживания: во второй половине дня они могут питаться на затененных листьях или, как тля *E. punctipennis*, на нижней стороне листьев.

В горных лесах рассмотрено размещение в кроне *Prunus serotina* гусениц парусника *Papilio glaucus* (Grossmueller, Lederhouse, 1985). Гусеницы этого вида встречаются в природе в основном на западной и южной сторонах кроны, в ее нижних уровнях. Такое поведение, как считают авторы, направлено на максимальное использование солнечной радиации и на избегание сильного ветра. За счет этого температура тела гусениц на несколько градусов превышает температуру среды. Для развития гусениц при этом требуется на 15—35 % меньше времени, чем при тех же температурах среды, но в условиях затенения. Такое поведение дает *P. glaucus* возможность завершить развитие второй генерации, хотя сумма градусодней, необходимых для этого, обеспечивается не каждый год. В таких условиях

Таблица 19

Соотношение ауксибластов и брахибластов и освоенность брахибластов на разных уровнях кроны березы извилистой (участок 1, 1987 г.)

Уровень кроны, м	Соотношение брахибласты: ауксибласты		Освоение брахибластов, %	
	Побеги	Листья	Поврежденность листьев	Изъятие площади
2,0—4,0	5,19:1	2,80:1	47,53	2,0
1,0—2,0	6,91:1	4,64:1	61,73	2,8
0,5—1,0	11,32:1	7,72:1	71,22	2,6
0,0—0,5	16,61:1	11,84:1	75,76	3,2

у гусениц парусника проявляются все те же поведенческие особенности, которые наблюдаются и у филлофагов Субарктики.

Ранее (Богачева, 1984) мы высказывали предположение, что в верхних частях кроны находится большой запас удлиненных, долго растущих побегов — ауксибластов, листьями которых предпочитают питаться некоторые виды филлофагов. Выяснилось, что это действительно так (табл. 19). Этот фактор увеличивает привлекательность верхних уровней кроны для насекомых, за счет чего на этих уровнях возрастает и общая поврежденность листьев (что видно при сравнении данных табл. 17, 19). Однако неблагоприятные микроклиматические условия в верхней части кроны (выше 2 м) оказываются более важными, чем благоприятный корм, и в холодные годы суммарное изъятие площади листьев здесь достоверно меньше, чем на более низких уровнях (см. табл. 16).

Таким образом, распределение насекомых в кроне березы в условиях Субарктики контролируется в первую очередь их требованиями к температурным условиям. Каждый вид, особи которого обладают ограниченной подвижностью, заселяет вполне определенную часть кроны березы. Цель суточных вертикальных миграций, совершаемых насекомыми некоторых групп,— также обеспечить питание насекомых при повышенных температурах. Выбор участков кроны с наиболее благоприятным температурным режимом обусловливает более высокую повреждаемость южной и западной сторон кроны, а также ее нижних уровней.

Распределение филлофагов в пределах побега

Ветвь (тем более, побег) как субъединица кроны растения находится в одинаковых экологических условиях, т. е. на одной стороне и в одном и том же вертикальном уровне кроны. Ва-

риабельность поврежденности за счет экологических параметров здесь почти снимается. Зато кормовые характеристики листьев на этом небольшом, экологически однородном пространстве могут резко различаться; эта изменчивость интенсивно изучается в последнее десятилетие.

Говоря о сезонных различиях приуроченности филлофагов к разным листьям, мы уже обсуждали сезонные изменения в кормовых качествах и защитных стратегиях у древесных растений (Orians et al., 1974; Rhoades et al., 1976; Cates, 1980). Напомним вкратце, что молодые листья представляют из себя наиболее ценный кормовой субстрат, богатый белками и водой. По мере старения содержание в них белков и воды снижается; одновременно накапливаются углеводы. Сменяется и стратегия защиты листьев: вместо токсичных веществ, эффективных в небольших количествах, заметно возрастает содержание таннинов и фенолов. Все эти факторы снижают ценность зрелой листвы как корма для филлофагов.

Часть лиственных пород создает всю листву за один короткий период времени в начале вегетационного сезона. Затем эта листва претерпевает сезонные изменения, и выбор листьев определенного качества у филлофагов возможен только в сезонном плане. Мы уже видели, что происходит у таких растений: у них преобладает комплекс весенних видов, а старая листва почти совсем не повреждается (Niemelä, 1983; Selman, Lowman, 1983). У других древесных пород листва каждый год создается в течение продолжительного периода, составляющего значительную часть вегетационного сезона. В таком случае у филлофагов в каждый момент времени есть выбор между листьями с разными кормовыми свойствами. Питательная ценность молодых листьев, появляющихся на верхушках ауксибластов, выше, а покровы их тоньше. Кроме того, есть представления (Баранчиков, 1983; Feeny, 1976; Palo, 1984), что листья защищены тем слабее, чем позднее они появляются на побеге и чем, следовательно, меньше их ценность для растения. По этим причинам многие виды филлофагов из имеющейся на дереве листвы предпочитают выбирать молодую. Это приводит к избирательной повреждаемости дистальных частей побега. Показано, например, что гусеницы *Euphydryas chalcedona* лучше всего повреждают полностью раскрывшиеся, но не состарившиеся листья кустарника *Diplacus*. Концевые, только раскрывающиеся листья побегов обильно защищены фенолами (в составе смол на их поверхности), а в старых листьях низко содержание азота (Mooney et al., 1981; Williams et al., 1983).

Все наиболее распространенные на севере древесные растения, в том числе береза и ива, относятся к видам второй группы: их ауксибласты продолжают расти значительную часть сезона. Например, у березы извилистой второй-третий (от основания побега) листья ауксибласта заканчивают рост на неделю,

а пятый — на три недели позже, чем листья брахибластов (Богачева, 1986б). Ауксибластов на березе в тех биотопах, где она не подвергается интенсивному антропогенному воздействию, правда, сравнительно немного (см. табл. 19). Тем не менее, какой-то небольшой запас молодой, растущей листвы на березе есть и в начале августа, а уже около 20 августа начинается пожелтение листьев. Эта молодая листва на верхушках ауксибластах не эквивалентна молодой листве начала сезона; например, содержание в ней воды значительно ниже (табл. 20). Особенно интересно, что не только в одни и те же фенологические сроки (например, при завершении роста листовой пластинки), но и в одни календарные сроки в августе молодая листва содержит меньше воды, чем более старая. Поскольку для филлофагов это неблагоприятно, то предпочтение листьев на дистальных частях ауксибластов в это время зависит от других параметров, определяющих пищевую ценность листьев (возможно, от их обогащенности азотом и от меньшего содержания защитных веществ). В дальнейшем мы обсудим и возможную роль некоторых экологических факторов в избирательной повреждаемости листьев на концах удлиненных побегов.

Рассматривая процесс освоения побегов древесных растений в его сезонной динамике, мы выделили в удлиненных побегах три участка: основание, середину и верхушку. В табл. 21 приведены данные по березе извилистой за 1983 г. В начале сезона (листья в тот год начали раскрываться 20 июня) больше были повреждены листья, раскрывшиеся первыми, но поврежденность нижних листьев на ауксибластах в это время была уже выше, чем на брахибластах. Поврежденность средних листьев ауксибластов уравнивается с нижними уже к середине июля, верхних — еще на неделю позже. Позднее, по мере старения листьев, развернувшихся первыми, нагрузка переносится на более молодые листья — на дистальную часть ауксибластов. В августе филлофаги питаются преимущественно на ауксибластах. В итоге к концу сезона брахибласт бывает поврежден меньше ауксибласта, а на ауксибластах формируется та ступенчатость освоения (рис. 13), которая была так наглядно показана Ю. Н. Баранчиковым (1983) на древесных растениях южно-таежной зоны Сибири. Такая же ступенчатость наблюдается и у карликовой березки (рис. 14), и у ивы (рис. 15), с той лишь разницей, что у ивы она хорошо выражена уже в начале сезона. Так, у ивы филиколистной в 1983 г. уже 2 июля поврежденность листьев на основании, в середине и верхушке удлиненного побега составляла соответственно 6,5; 14,6; 15,9 %; изъятие площади листьев — 0,5; 0,8; 1,5 %. По мере роста побега нагрузка переносится на вновь развертывающиеся листья. С учетом разницы во времени существования листьев на побеге избирательность питания листьями на дистальных частях ауксибласта видна наиболее отчетливо. Например, у березы извилистой

Таблица 20

Содержание сухого вещества в листьях березы извилистой (1986 г.), %

Дата	Брахибласты	Ауксибласты		
		1-й лист	3-й лист	5-й лист
27.06	28,00±0,44	27,86±0,43	29,08±0,75	—
06.07	28,10±0,56	28,12±0,22	28,12±0,30	—
13.07	32,07±0,43	31,27±0,49	33,51±0,55	—
20.07	32,74±0,41	31,52±0,50	31,73±0,66	32,42±0,27
27.07	33,07±0,38	33,93±0,98	36,30±1,05	34,73±0,65
03.08	34,54±0,52	35,42±0,91	37,12±0,81	38,15±0,44
09.08	35,58±0,96	37,73±0,95	38,63±0,87	38,84±0,91
17.08	34,77±0,71	31,45±0,94	32,69±0,77	39,34±0,94

Таблица 21

Сезонная динамика освоения листьев березы извилистой на ауксибластах и брахибластах (участок 2, 1983 г.), %

Дата	Поврежденность				Изъятие			
	Брахибласты	Ауксибласты			Брахибласты	Ауксибласты		
		А	Б	В		А	Б	В
10.07	13,9	20,6	10,1	1,4	1,3	2,1	0,9	0,1
18.07	17,5	24,3	37,4	19,2	1,1	1,7	2,3	0,9
24.07	34,1	59,5	74,5	71,5	1,8	3,1	4,4	4,7
08.08	33,1	36,6	52,8	68,8	1,6	1,2	3,7	5,6
14.08	34,3	43,4	64,9	71,6	1,5	2,4	6,1	11,2
21.08	39,6	53,1	73,5	69,9	1,7	2,2	5,3	8,0

Примечание. Здесь и в табл. 23: А — основание, Б — середина, В — верхушка побега.

Таблица 22

Суточное изъятие площади листьев на брахибластах и ауксибластах березы извилистой (участок 2, 1984 г.)

Категория побегов	№ листа	Продолжительность жизни листа, дни	Изъятие, %	
			Общее	Суточное
Ауксибласты	1	60	4,22	0,070
	2	54	6,03	0,112
	3	52	5,17	0,099
	4	50	9,40	0,188
	5	47	7,15	0,152
	6	42	7,98	0,190
	7	36	11,26	0,313
	Среднее	50,5	6,70	0,133
Брахибласты	Среднее	60	1,61	0,027

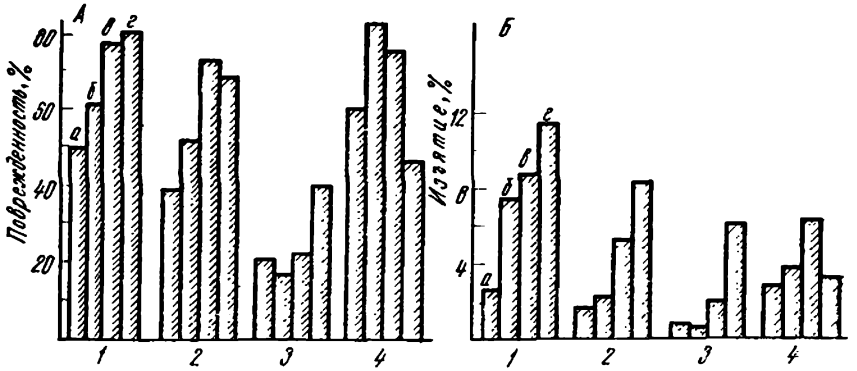


Рис. 13. Повреждённость листьев березы извилистой (*А*) и изъятие их площади (*Б*) на разных побегах (1983 г.).

Здесь и на рис. 14, 15: *1—4* — номера участков; *а* — брахибласт; *б*, *в*, *г* — основание, середина и верхушка ауксибласта соответственно.

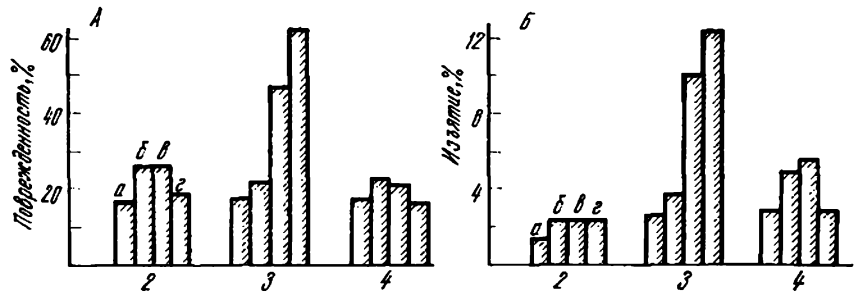


Рис. 14. Освоение насекомыми листьев карликовой березки на разных побегах (1984 г.).

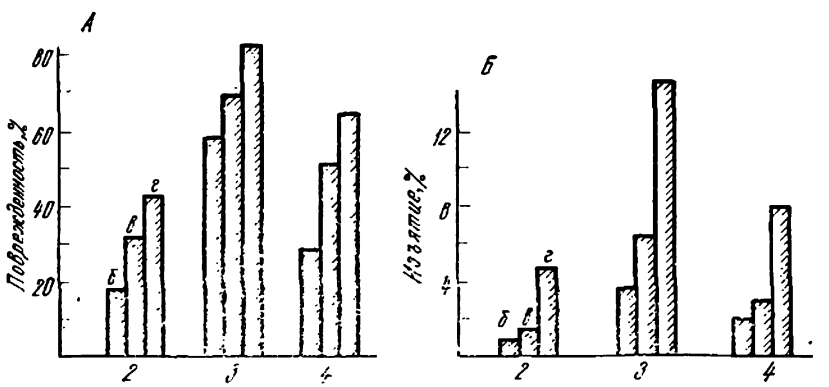


Рис. 15. Освоение насекомыми листьев ивы мохнатой в разных частях удлиненного побега (1982 г.).

суточная нагрузка на конечные листья ауксибластов на порядок выше той, что приходится на листья брахибластов (табл. 22).

Чем же все-таки объясняется разница в потреблении листвы на ауксибластах и брахибластах и в разных участках ауксибластов? С одной стороны — существующими различиями в химизме листвы. С другой — биологическими особенностями филлофагов, наиболее многочисленных в данном месте. Комплекс филлофагов включает виды с разными требованиями к качеству листвы (табл. 23); этот вопрос мы уже обсуждали в главе IV, но не так детально. Привлечение данных по потреблению листвы определенного качества позволяет нам сделать заключение о существовании среди филлофагов Субарктики следующих групп по экологии их питания (Богачева, 1986б).

1. Весенние виды, питающиеся молодой, растущей листвой. Из филлофагов березы к ним относится пяденица *O. autumnata*. Основная масса ее гусениц развивается обычно так рано, что ауксибласты еще только начинают расти, и создается иллюзия предпочтения этим видом листвы на укороченных побегах (Хаукиойа, 1980). К этой же группе относятся трубковерты, минирующие чешуекрылые *Eriocrania*, а из ивовых филлофагов — листоед *Ph. pallidus* и листовертка *E. cruciana*.

2. Летние виды, активно избирающие молодую листву и поэтому питающиеся на дистальных частях удлиненных побегов. К этой группе относятся слоники (см. табл. 23, тип 7), минеры *Leucoptera* (тип 13) и *Scolioneura* (тип 14), а из насекомых, повреждающих иву,— листоед *Ph. viminalis*.

3. Летние виды, активно избирающие зрелую листву. К этой группе относится один вид пилильщика семейства Tenthredinidae, повреждения которого встречаются почти исключительно на брахибластах и основаниях ауксибластов (см. табл. 23, тип 3), а также некоторые минирующие чешуекрылые, например Lyonetia (тип 12). Сюда же относится листоед *Ph. polaris* (тип 9); там, где он многочислен (участок 4; см. рис. 13, 14), увеличивается относительная нагрузка на брахибласты и основания ауксибластов. Из ивовых филлофагов к этой же группе принадлежат еще и некоторые виды пилильщиков семейства Tenthredinidae.

4. Летние и летне-осенние виды, не проявляющие явного предпочтения к определенной категории листьев. Таковы Pamphiliidae и некоторые одиночные и групповые пилильщики Tenthredinidae (например, тип 4).

Химизм листьев и биология филлофагов — основные факторы, формирующие различное освоение укороченного и удлиненного побегов и разных участков последнего. Но нельзя сбрасывать со счета и погодные условия, влияющие на совпадение фенологии кормового растения и филлофагов и тем самым на поврежденность ими определенной категории листвы. Так, в 1982 г., когда листья березы извилистой раскрылись еще в конце мая,

Таблица 23

Поврежденность листьев на ауксибластах и брахибластах березы извилистой основными группами филлофагов (участок 1, 1987 г.), %

Тип повреждений	Брахибласты	Ауксибласты		
		А	Б	В
2	10,33	36,67	22,36	25,74
3	0,45	0,64	0	0
4	10,72	15,56	10,54	5,48
5	0,06	0,43	1,27	1,69
6	0,16	0,43	0	0,42
7	52,15	46,27	65,82	68,78
8	0,02	0,43	0,42	0
9	2,09	1,92	0,42	0
10	0,04	0	0	0
11	0,08	0,21	0	0
12	0,67	0,21	0	0
13	0	0,21	0,84	0,84
14	0,14	0,43	1,69	1,27
15	0,02	0	0	0

почти на месяц раньше обычного срока, гусеницы *O. autumnata* в основном питались не на брахибластах, а на ауксибластах, как питаются каждый год самые поздние гусеницы генерации. В жарком 1987 г., когда ауксибласты рано закончили рост, они оказались освоены *O. autumnata* так же хорошо, как и брахибласты. У видов четвертой группы приуроченность к определенной категории листьев почти целиком зависит от условий вегетационного сезона. Химизм листа, биологические особенности доминирующих видов филлофагов и погодные условия текущего лета создают в данном месте и в данный год свою картину освоения побегов, не обязательно соответствующую классической лесенке Баранчикова (1983). Другие авторы наблюдали и обратную картину освоенности удлиненных побегов: уменьшение освоения от основания к верхушке побега (Белов, 1981; Larsson, Wiren, 1982).

Если избирательное питание филлофагов весенней молодой листвой целиком определяется ее химизмом, то избирательное питание молодой листвой на верхушках ауксибластов, кроме ее химизма, определяется и физическими свойствами покровов листьев, и лучшей освещенностью этого участка побегов, создающей для насекомых более благоприятные температурные условия. Влияние освещенности на распределение насекомых по высотным ярусам и разным сторонам кроны уже было показано ранее. В следующем разделе мы рассмотрим влияние этого фактора на распределение филлофагов в пределах ветки.

Световые и теневые листья

Изучая использование насекомыми-филлофагами разнокачественных листьев, исследователи обратили внимание на разное освоение световых и теневых листьев. Было показано, что листья, находящиеся в тени, отличаются рядом анатомических особенностей и химизмом. Ценность таких листьев для растения ниже, так как скорость фотосинтеза в них намного меньше, чем в световых (Рафес, 1970; Claridge et al., 1981; Schowalter et al., 1986). Однозначный вывод о предпочтении насекомыми листьев той или другой категории на основании их меньшей ценности для растения, по-видимому, не может быть сделан, хотя такие попытки и были (Majorana, 1981). Даже близко родственные и экологически сходные виды насекомых могут предпочитать разные типы листвы (Claridge et al., 1981). Для многих филлофагов показано предпочтительное питание на освещенных растениях и их частях (Петренко, Дрянных, 1981; Lincoln, Mooney, 1984; Grossmueller, Lederhouse, 1985). Видимо, надо согласиться с мнением, что освещенность, как и другие физические факторы, контролирующие распределение растительноядных животных, может определять уровень потребления, влияя на него больше, чем химизм растения (Lincoln, Mooney, 1984).

Фактор освещенности имеет в Субарктике свои особенности. Сомкнутых древостоев там практически нет, поэтому различия в освещенности между деревьями разной высоты, различными высотными уровнями кроны у больших деревьев не так велики. Ивы, создающие плотный кустарник со значительным затенением внутри полога, имеют облиственные побеги только в верхней, хорошо освещенной части кустов. Поэтому таких различий, какие создаются между освещенностью листьев у растений в средних широтах, в Субарктике не бывает. И тем не менее различия в поврежденности между листьями, находящимися в условиях разной освещенности, здесь довольно велики.

Для сравнения мы использовали материал по побегам одного и того же качества (ауксибласты или брахибласты), расположенным у верхушки либо у основания учетной ветви. Материал по березе извилистой представлен в табл. 24, 25. Поврежденность листьев грызущими филлофагами гораздо выше на верхушке ветви (т. е. в условиях лучшей освещенности), в то время как на поврежденность сосущими филлофагами (в основном тлей *E. punctipennis*) этот фактор практически не оказывал влияния.

Таким образом, освещенность — важный экологический фактор, формирующий предпочтение филлофагом как определенных высотных уровней кроны, так и периферийной ее части (верхушек ветвей). Поврежденность листьев в периферийной и внутренней частях кроны различается примерно вдвое. По-видимому, этот фактор отчасти обусловливает различия и между

Таблица 24

Распределение филлофагов по брахибластам в разных частях ветви березы извилистой (участок 1, 1987 г.)

Показатель	Основание	Верхушка
Поврежденность сосущими насекомыми, %	68,5±2,7	72,5±2,7
Поврежденность слониками *P. rufi-cornis*, %	61,5±2,9	74,4±2,7*
Число погрызов слоника на лист	2,4±0,2	3,5±0,3*
Общая поврежденность грызущими филлофагами, %	72,4±3,1	83,3±5,2
Общее изъятие площади листа грызущими филлофагами, %	1,3±0,2	2,9±0,5*

Примечание. Звездочкой обозначены достоверные различия; t критерий > 3.

Таблица 25

Изъятие площади листьев на ауксибластах березы извилистой в окрестностях Лабытнанги (1984 г.), %

Место взятия пробы	Дата	Изъятие на листьях ауксибластов	
		у основания ветви	у верхушки ветви
Участок 1	10.08	7,8	16,1
Участок 2	12.08	4,2	9,3
	»	5,5	6,3
	»	5,0	10,4
	»	5,1	4,9
	14.08	4,2	7,5
	21.08	3,4	7,3
Временные площадки	10.08	6,3	7,1
	»	1,8	4,6
	»	2,0	6,7
	»	1,8	3,5
Среднее	»	4,3±0,6	7,6±1,0

разными участками ауксибласта, так как листья на ауксибласте также находятся в условиях разной освещенности. Однако кормовые качества листа играют здесь очень большую роль. Если и у березы (подсчитано по восьми пробам, взятым в 1982 г. в окрестностях Лабытнанги), и у ивы (12 проб) изъятие площади листа на ауксибласте от нижней его трети к верхней возрастает примерно в 4 раза, то сам по себе фактор освещенности мог бы дать не более чем двукратные различия. Различия между ауксибластами и брахибластами у березы извилистой, почти четырехкратные (см. табл. 22), совсем не зависят от осве-

щенности, так как те и другие побеги встречаются вдоль всей ветви в условиях равной освещенности.

Подытоживая материал по внутрикронной изменчивости распределения насекомых-филлофагов и поврежденности листьев, можно констатировать, что эта изменчивость довольно велика, причем создается она изменением как экологических факторов, так и кормовых качеств листа. При этом более крупномасштабные пространственные различия (по разным сторонам и вертикальным уровням кроны) создаются экологическими факторами, основные из которых — освещенность и температура. Они же формируют различия в поврежденности побегов одинакового качества вдоль всей ветви. Возможно, эти факторы принимают участие и в распределении повреждений по листьям ауксибласта. Но в последнем случае главную роль (так же, как и в различиях между ауксибластом и брахибластом) играет все-таки изменение химизма листьев.

Резкое доминирование среди группы абиотических факторов температурного (освещенность надо рассматривать в данном случае как возможность использовать солнечную радиацию для повышения температуры тела) — характерная особенность Субарктики. В условиях севера лесной зоны (тоже в суровых местообитаниях) освещенные части кроны предпочитают большинство филлофагов, входящих в консорцию, в результате чего создается более сильная поврежденность южной части и верхних уровней кроны. В более южных районах температура как фактор распределения насекомых отступает на второй план. На первый выходят другие факторы, различные для разных видов консорции, которая в лесной зоне и сама становится разнообразнее. Поэтому модели освоения листьев по вертикали кроны бывают здесь самыми разными (Дылис, Носова, 1977), в том числе и с наименьшим освоением листьев в верхней, наиболее освещенной части кроны (Рафес, 1968, 1970), а южная сторона кроны может оказаться наименее поврежденной.

Более значительная роль фактора освещенности в Субарктике проявляется и в том, что большая освещенность периферийной части ветвей обусловливает более высокую их повреждаемость. В лесной зоне таких различий не отмечали (Баранчиков, 1983), возможно, из-за различных экологических требований видов, слагающих консорцию, и неоднозначного отношения их к освещенности.

Различия в распределении филлофагов и поврежденности листьев, вызываемые различиями в их химизме, не имеют в Субарктике какой-либо специфики по сравнению с лесной зоной. Наблюдается обыкновенно та же ступенчатость освоения ауксибластов с преимущественным повреждением листьев в их дистальных частях, которая найдена и в лесной зоне (Баранчиков, 1983). Правда, в Субарктике это осуществляется не всегда, да и в лесной зоне не является всеобщим правилом

(Белов, 1981; Larsson, Wirèn, 1982). Из литературы известны и другие различия поврежденности внутри кроны, обусловленные химизмом листа (например, между листьями разного размера). Такие исследования в Субарктике пока не проводили.

В заключение следует добавить, что мозаичность древесного растения как кормового ресурса для филлофагов в Субарктике еще хорошо выражена по многим параметрам. При дальнейшем продвижении на север она должна снижаться из-за уменьшения размеров кроны, ее субъединиц и сокращения времени формирования листвы. Следствием этого должно быть повышение равномерности распределения филлофагов и их повреждений.

ГЛАВА VII

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА ПОВРЕЖДЕНИЕ НАСЕКОМЫМИ-ФИЛЛОФАГАМИ

Изымая часть фотосинтезирующей поверхности, листогрызущие насекомые воздействуют прежде всего на повреждаемое растение. Если при нормальных (небольших) размерах изъятия у растения иногда наблюдается даже стимулирующий эффект, то значительные повреждения явно неблагоприятны для растений. Несмотря на попытки растения восполнить нанесенный ему ущерб, в том числе и путем восстановления фотосинтезирующей поверхности, ослабление сказывается на величине прироста, листопродукции и закладке генеративных побегов растения. Часть ветвей растения отмирает. В случаях тяжелого и особенно повторного повреждения может отмечаться гибель растений (Franklin, 1970; Kulman, 1971).

Повреждение листьев вызывает и изменение их химизма. В листьях увеличивается содержание вторичных метаболитов, основной функцией которых большинство авторов считает защиту от дальнейших повреждений (Hodkinson, Hudges, 1982; Schowalter et al., 1986), а также от проникновения в лист патогенных организмов. Существуют две формы такой индуцированной защиты: быстрая реакция и долговременная реакция. Быстрая реакция (rapid effect) осуществляется в листе в ответ на его повреждения в течение нескольких дней и даже часов, но и сохраняется она лишь 2—3 недели. Это сравнительно небольшие сдвиги в химизме листа, вызывающие у филлофагов некоторое (тоже небольшое) увеличение продолжительности развития, снижение плодовитости и жизнеспособности. Это было показано в лабораторных экспериментах. В природе же, если поврежденный лист обладает репеллентным действием (что не обязательно), может наблюдаться избегание филлофагами уже поврежденного ранее листа, т. е. перераспределение повреждений на растении.

Другая форма индуцированной защиты — долговременная реакция (long — term effect), которая выражается в резком ухудшении кормовых качеств листа на следующий год (или, при вторичном развитии листьев, в этот же год). Соответственно большому ущербу, который был нанесен фотосинтезирующему аппарату растения, сдвиги в химизме листа в этом слу-

чае тоже большие. При питании такой листвой плодовитость и жизнеспособность филлофагов резко снижаются. В главе IV рассматривали в основном абиотические (климатические) факторы динамики численности насекомых — филлофагов; в этой главе более подробно рассмотрим биоценотический (кормовой) фактор. Обсудим специфику действия этого фактора в условиях севера, возможность проявления его действия и его место среди других факторов динамики численности насекомых — филлофагов.

Репарационные процессы

При утрате фотосинтезирующей поверхности, ощутимой для растения, оно пытается компенсировать ее убыль. При небольших размерах изъятия это может осуществиться без восстановления утраченной листовой поверхности, за счет гиперфункции хлоропластов (Рафес и др., 1972; Рафес, Соколов, 1976) или других механизмов повышения интенсивности фотосинтеза (Ericsson et al., 1980). При высокой степени дефолиации включаются механизмы увеличения фотосинтеза за счет возрастания фотосинтезирующей поверхности. Это увеличение размеров оставшихся на дереве листьев (хвои) или их частей (Аврамчик, 1939; Плешанов, 1981), усиление образования удлиненных побегов (Плешанов, 1981). И, наконец, это образование новых облиственных побегов из почек, заложенных на побегах текущего года либо на более старых ветвях (Аврамчик, 1939; Плешанов, 1981; Schowalter et al., 1986).

Эту сторону влияния насекомых-филлофагов на растения можно изучать, искусственно моделируя естественные процессы изъятия листовой площади листогрызущими насекомыми (Franklin, 1970). Листву удаляют с деревьев вручную, имитируя объедание ее насекомыми. Несмотря на приблизительность такой аналогии (насекомые удаляют листву постепенно и не вызывают, как правило, полной дефолиации, оставляя на растении огрызки листьев), естественная и искусственная дефолиации по многим показателям оказываются очень сходными, в частности, по такому важному, как поглощение углекислого газа.

В 1973 г. на стационаре «Харп» был заложен эксперимент для выяснения следующих вопросов: возмещается ли утраченная растением фотосинтезирующая поверхность и какой ущерб причиняет это отчуждение растению (Богачева, 1979б). На площадке в долине ручья Тоу-Пугол, выбранной среди интразональной кустарниковой растительности, было взято 60 примерно одинаковых кустов ивы мохнатой высотой 50—60 см. Кусты обрабатывали целиком, но подсчеты производили только на произвольно выбранной в проекции куста площадке (25×25 см), чтобы уменьшить вариабельность, создаваемую разными размерами кроны.

Опыт проводили в шести вариантах: I — полное удаление листьев в ранний срок, во время наиболее интенсивного питания листогрызущих насекомых; II — полное удаление листвы в поздний срок, когда ранние виды (наиболее массовые) листогрызущих насекомых с ивы уже исчезают; III — полное двукратное удаление листьев; IV — раннее 50-процентное удаление фотосинтезирующей поверхности, причем листья удаляли через один; V — аналогично предыдущему, но удаляли половину каждого листа; VI — контроль. Каждый вариант был заложен в десяти повторностях. Результаты опыта учитывали в конце вегетационного сезона: подсчитывали листья, определяли их массу (сырую) на единицу площади, а также считали побеги текущего года и измеряли их длину.

На следующий год, убедившись, что результаты опыта в IV и V вариантах практически одинаковы (табл. 26) и, следовательно, способ изъятия 50 процентов площади не имеет значения, мы в 1974 г. оставили листву в IV варианте нетронутой, а в V обработали так же, как в предыдущем году. Это был единственный вариант, где удаление листовой поверхности производили два года подряд. Во время цветения ивы (26 июня 1974 г. и 22 июня 1976 г.) подсчитывали число цветущих растений. В конце вегетационного сезона в эти годы учитывали отдаленное влияние изъятия фотосинтезирующей поверхности на листовую продукцию и побегообразование, производя те же измерения, что и в год закладки опыта.

В 1976 г. на Полярном Урале, на станции Красный Камень, были заложены две учетные площадки: одна в долине р. Собь, недалеко от стационарного участка 3 (четыре варианта опыта по десять повторностей), другая в горах, на участке 4 (три варианта по десять повторностей). Результаты учитывали в конце вегетационного сезона 1976 и 1977 гг.; методика постановки опыта была в общих чертах такой же, как на «Харпе».

Единственный механизм возмещения потерь листвы, который удалось обнаружить в этих экспериментах,— возникновение на растении новых облиственных побегов (в основном из почек будущего года). Другие механизмы возобновления листовой поверхности: возникновение поросли, увеличение оставшихся на побегах листьев — не действовали (см. табл. 26). Возможно, они могли бы проявиться при более раннем отчуждении листьев, в период особенно активного их роста, на Севере очень непродолжительный (Вахтина, 1964). Считая сам механизм репараций такого типа возможным, мы, однако, полагаем, что его существование необходимо адекватно доказывать. Не следует принимать за компенсационный рост изменения данных по средней массе листа, являющиеся всего лишь колебанием данных от пробы к пробе в течение вегетационного сезона (Носова и др., 1984). Не доказывают этого роста листа и одинаковые размеры среднего поврежденного и неповрежден-

Таблица 26

Влияние удаления листьев ивы мохнатой на их восстановление и рост побегов («Харп», 1973 г.)

Показатель	Дата удаления	Вариант опыта					
		I	II	III	IV	V	VI
Масса листьев (сырая), г на площадку	13—15.07	12,70	—	14,08	5,90	6,14	—
	02—03.08	—	14,12	3,34	—	—	—
	16—19.08	5,16	0	0,35	7,80	7,23	17,41
Кол-во листьев	13—15.07	172,6	—	228,2	153,8	181,5	—
	02—03.08	—	199,0	117,8	—	—	—
	16—19.08	147,0	—	57,0	194,0	181,0	211,0
Средняя масса листа, мг	13—15.07	73,8	—	61,7	76,7	67,6	—
	02—03.08	—	71,0	28,4	—	—	—
	16—19.08	37,4	—	6,2	85,0	82,0	86,0
Суммарный прирост, мм	16—19.08	581	492	403	418	460	593
Кол-во побегов	16—19.08	32,0	18,4	18,7	20,2	22,6	24,7
Средняя длина побега, мм	16—19.08	18,2	26,7	21,6	20,7	20,4	24,0

Примечание. Здесь и в табл. 27—29: I — полное удаление, ранний срок; II — полное удаление, поздний срок; III — полное двукратное удаление; IV — 50-процентное удаление (через лист); V — удаление 50 % каждого листа; VI — контроль.

Таблица 27

Влияние удаления листьев ивы мохнатой на их восстановление и рост побегов (Красный Камень, 1976 г.)

Показатель	Дата обработки	Вариант опыта			
		I	II	III	IV
Нижняя площадка					
Масса листьев (сырая), г	28.06	12,98	Нет сведений		
	18—19.07	Нет свед.	16,50	7,82	»
	08—10.08	7,53	0,60	8,37	15,50
Кол-во листьев	28.06	208,0	Нет сведений		
	18—19.07	Нет свед.	180,9	94,7	»
	08—10.08	260,2	31,2	104,4	168,4
Ср. масса листа, мг	28.06	62,4	Нет сведений		
	18—19.07	Нет свед.	91,2	82,6	»
	08.10.08	28,9	19,2	80,3	92,0
Верхняя площадка					
Масса листьев (сырая), г	19—20.07	Нет свед.	9,97	6,10	Нет свед.
	11.08	»	1,95	6,49	9,31
Кол-во листьев	19—20.07	»	146,2	93,3	Нет свед.
	11.08	»	66,6	97,2	146,2
Ср. масса листа, мг	19—20.07	»	68,2	65,4	Нет свед.
	11.08	»	29,3	66,8	63,7

Примечание. I, II — см. в табл. 26, III — 50-процентное удаление, IV — контроль.

ного листьев (Рафес и др., 1972; Рафес, Соколов, 1976), так как при выраженной разнолистности, избирательности у филлофагов (по отношению к более крупным листьям) и небольшой величине отчуждения средний поврежденный лист может не только не уступать по массе неповрежденному, но и превосходить его. Об этом мы уже говорили в главе II.

Итак, основной механизм возмещения потерь листвы — развитие новых облиственных побегов. В эксперименте было обнаружено, что он действует при удалении 100 % листовой поверхности и не действует при удалении 50 % (вне зависимости от способа удаления). В какой именно точке интервала между 50 и 100 % включается этот механизм, мы не пытались установить. Скорее всего, эта точка определяется погодными условиями текущего года, состоянием растений, временем нанесения повреждений и другими факторами.

Удаление 100 % листовой поверхности также приводит к различным результатам в зависимости от времени удаления. При изъятии листвы в начале сезона она замещается другой. Новые листья могут быть даже более многочисленными, чем прежние (табл. 27), но они всегда мельче и по площади составляют максимум 60 % от прежних. Новая масса листьев, созданная растением к концу вегетации, ни в одном варианте не достигает и 50 % от контроля. Чем позднее производится удаление листвы, тем меньше новых листьев, тем они мельче и тем меньше в итоге общая масса листьев, создаваемая растениями вторично. Если удалить листву за две-три недели до начала пожелтения, то растения уже не продуцируют новой листвы (см. табл. 26). Видимо, процесс накопления питательных веществ к этому времени в основном уже закончен, и в образовании новой фотосинтезирующей поверхности нет необходимости. На карликовой березке сходные результаты получены Н. И. Андреяшкиной и Н. И. Игошевой (1979).

Период, когда растение особенно активно восстанавливает утраченную фотосинтезирующую поверхность,— время роста листьев и еще небольшой срок после того, как лист достигнет своих окончательных размеров (он длится всего две-три недели). Если листья удалить с растений в это время, то с учетом вновь образовавшейся к концу сезона листвы общая биомасса листьев, созданная растением за сезон, может несколько превысить контроль. Наибольшее превышение можно получить, если удалять листья, почти достигшие своей конечной величины, т. е. за пять-шесть недель до конца вегетационного сезона (рис. 16). Листопродукция на этом рисунке вычислена в процентах к контролю с поправкой на число листьев в данном варианте. Результаты отличаются от контроля незначительно. Видимо, растения действительно могут возобновлять листву только в пределах своих общих продукционных способностей (Kaczmarek, Wasilewski, 1977).

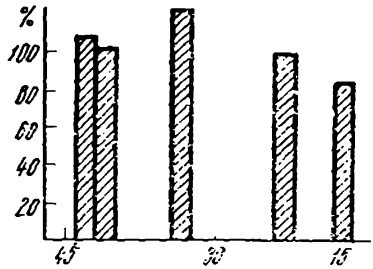


Рис. 16. Суммарная листопродукция у ивы мохнатой при разных сроках удаления листьев, % к контролю.
По горизонтали указаны дни до конца вегетационного сезона.

В природе появление у ивы побегов возобновления нам приходилось наблюдать неоднократно. В 1975 г. при невысоком общем фоне освоения листьев кусты ивы мохнатой, потерявшие значительную долю листовой поверхности, образовали к концу августа небольшое число новых побегов. В 1977 г. это явление было обычным у ив мохнатой и сизой. Поврежденность листьев насекомыми-филлофагами была невелика, но ивы были сильно поражены ржавчиной, что также исключило из фотосинтеза большую долю листовой поверхности.

В 1984 г. наблюдалось вторичное образование листвы у ивы филиколистной на Красном Камне. Оно не было интенсивным и происходило при небольших размерах отторжения листовой площади листогрызущими насекомыми, что особенно интересно (рис. 17). Поскольку величина отторжения регистрировалась в конце августа, мы не можем сказать, какой она была в то время, когда отторжение было воспринято растением как сигнал к возмещению нанесенных повреждений, т. е. в середине июля. Судя по рис. 17, пороговая величина изъятия площади листьев, при которой начинается репарация, составляет около

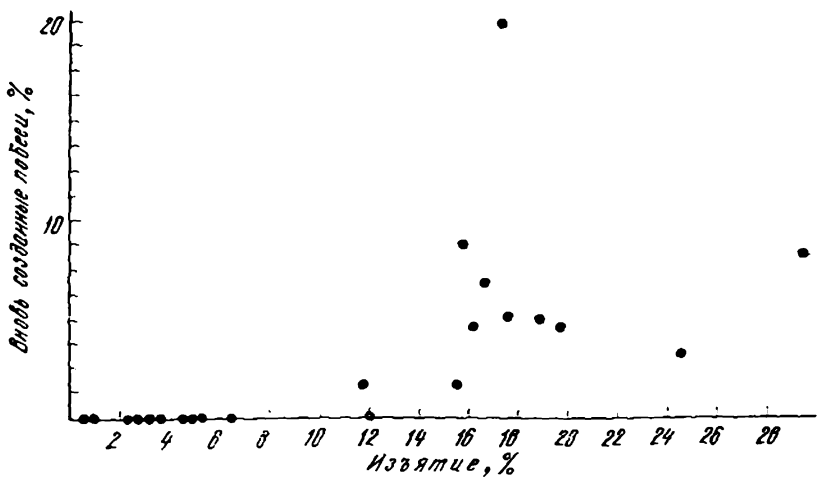


Рис. 17. Зависимость репарации у ивы филиколистной от величины изъятия площади листьев (участок 3, 1984 г.).
Вновь созданные побеги, % от первоначального количества.

12 %. Ни одно из растений, поврежденных слабее, не дало в августе новых побегов. Но эти 12 % — завышенные данные, полученные в августе, а интересующая нас пороговая величина изъятия наверняка была меньше. Впрочем, точные цифры вряд ли имеют особую ценность, так как они должны зависеть от времени нанесения повреждений, предыдущего состояния растений, погодных условий и других причин. В данном случае для нас важнее всего сам факт, что даже относительно небольшие размеры изъятия фотосинтезирующей поверхности, которые для ивы реализуются в природе постоянно, уже могут быть для растения сигналом к возмещению утраченной поверхности. Смоделировать это в эксперименте нам не удалось. Видимо, конкретные условия, при которых происходит изъятие, играют решающую роль в ответной реакции растений.

Образование новых облиственных побегов, наблюдавшееся нами у ив,— наиболее универсальный путь возмещения утраченной фотосинтезирующей поверхности. Как нам удалось установить, этот механизм включается независимо от причины, по которой часть фотосинтезирующей поверхности перестала функционировать (естественное и искусственное изъятие листьев, поражение грибком). Отмеченный нами для многих видов ивы, этот механизм характерен и для берез (Аврамчик, 1939; Андреяшкина, Игошева, 1979; Кутенкова, 1986; Kallio, Lehtonen, 1975).

Последствия повреждений листвы насекомыми для кормового растения

Рассмотрим один из важнейших аспектов деятельности листогрызущих насекомых — их воздействие на повреждаемое растение. Последствия этого воздействия, несомненно, в первую очередь зависят от размеров изъятия. Большинство авторов в настоящее время сходится на том, что небольшие потери площади листьев, соответствующие обычным нормам изъятия (10—20 % от общей площади листьев), не вызывают ощутимых изменений в состоянии растений (Franklin, 1970; Hodkinson, Hudges, 1982; Schowalter et al., 1986). Отдельные исследователи поднимают этот порог до 30 (Апостолов, 1976) и даже до 50 % (Стадницкий, 1978). Иногда отмечается, напротив, стимулирующий эффект (Franklin, 1970; Harris, 1972), который может быть обусловлен изреживанием верхней части полога и осветлением нижней, где соответственно нарастает фотосинтез (Рафес, 1970; Varley, 1967), либо улучшением минерального питания растений за счет попадания в подстилку экскрементов листогрызущих насекомых (Стебаев, Гукасян, 1963; Гиляров, 1971). Однако известно, что при определенных условиях даже сравнительно небольшие потери листвы не только отражаются на приросте растения, но и могут привести к его гибели. Напри-

мер, на неблагоприятных для сосны затененных участках часть деревьев гибнет уже при 25-процентном изъятии хвои (Beal, цит. по Kulman, 1971).

Гибель растений в результате объедания листвы (как экономически важное следствие повреждений насекомыми) изучена, по-видимому, наиболее хорошо. Ослабление растений, вызванное потерей листвы, однако, довольно редко становится непосредственной причиной гибели дерева. Чаще всего ослабленное дерево гибнет в дальнейшем от болезней, стволовых вредителей, неблагоприятных погодных условий и т. д. (Churchill et al., 1964; Franklin, 1970; Kegg., 1973; Horman, 1974; Witter et al., 1975; Statler, Serrao, 1983; Schowalter et al., 1986). Хорошо изучено и уменьшение прироста деревьев, особенно прироста по диаметру, что тоже является экономически значимым показателем. При одинаковых размерах изъятия фотосинтезирующей поверхности уменьшение прироста дерева зависит от времени нанесения повреждений, распределения повреждений в кроне, вида деревьев, состояния их в предыдущие годы, погодных условий текущего года, возраста дерева, условий произрастания. Хотя в общем потери прироста пропорциональны потерям листвы (Турчинская, 1963; Моисеенко, Кожевников, 1963; Воронцов и др., 1966; Мозолевская, Марушина, 1976; Churchill et al., 1964; Franklin, 1970; Kulman, 1971; Hodkinson, Hudges, 1982; Schowalter et al., 1986). Все факторы влияют и на величину смертности растений.

Реже рассматривается другое последствие повреждений — значительное сокращение биомассы листьев, создаваемых растением, на следующий год (Рафес, 1964, 1968; Drooz, цит. по Танскому, 1975; Embree, цит. по Franklin, 1970). При потере большой доли листовой поверхности и при неблагоприятных для растения условиях этот эффект может прослеживаться в течение нескольких лет, постепенно снижаясь. Физиологические и биохимические изменения, возникающие у поврежденных деревьев, также были неоднократно продемонстрированы (Вержуцкий и др., 1971; Иерусалимов, 1974; Петрова, Березовская, 1977; Hori, 1973; Ericsson et al., 1980). В последние годы они особенно интенсивно изучаются в связи с созданием теории индуцированной защиты растений (Танский, 1975; Niemelä et al., 1980; Schowalter et al., 1986). Об этом поговорим несколько позже.

Если для средней полосы данные по воздействию насекомых-филлофагов на древесные растения весьма многочисленны (хотя разнородны и нередко противоречивы), то для Субарктики такие сведения довольно скудны. По немногим имеющимся источникам можно судить, что все последствия повреждений, наблюдаемые у растений в средней полосе, свойственны и растениям Субарктики. При вспышках массового размножения насекомых-филлофагов (Tenow, 1963; Koponen, 1980) или

при их имитации в эксперименте (Андреяшкина, Игошева, 1979) гибель части растений продемонстрирована для разных видов рода Betula. Показаны снижение листопродукции у березы на следующие годы после вспышки численности пяденицы *O. autumnata* (Tenow, 1963) и влияние на это снижение погодных условий в годы, предшествующие повреждению (Kallio, Lehtonen, 1975). Показаны также изменения в биогеоценозе, наступающие вслед за массовыми повреждениями березовой листвы (Tenow, 1963; Lehtonen, Yli-Rekola, 1979). Мы сделали попытку рассмотреть отдаленные последствия повреждений (изменение листопродукции, вертикального прироста и закладки генеративных побегов) у ивы мохнатой. Методика проведения экспериментов изложена в предыдущем разделе.

На следующий год после повреждения растения дают меньшую массу листвы, чем контрольные, так как производят листья заметно меньшего размера (табл. 28). Листовая масса растений, подвергшихся двукратному удалению листвы, в 1974 г. составляла только 56 % от контроля; растения, подвергавшиеся однократному удалению, дали 64—70 % листвы от контроля.

Изучение состояния растений, проведенное в 1976 г., показало, что в варианте с двукратным удалением листвы листопродукция и через три года после воздействия все еще составляет лишь 55 % от контроля. Однако средний размер листа вернулся к норме, а уменьшение листопродукции обусловлено отмиранием части побегов прошлых лет. В результате этого растения дают меньше побегов текущего года, чем контрольные. Этот процесс слабее выражен у растений, подвергавшихся однократному удалению листвы, а в варианте, где листва была удалена во второй половине вегетационного сезона, листопродукция практически не отличалась от контроля.

В качестве показателя состояния растений после повреждения использовали также вертикальный прирост. В год нанесения повреждений вертикальный прирост текущего года заметно снижен по сравнению с контролем в основном за счет того, что часть побегов текущего года отмирает уже ко второй половине августа. Многочисленные компенсационные побеги, образовавшиеся при раннем удалении листвы (вариант I), погибли ближайшей зимой. На следующий год годичные побеги возникают в том же количестве, что и в контроле, хотя их длина несколько меньшая, особенно в варианте с двукратным удалением листвы. Через два года картина совершенно меняется. За это время происходит отмирание части веток, в результате чего в варианте с двукратным удалением образуется почти вдвое меньше побегов (на единицу площади проекции кроны), чем в контроле. Зато образующиеся побеги заметно (в некоторых вариантах — в 1,6 раза) длиннее контрольных, в результате чего суммарный прирост немногим отличается от контро-

Таблица 28

Отдаленное влияние удаления листьев ивы на листопродукцию, побегообразование и цветение (стационар «Харп»)

Показатель	Год	Вариант опыта					
		I	II	III	IV	V	VI
Масса листьев (сырая), г	1974	9,94	9,77	8,04	10,07	—	14,30
	1976	13,32	15,33	9,21	13,68	12,43	16,44
Кол-во листьев	1974	181,8	189,3	172,2	149,2	—	188,4
	1976	111,1	155,2	91,2	114,8	158,6	164,5
Ср. масса листа, мг	1974	57,7	52,2	47,2	69,5	—	78,3
	1976	119,9	98,8	101,0	119,2	78,4	99,9
Общий прирост, мм	1974	509	566	485	441	548	539
	1976	709	701	410	492	484	607
Кол-во побегов	1974	24,7	23,2	21,5	19,1	19,6	21,0
	1976	14,6	18,2	10,1	14,0	19,1	19,7
Ср. длина побега, мм	1974	24,4	23,8	20,9	23,1	28,2	28,1
	1976	48,6	38,5	40,6	35,1	25,3	30,8
Цветущие растения, %	1974	0	30,0	0	20,0	30,0	57,0
	1976	0	45,0	0	10,0	56,0	57,0

Примечание. Краткая характеристика вариантов опыта приведена в табл. 26

Таблица 29

Отдаленное влияние удаления листьев ивы на листопродукцию, побегообразование и цветение (Красный Камень, 1—3 августа 1977 г.)

Показатель	Площадка	Вариант опыта			
		I	II	III	IV
Масса листьев (сырая), г	1	6,24	4,27	8,97	10,06
	2	Нет свед.	5,43	7,76	8,40
Кол-во листьев	1	114,0	109,4	138,0	152,4
	2	Нет свед.	130,5	166,8	131,5
Ср. масса листа, мг	1	54,7	39,0	65,0	66,0
	2	Нет свед.	41,6	46,5	63,9
Общий прирост, мм	1	325	448	444	568
	2	Нет свед.	291	317	315
Кол-во побегов	1	16,6	17,1	17,1	22,1
	2	Нет свед.	18,4	20,9	16,1
Ср. длина побега, мм	1	19,6	26,2	26,0	25,7
	2	Нет свед.	15,8	15,2	19,6
Цветущие растения, %	1	0	10,0	20,0	10,0
	2	Нет свед.	0	30,0	20,0
Масса сухих побегов, г	1	»	Нет сведений		
	2	»	5,92	2,95	1,88

Примечание. Краткая характеристика вариантов опыта приведена в табл. 27; 1 — нижняя площадка, 2 — верхняя.

ля. Интересно, что эти более длинные побеги не являются средством увеличения фотосинтезирующей поверхности растения, так как несут столько же листьев, что и побеги контрольных растений. Вообще этот показатель (число листьев на побеге) наиболее стабилен по вариантам опыта и по годам. Он всегда оставался в пределах 7,5—9,0.

Надежный показатель состояния растений — их цветение. Растения, подвергшиеся раннему удалению листвы, не цвели ни на следующий год, ни на третий после обработки (табл. 29). При позднем отчуждении листвы часть растений цветет, причем со временем доля цветущих растений возвращается к контролю. Как известно (Kulman, 1971), уменьшение прироста, да и снижение других показателей, характеризующих состояние растений, в общем пропорционально потерям листвы. В наших опытах растения, с которых листву удаляли полностью, также имели более низкие показатели, чем растения, лишившиеся только 50 % листовой поверхности. Позднее отчуждение листвы менее болезненно для ивы, чем раннее. Через три года в варианте II растения по всем показателям вернулись к контролю. Раннее и особенно двукратное отчуждение листвы вызывает наибольшее ослабление растений. Они не возвращаются к норме и на третий год после воздействия.

Реакция растений на потерю листвы зависит и от окружающих условий, причем при неблагоприятных условиях растения заметнее реагируют на отчуждение листвы: резко уменьшается прирост, возрастает усыхание побегов, часть растений погибает. Предполагая, что неблагоприятные условия создаются для растений в горах, на верхнем пределе их распространения, мы провели сравнительное изучение ивы мохнатой, произрастающей в долине р. Собь, и на горе Сланцевой (на 400—500 м выше). Горные растения отличаются от долинных рядом особенностей: более мелкими листьями, более короткими побегами и т. д. (см. табл. 27, 29). Было установлено, что в год повреждения растения на верхней площадке при удалении 100 % листвы производят вновь большее число листьев (45,2 % от начального количества), чем на нижней (17,4 %), причем вновь возникшие листья на верхней площадке крупнее (45,8 и 20,8 % от контроля). В результате к концу сезона горные растения вновь создают листовую массу, равную 21,0 % от контроля, а равнинные — лишь 3,6 %. Может быть, эти результаты объясняются (хотя бы частично) тем, что отчуждение листвы производили на верхней площадке в фенологически более ранние сроки, чем на нижней. Однако и на следующий год растения в долине создали меньшую листовую массу, чем в горах (соответственно 42,4 и 64,6 % от контроля). Складывается впечатление, что одинаковое по силе воздействие они перенесли хуже.

Этот неожиданный на первый взгляд результат объясняется

погодными условиями 1976, 1977 гг. Летние месяцы в эти годы выдались необычно сухими для севера: по нескольку недель не выпадало дождей. Условия увлажнения, к которому ивы очень требовательны, оказались более благоприятными в горах, где растения получают конденсационную влагу, а толстый моховой покров лучше сохраняет влагу позднее растаявшего снега. Видимо, в некоторые годы ива в горах может получать преимущества по сравнению с сухими биотопами в долине, несмотря на более суровые климатические условия.

Влияние условий увлажнения специально исследовалось в эксперименте, проведенном в 1977 г. На прежней площадке, в долине р. Собь, было отобрано еще 10 растений. Кроме того, выделили новую площадку в сходном биотопе, но с достаточным увлажнением. При удалении в первых числах июля 100 % листвы ива, растущая на сухой площадке, к середине августа вновь продуцировала листья в количестве, составляющем 62,8 % от исходного (на влажной площадке — 71,3 %). Масса нового листа на сухой площадке составила 43,0 % от массы удаленных листьев, на влажной — 61,2 %. В результате ивы на площадке с недостаточным увлажнением создали листопродукцию, равную 27,0 % от снятой в начале сезона, а на влажной — 42,6 %.

Судя по результатам наших экспериментов, в случае раннего изъятия листвы растение в то же лето компенсирует часть потерь фотосинтезирующей поверхности. Однако она функционирует в течение значительно меньшего времени, и растение не может накопить достаточное количество запасных питательных веществ. Поэтому на следующий год сильно поврежденные растения не цветут и дают меньшую листовую массу в результате усыхания части годичных побегов и более старых ветвей. Уменьшается и вертикальный прирост, хотя и не так заметно. Гибели растений в течение трех лет не наблюдали. В случае отчуждения меньшей (до 50 %) листовой поверхности и при утрате листвы во второй половине вегетационного сезона растения в последующие годы меньше отстают от контроля. К третьему году такие растения полностью восстанавливаются. В неблагоприятных условиях растения хуже переносят повреждения, что в наибольшей степени сказывается на размерах репараций в текущем году и листопродукции следующего года. Как было показано ранее, на Приобском Севере все листогрызущие насекомые (члены ивовой консорции) потребляют в ивняках в среднем 10—12 % потенциального запаса корма. При таком уровне изъятия повреждения не должны вызывать ощутимых последствий у растений. При более высоком уровне изъятия у ивы уже может наблюдаться продукция новых облиственных побегов — признак, что растение ощущает утрату фотосинтезирующей поверхности. В природе для отдельных биотопов, наиболее благоприятных для насекомых, характерны

заметно более высокие уровни изъятия. Кусты, с которых удалено более 50 % листовой поверхности, встречались в 1971 г. на «Харпе» и в 1977 г.— на Полярном Урале. Поскольку такие сильные повреждения бывают не каждый год, то их последствия должны исчезать от одного подъема численности листогрызущих насекомых до другого.

Наиболее напряженные отношения складываются между продуцентами и консументами именно в ивовых консорциях из-за высокого уровня потребления листьев, но ива, по-видимому, достаточно устойчива к этим повреждениям. Во всяком случае, гибели ивовых кустов не приходилось наблюдать ни в эксперименте, ни в природе. Судя по литературе, береза менее устойчива к повреждениям. Однако в Приобской лесотундре у березы не наблюдается таких уровней изъятия фотосинтезирующей поверхности, какие бывают у ивы. Другие древесные растения повреждаются, как правило, еще меньше (см. табл. 3). Поэтому насекомых-филлофагов в биогеоценозах Приобского Севера нельзя считать вредителями. Это нормальные члены биогеоценозов, не разрушающие своей кормовой базы и не требующие специальных мер воздействия даже на участках, где сохранности листвы древесных растений может придаваться особое значение (оленьи пастбища, места рекреации и т. д.).

Явление «быстрая реакция» и возможность защиты растения от дальнейших повреждений

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 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, Edwards et al., 1984). Особенно подробно было изучено это явление на березе извилистой 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 массы (и, следовательно, плодовитости) имаго (Haukioja, Niemelä, 1977; Niemelä et al., 1979; Haukioja, 1982). Для одного вида было также отмечено статистически достоверное увеличение смертности (Haukioja, Niemelä, 1979). То же самое было продемонстрировано позднее для филлофагов ивы (Raupp, Denno, 1984), лиственницы (Niemelä, Ojala et. al., 1980) и других древесных растений.

Ввиду явной неблагоприятности 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 (Silkstone, 1987; Edwards, Wratten, 1983), не позволяя ему терять единицы своего объема — ветки. Другие преимущества, которые может получить растение,— отсеивание части филлофагов при этих переходах за счет падений и хищничества (Edwards, Wratten, 1983). Некоторые исследователи заходят еще дальше, полагая, что определенный уровень освоения листьев (60—70 %) вызывает такое накопление суммарной резистентности (Рафес, Соколов, 1984), что остальные 30—40 % листьев остаются нетронутыми. Однако наличие этой реакции (избегания филлофагами уже поврежденных листьев) в природе еще следует доказать.

Обратившись к литературе по средней полосе, мы столкнулись с тем, что несомненных доказательств избегания поврежденного листа почти нет и там, хотя само явление изучалось достаточно широко. (Одни авторы называют это явление антибиозом, другие — конкуренцией, третьи — репелленцией, мы будем в дальнейшем, вслед за П. М. Рафесом, использовать последний термин как наиболее точно отражающий суть явления). В качестве доказательств существования репелленции использовали, например, сильно скошенный ряд повреждений — много мелких и мало крупных (Edwards, Wratten, 1983); обратную корреляцию между поврежденностью отдельных деревьев (модельных ветвей) разными группами филлофагов (Рафес, Соколов, 1976, 1984) и другие доводы, прямого отношения к делу не имеющие. Ссылки на то, что совместные повреждения встречаются редко, не подкрепленные сравнением реального и теоретически ожидаемого числа совместных повреждений (Рафес, Соколов, 1976, 1984; Баранчиков, 1986), тоже нельзя использовать как доказательство существования явления избегания поврежденного листа.

В своем анализе мы исходим из того, что об избегании филлофагами уже поврежденных листьев можно говорить в том случае, когда число повторных повреждений листьев достоверно меньше того, что должно наблюдаться при независимом распределении филлофагов по листьям. Этот критерий используют и другие авторы (Putman, 1984; Faeth, 1985; Silkstone, 1987). Однако такой результат, если он будет получен, говорит еще не о репелленции, а только о том, что по каким-то причинам данные виды (или группы видов) не питаются на одних и тех же листьях. Обусловлено ли это репелленцией или разными

экологическими требованиями разных видов — еще предстоит выяснить. Мы уже знаем, насколько различными бывают требования видов к качеству корма и экологическим параметрам среды, заставляющие их осваивать разные типы побегов, разные участки кроны, разные биотопы. Иначе говоря, насекомые расходятся по разным веткам (или деревьям) по причинам, не имеющим отношения к репелленции, и их совместные повреждения встречаются поэтому реже, чем это ожидалось бы при равномерном распределении филлофагов. Следует предостеречь от рандомизации проб, которая иногда рекомендуется при подобных работах (Putman, 1984). Подсчитывая теоретически ожидаемое число совместных повреждений для такой усредненной пробы, мы исходим из неверного предположения, что филлофаги везде встречаются более или менее равномерно. Поэтому материал следует анализировать по отдельным веткам и теоретически ожидаемое число совместных повреждений для всей пробы получать путем суммирования результатов для отдельных веток. Рандомизированная проба не годится для анализа, так как она не может дать представления о вариабельности материала по отдельным веткам.

Еще один важный источник неоднородности материала — разное качество листьев на укороченных и удлиненных побегах одной ветки. При разном требовании видов к качеству корма это тоже путь их пространственного разобщения. Так, *Messa nana*, начинающая развитие довольно рано, использует поэтому в основном листву укороченных побегов. Поздний вид *Fenusa pusilla* предпочитает заселять дистальные части удлиненных побегов, поэтому на одном листе их повреждения практически не встречаются (DeClerck, Shorthouse, 1985). По этой же причине в наших пробах почти не встречаются вместе минирующие чешуекрылые Lyonetia, заселяющие в основном брахибласты, и Leucoptera, предпочитающие листья на верхушках ауксибластов. Поэтому мы предлагаем проводить анализ только на листьях, взятых с брахибластов, как материале одинакового кормового качества.

Ввиду создавшегося положения мы решили предпринять исследования самостоятельно. Провели их в Субарктике и в средней полосе, в 1987 г. (параллельно): в зоне лесотундры (Лабытнанги, участок 1) и в южной тайге (Свердловск, в лесопарке, в сосново-березовом лесу). В лесотундре работа проводилась на березе извилистой, в южной тайге — на березах повислой *B. pendula* и пушистой *B. pubescens*. Явление быстрой реакции существует у обоих видов и вызывает одинаковую реакцию филлофагов (Edwards, Wratten et al., 1984; Silkstone, 1987).

Анализ совместной встречаемости повреждений проводили в начале сезона, когда быстрая реакция проявляется наиболее отчетливо (Haukioja, Niemelä, 1979). Выбирали по одной ветке

на дереве в нижней части кроны, использовали 10 деревьев в Свердловске и 12 в Лабытнанги. Ветку маркировали, а расположение побегов и листьев зарисовывали. По определенной схеме вели записи, фиксируя присутствующих на листьях насекомых и их повреждения, а для грызущих насекомых и минеров — также число повреждений на листе и их примерную величину в баллах (Богачева, 1979в). Первый раз наблюдения провели вскоре после распускания листьев, затем повторили трижды с недельными перерывами. После этого в Свердловске были проведены еще две регистрации, в Лабытнанги — одна. Таким образом, за это время мы проследили судьбу каждого листа и довольно точно знали время нанесения всех повреждений и их принадлежность.

В местах наших наблюдений, весьма удаленных друг от друга, большинство групп филлофагов было общим. В первые недели сезона листву обгрызают пяденицы (в Лабытнанги — *O. autumnatra*, в Свердловске — два не определенных вида). Позднее появляются одиночные пилильщики Tenthredinidae, производящие почти такие же погрызы (повреждение типа 2, см. рис. 4). Еще два вида пилильщиков (повреждения типов 3, 4) появляются в середине лета. Многочисленными были повреждения, принадлежащие слоникам *Polydrusus* (тип 7). В Лабытнанги изредка встречались свертки *Pamphilius* (тип 6), в Свердловске не отмеченные. Зато здесь встречался ранний вид листовертки, производящий множественные погрызы всей листовой пластинки (в табл. 31 он будет фигурировать под номером 16, так как в низовьях Оби аналогичных повреждений не нашлось).

Сосущим филлофагом была преимущественно тля; значительно реже встречались цикадки и клопы семейств Miridae и Acanthosomatidae. Мин на листьях было немного. В Лабытнанги на всех 768 листьях зарегистрировано всего шесть мин (в августе), принадлежащих Lyonetiidae. В Свердловске мин тоже было немного. Большинство их принадлежало *Coleophora* sp., а в середине лета появились одиночные мины Agromyzidae (Римский-Корсаков, 1931). (Изменение поврежденности листьев в течение периода наблюдений было показано на рис. 6). Галлообразователи в обоих районах были единичными, и материал по этой группе филлофагов обсуждаться не может. Ни грызущие, ни сосущие насекомые не проявляют избегания листьев, поврежденных минерами (табл. 30). Взаимное избегание в Свердловске проявляется только у грызущих и сосущих филлофагов, на севере не наблюдается и этого.

Кто же в паре грызущие — сосущие филлофаги играет активную роль в этом избегании? Мы смогли это выяснить, проследив дальнейшую судьбу уже поврежденных листьев, выявив отношение к ним филлофагов каждой группы. Не приводя здесь таблиц, изложим только выводы. На севере ни грызущие, ни

Таблица 30

Сравнение теоретически ожидаемого и реального числа листьев березы с повреждениями различных групп филлофагов (1987 г.)

Дата	Общее кол-во листьев	Грызущие + сосущие	Грызущие + минеры	Сосущие + минеры
		Лабытнанги		
26.06	734	12,8/8	—/—	—/—
3.07	766	37,5/35	—/—	—/—
10.07	768	89,0/85	—/—	—/—
16.07	767	206,6/208	—/—	—/—
8.08	766	413,5/425	—/—	—/—
		Свердловск		
18.05	450	12,6/5*	2,7/6	7,3/9
26.05	402	22,5/14*	5,2/8	14,1/16
1.06	410	37,9/29	8,0/9	19,4/18
9.06	424	50,9/39	10,6/10	21,3/24
23.06	459	73,3/57*	13,6/13	23,0/26
20.07	453	94,2/76*	18,7/19	27,1/29

Примечание. Звездочкой обозначены достоверные различия ($p<0,05$); в числителе — теоретически ожидаемое число, в знаменателе — реальное.

Таблица 31

Сравнение реального и теоретически ожидаемого числа листьев березы, поврежденных разными видами грызущих филлофагов

Лабытнанги			Свердловск		
Тип повреждений	Теоретически ожидаемое	Реальное	Тип повреждений	Теоретически ожидаемое	Реальное
2+4	14,3	20	2+3	0,6	0
2+6	0,4	1	2+4	6,7	6
2+7	83,9	81	2+7	4,3	1
4+6	0,3	0	2+16	9,2	0*
4+7	99,0	99	3+4	0	0
6+7	1,7	1	3+7	0	0
			3+16	0	0
			4+7	0,8	1
			4+16	2,0	2
			7+16	1,4	1

Примечание. Звездочкой обозначено достоверное различие ($p<0,01$).

сосущие филлофаги не избегают листьев, поврежденных насекомыми другой группы. Повреждения насекомых той же группы, напротив, встречаются на поврежденных листьях в дальнейшем даже чаще, чем на неповрежденных (для сосущих различия достоверны: $p<0,01$). Видимо, насекомые предпочитают использовать для питания одни и те же листья, чем-то более благоприятные для них.

Таблица 32

Сравнение теоретически ожидаемой (в верхней правой половине) и реальной совместной встречаемости разных типов повреждений на листьях березы (Салехард, 25.08.1984 г.)

Тип повреждений	2	4	7	9	11	14
2	—	0,7	82,8	4,0	2,4	13,4
4	1	—	2,4	0,0	0,1	0,2
7	81	2	—	3,2	6,2	28,8
9	4	0	3	—	0,2	0,7
11	1	0	7	0	—	0,5
14	11	0	33	0	1	—

Иначе обстоит дело в средней полосе. Для грызущих филлофагов и здесь не выявлено избегания листьев, ранее поврежденных сосущими, но последние явно избегают питаться на погрызенных листьях. Обе группы в дальнейшем также меньше повреждают листья, уже пораженные ранее филлофагами своей группы (различия, правда, недостоверны). Вряд ли на этом основании можно говорить о репелленции, так как насекомые обеих групп предпочитают питаться на неповрежденных листьях уже освоенных побегов ($p<0,05$). Поскольку защитные вещества накапливаются не только в поврежденных, но и в соседних с ними листьях (Хаукиойа, 1980; Haukioja, Niemelä, 1977; Niemelä, et al., 1979; Wratten et al., 1984), то при проявлении репеллентного действия следовало бы ожидать избирательного питания филлофагов на еще не поврежденных побегах. Здесь же наблюдается другое: по мере роста удлиненных побегов филлофаги переходят на вновь развернувшиеся листья, оставаясь в пределах своего побега.

На нашем материале также был выполнен анализ совместной встречаемости разных типов повреждений грызущих филлофагов. И снова мы не обнаружили, чтобы одни виды (или группы) грызущих филлофагов избегали других на березах в лесотундровой зоне (табл. 31). Для Свердловска, однако, такой случай обнаруживается: листья, поврежденные в начале сезона листоверткой (тип 16), в дальнейшем не повреждаются чешуекрылыми и пилильщиками (тип 2).

Совместная встречаемость разных типов повреждений, принадлежащих грызущим и минирующим филлофагам, была проанализирована также на большом материале по березе извилистой, собранном в 1983—84 гг. (28 проб по 800—1500 листьев). Ни в одном случае не было найдено избегания филлофагами уже поврежденных листьев. Приведем здесь результаты анализа двух проб, в которых встречается сравнительно много минеров: в одном случае 5,4 % листьев березы были повреждены пилильщиком *Scolioneura* (табл. 32), в другом — 45,7 %

листьев чешуекрылым *Leucoptera* (табл. 33). Редкие варианты повреждений, составляющие 1—3 листа на пробу, из обеих проб исключены, так как для анализа методом χ^2 такие маленькие группы все равно нельзя использовать.

Минеры заслуживают особого обсуждения, потому что это группа, для которой в средней полосе наиболее часто находят избегание поврежденных листьев (Рафес, Соколов, 1984; Bultman, Faeth, 1985; Faeth, 1985; Stilling et al., 1987). Биологический смысл этого явления понятен: личинка большинства видов минеров должна завершить развитие в пределах одного листа. Если значительная часть листа будет съедена другим филлофагом или произойдет множественное заражение листа одним видом минера, то личинки могут погибнуть от голода. В последнем случае смертность увеличивается и за счет каннибализма. Есть также данные о раннем опадании сильно пораженных листьев. Поэтому у минеров вырабатываются механизмы, позволяющие опознавать поврежденный лист и избегать его, а возможность множественного заражения листа они уменьшают, отмечая лист после откладки яиц феромонными выделениями (Рафес, 1981; Quiring, McNeil, 1984). Все это приводит к тому, что мины реже встречаются на ранее поврежденном листе и по нескольку вместе, чем следовало бы ожидать при независимом их распределении. Другое дело, что не следует непременно приписывать это влиянию измененного химизма поврежденного листа.

В районе наших наблюдений в лесопарке Свердловска большинство мин на березе принадлежало *Coleophora* sp. Как и у лиственничной чехлоноски *Coleophora sibiricella* (Баранчиков, 1986), личинка этого вида уходит с листа после однократного его повреждения. Поскольку уровень поврежденности листьев в начале сезона очень невелик, это обычно дает ей возможность питаться на неповрежденном листе. Однако она, по-видимому, не различает поврежденные и неповрежденные листья и питается на новом месте независимо от этого. Поскольку далеко она не уходит, то для нее достаточно велика вероятность вернуться на лист, уже поврежденный ею самой (и такие случаи мы наблюдали).

В лесотундре на нашем стационарном участке 1 в 1987 г. минеров почти не было. Однако случаи довольно высокой численности минеров в низовьях Оби в другие годы наблюдались (см. табл. 32, 33). И *Scolioneura*, и *Leucoptera* — довольно поздние виды; во время откладки яиц, когда и осуществляется выбор листа, повреждения типа 2 на листьях уже присутствуют. Из таблиц видно, что минеры не избегают погрызенных ранее листьев. Повреждения других типов наносятся уже минированным листьям и обсуждаться в данном контексте не могут.

Наконец, в нашем распоряжении имеется материал, который позволил нам рассмотреть взаимоотношения грызущих и галло-

Таблица 33

Сравнение теоретически ожидаемой (в верхней правой половине) и реальной совместной встречаемости разных типов повреждений на листьях березы (участок 4, 17.08.1983 г.)

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

Примечание. Звездочками обозначены достоверные различия ($p<0,05$)

Таблица 34

Количество листьев ивы, поврежденных совместно грызущими филлофагами и галловым клещиком (участок 3, 1986 г.), шт.

№ биотопа	№ растения	Кол-во листьев	№ биотопа	№ растения	Кол-во листьев
I	1	45,5/45	I	5	75,7/79
I	3	34,5/38	II	5	190,1/196
I	4	58,6/67	IV	5	15,8/13

Примечание. Номера биотопов и растений взяты из табл. 12; в числителе — теоретически ожидаемое число, в знаменателе — реальное.

Таблица 35

Освоение листьев ивы филиколистной листогрызущими насекомыми в зависимости от их заселенности клещиком (участок 3, 1986 г.), %

порядковый № листа на побеге	Листья с галлами			Листья без галлов		
	I	II	III	I	II	III
1	35	65,7	5,1	306	44,1	5,5
2	87	69,0	7,1	254	72,4	8,5
3	82	82,9	9,5	259	81,1	13,1
4	66	97,0	15,3	265	86,8	18,0
5	16	100,0	8,9	306	90,8	25,0
6	3	—	—	213	89,2	27,3
7	0	—	—	176	93,2	28,3
8	0	—	—	100	83,0	23,3
9	0	—	—	50	74,0	19,1
10	0	—	—	27	51,9	7,9

Примечание. I — общее кол-во листьев, II — поврежденность, III — изъятие.

образующих филлофагов. Галлы на березе на севере встречаются очень редко, а вот ивы иногда бывают заметно поражены клещиком *Eriophyes tetanothrix* Nal., образующим мелкие галлы в виде бородавочек, обычно по нескольку на листе (Римский-Корсаков, 1931). В частности, это наблюдалось в 1986 г. на участке 3 на иве филиколистной. Мы проанализировали материал по тем растениям, где зараженность клещиком была довольно высокой (табл. 34). Результаты не позволяют выявить избегания листогрызущими насекомыми листьев, пораженных клещиком.

Как же филлофаги узнают о том, что лист уже поврежден? Предполагается участие в этом процессе тактильных, ольфакторных и особенно вкусовых рецепторов (Silkstone, 1987). Но последние вступят в дело только тогда, когда будет уже произведено повреждение листа. Поэтому о репелленции вернее судить, принимая в расчет не только наличие или отсутствие повреждений, но и их величину: филлофаг начал питание, но быстро его прекратил. Для грызущих филлофагов такой анализ возможен, хотя применяемый нами балльный метод оценки изъятой площади листа мог оказаться недостаточно точным для этих целей. Было подсчитано, что на листьях, поврежденных грызущими филлофагами (береза извилистая, участок 1, 1987 г.), при повторном повреждении было изъято еще 3,6 % площади; на листьях, поврежденных сосущими — 3,2; на неповрежденных — 2,1 % (различия достоверны). В Свердловске эти величины составляют 4,3; 10,5 и 11,8 (ввиду небольшого объема материала различия недостоверны). Таким образом, на севере лист, уже поврежденный грызущими филлофагами, не только повреждается в дальнейшем чаще, чем неповрежденный, но при этом изымается и бо́льшая его доля; в Свердловске проявляются противоположные тенденции.

Такой же анализ был проведен на иве филиколистной. Сравнивали величину погрызов на листьях, поврежденных и не поврежденных клещиком. Поскольку клещик (табл. 35) и грызущие филлофаги (см. рис. 15) предпочитают разные участки побега, то пришлось проводить этот анализ раздельно для разных категорий листьев на побеге. Поврежденность листьев, заселенных клещиком, для большинства их категорий даже несколько (недостоверно) выше, чем для интактных листьев. Изъятие, наоборот, несколько ниже на листьях, поврежденных клещиком (различия также недостоверны). Таким образом, и этот способ анализа не показывает нам наличия репеллентности у грызущих филлофагов к галлообразователям в условиях Субарктики.

Суммируя все сказанное, можно сделать следующее обобщение. В средней полосе на березе у насекомых-филлофагов грызущей и сосущей групп обнаружены определенные тенденции избегания уже поврежденных листьев. Сосущие насеко-

мые избегают любых ранее поврежденных листьев, а грызущие безразлично относятся к повреждениям сосущих, но погрызенные листья повреждают меньше. Кроме того, у таких листьев они изымают меньшую долю поверхности. То же самое для грызущих филлофагов берез было выявлено в Англии (Silkstone, 1987), автор применил для этой цели полевой эксперимент.

В то же время нельзя не отметить, что даже в средних широтах репелленция не имеет такого значения, какое ей приписывали некоторые авторы (Рафес, 1980, 1981). Не всегда поврежденные листья избегают вредители других групп. Так, грызущие и сосущие филлофаги повреждают листья, уже поврежденные до них ранними минерами, с той же частотой, что и неповрежденные листья. Не выявлено и избегания грызущими филлофагами пососанных листьев. Устранение конкуренции видов внутри одной группы (грызущие филлофаги) также не является общим правилом. Да и сами сдвиги в распределении насекомых из-за репелленции невелики. Недаром многие авторы, занимавшиеся этой проблемой, не выявили их (Fowler, Lawton, 1985; Bergelson et al., цит. по Silkstone, 1987). Вряд ли эти сдвиги могут иметь серьезное значение даже для перераспределения насекомых внутри кроны дерева. И уж совсем не наблюдается «накопления резистентности», которое обеспечивало бы сохранение 30—40 % листьев на дереве интактными (Рафес, 1980, 1981); уже к середине сезона на модельных ветвях было повреждено 71—95 % листьев.

На севере никаких тенденций избегания филлофагами поврежденных листьев не найдено — ни для разных групп филлофагов, ни для разных видов внутри одной группы. Напротив, проявляется тенденция к повторному использованию одних и тех же листьев, видимо, по каким-то качествам наиболее подходящих для филлофагов. Возможно, что освещенность листа, его положение в кроне, создающие для насекомых благоприятные условия при питании, на севере значительно важнее, чем ухудшение кормовых качеств листьев в результате повреждения, хотя существование такого ухудшения и вызываемые им у филлофагов неблагоприятные воздействия убедительно продемонстрированы в лаборатории.

Долговременная реакция растений на повреждение насекомыми-филлофагами

В предыдущем разделе речь шла о быстрой реакции растения на питание филлофагов, которая проявляется в течение дней и даже часов после нанесения повреждений листу. Неблагоприятные изменения, возникающие у филлофагов при питании ранее поврежденным листом (увеличение продолжительности развития, снижение плодовитости и жизнеспособности), относительно невелики. Существует второй вид индуцированной защитной

реакции растения — продуцирование листвы, высокоустойчивой к повреждениям, в годы после массовых повреждений филлофагами (Haukioja, 1982). Поскольку в данном случае речь идет не о нормальных, т. е. относительно небольших размерах изъятия, а о массированной атаке на дерево, проявляющийся эффект в этом случае также во много раз сильнее и изучен поэтому гораздо лучше.

Показано, что при выкармливании гусениц пяденицы *O. autumnata* на листьях березы извилистой, подвергнутой искусственной дефолиации в предыдущем году, продолжительность их развития увеличивается на 18 %, а средняя масса куколки снижается при этом на 25 %. Значительно увеличивается и смертность гусениц, особенно в самых ранних возрастах (Neuvonen, Haukioja, 1984). Только за счет снижения массы (а значит, плодовитости) особи и выживаемости гусениц общее число яиц, произведенных генерацией пяденицы в год после вспышки численности, снижается на 70—80 %. А за счет эффекта затягивания развития, что означает для гусениц увеличение риска гибели от хищников и паразитов, реальное снижение плодовитости в природе составляет не менее 90 % (Haukioja et al., 1985). Это и является основной причиной затухания вспышки массового размножения филлофага (Хаукиойа, 1980; Плешанов, 1981; Haukioja, Hakala, 1975; Haukioja, 1982) или, по крайней мере, одной из основных, так как в природе трудно разграничить действие измененного качества корма и изменение внутренних свойств самой популяции (Myers, Williams, 1984; Haukioja, Suomelä, Neuvonen, 1985). Во всяком случае, хищники, паразиты и болезни не являются самостоятельной причиной снижения численности фитофагов (Haukioja, Hakala, 1975).

O. autumnata на березе извилистой оказалась классическим, всесторонне изученным объектом, но неблагоприятные кормовые свойства листвы, проявляющиеся у дерева после значительной его дефолиации, были показаны и на других кормовых породах, при воздействии других видов филлофагов (Плешанов, 1981; Hard, 1976; Wallner, Walton, 1979; Werner, 1979; Williams, Myers, 1984). Было обнаружено, что степень неблагоприятности листвы для филлофагов зависит от степени и кратности предшествующей дефолиации (Werner, 1979). Продолжительность и глубина депрессивного состояния, в которое впадает дерево на следующий год после дефолиации, также определяется степенью дефолиации, ее кратностью, характером и сроками повреждений, условиями произрастания древостоев, биологическими особенностями дерева (Плешанов, 1981; Haukioja, Hakala, 1975; Haukioja, Niemelä, 1976). Было также показано, что неблагоприятное воздействие такой листвы прослеживается в течение нескольких лет, постепенно затухая, после чего становится возможным новый подъем численности филло-

фагов (Рафес, 1974; Haukioja, Hakala, 1975; Wallner, Walton, 1979; Tuomi et al., 1984). Продолжительность периода между массовыми размножениями филлофагов зависит, кроме того, еще и от их биологических особенностей (Haukioja, Hakala, 1975) и, очевидно, от любых других факторов, которые могут повлиять на ход возрастания их численности.

Какие же именно изменения в листве кормовых растений (результат предшествующей дефолиации дерева) являются причиной снижения численности филлофагов? Как правило, в качестве таковых называют увеличение содержания таннинов и фенолов в листьях (Haukioja, Hakala, 1975; Neuvonen, Haukioja, 1984; Tuomi et al., 1984), снижение количества азота (Neuvonen, Haukioja, 1984; Tuomi et al., 1984). Обсуждается вопрос, являются ли эти изменения химизма листа активной или пассивной (т. е. простым следствием измененного метаболизма растений) защитой от филлофагов (Haukioja, Niemelä, 1976; Tuomi et al., 1984; Haukioja, Suomelä, Neuvonen, 1985). Упоминается также задержка весеннего развертывания листвы у таких деревьев, что само по себе может быть неблагоприятным для филлофагов, особенно для ряда видов весеннего комплекса (Плешанов, 1981).

Наблюдаемые взаимоотношения между древесными растениями и филлофагами представляют из себя биоценотическую регуляцию численности филлофагов. Они происходят таким образом, что вызывают циклические колебания численности филлофагов. Наиболее характерно это явление для южной части лесной зоны, где фактором, вызывающим ослабление растений и соответственно резкий подъем численности филлофагов, является сильная засуха. Но вспышки численности филлофагов происходят по всей лесной зоне, вплоть до ее северной границы. Во всех таких случаях за вспышкой следует и резкое снижение численности филлофагов, наблюдающееся на фоне ухудшения качества корма. Поскольку массовые размножения листогрызущих насекомых наблюдаются и в некоторых районах Субарктики, то в таких местах возможна и осуществляется в действительности биоценотическая регуляция взаимоотношений филлофагов с их кормовыми растениями, хороший пример которой — вспышки численности *O. autumnata* в северной Фенноскандии.

В Приобской лесотундре за 19 лет работы нам не пришлось наблюдать массовых размножений листогрызущих насекомых. Высокие плотности их создаются только локально, в наиболее благоприятных биотопах. Может ли в таком случае осуществляться биоценотическая регуляция их взаимоотношений с кормовыми растениями? По-видимому, в таких биотопах она действительно имеет место. Из табл. 12 видно, что в биотопе I, где в 1984 г. поврежденность растений была наиболее высокой, на следующий год она резко упала. В остальных биотопах досто-

верного снижения величины изъятия не наблюдали. В дальнейшем происходит нарастание численности листогрызущих насекомых в этом биотопе (по-видимому, параллельно с изменением качества листвы). Этот процесс можно проследить и на отдельных растениях. В других биотопах изменения поврежденности отдельных растений в 1985—1987 гг. разнонаправленны. Процесс резкого снижения численности филлофагов после сильного повреждения ими растений и последующего постепенного восстановления очень напоминает классическую картину периодических циклов динамики численности растительноядных животных, вызываемых реакцией кормового растения на большие размеры отчуждаемой фотосинтезирующей поверхности (Haukioja, Hakala, 1975).

Если в данном случае мы действительно имеем дело с биоценотической регуляцией численности листогрызущих насекомых, то нельзя не заметить специфику этого явления, обусловленную суровыми климатическими условиями района наблюдений. Во-первых, из-за высокой мозаичности территории большие плотности насекомых наблюдаются (и соответственно биоценотическая регуляция осуществляется) только на небольших участках территории, благоприятных для насекомых. Во-вторых, этот случай не полностью соответствует классической теории Э. Хаукиойи и Т. Хакалы (1975) уже потому, что регулируется не численность филлофагов, а их динамическая плотность, так как осуществляется это в очень ограниченных пределах. Высокая же плотность филлофагов создается не столько благоприятностью свойств кормового растения, сколько благоприятностью самого биотопа для насекомых. В-третьих, интересно, что биоценотическая регуляция может осуществляться и при сравнительно низких величинах изъятия площади листьев (в нашем случае эта величина у отдельных растений не превышала 30 %).

Э. Хаукиойа и Т. Хакала (1975) считают, что высоким пикам численности фитофагов предшествуют неблагоприятные для растений погодные условия, в частности, на Севере — холодное лето (Niemelä, 1979). На самом деле происходит обратное. Холодное лето оказывается неблагоприятным не только для растений, но и для насекомых, численность которых после холодных вегетационных сезонов падает (как было показано в главе IV). Высокий уровень повреждений на следующее лето невозможен. Наоборот, он осуществляется после благоприятных для насекомых теплых вегетационных сезонов, несмотря на то, что они одновременно благоприятны и для растений (если только высокие температуры не связаны с малым количеством осадков).

Э. Хаукиойа и Т. Хакала (1975) считают, что вспышки численности растительноядных насекомых должны быть особенно заметны в районах с суровыми климатическими условиями. Они

являются характерной чертой Арктики, где растительность скудна, а климат суров. Мы, напротив, полагаем, что при продвижении далее на север массовые размножения растительноядных насекомых становятся все менее вероятными. Насекомые больше зависят от абиотических (климатических) факторов, чем их кормовые растения. Поэтому насекомые просто не выходят на такой уровень численности, при котором освоение листьев становится таким высоким, что вступает в действие биоценотическая регуляция их численности. По-видимому, уже в подзоне кустарниковых тундр биоценотическая регуляция взаимоотношений насекомых с их кормовыми растениями не может быть продемонстрирована даже в наиболее благоприятных биотопах.

Подытоживая все обсуждавшееся в настоящей главе, можно сделать следующее заключение. Обычные размеры изъятия площади листьев у древесных растений в Субарктике таковы, что проследить ухудшение состояния растений по каким-либо параметрам невозможно. В экспериментах, где осуществляется изъятие большой части фотосинтезирующей поверхности, удается показать и ее возобновление (в основном за счет появления новых облиственных побегов), и те же последствия ослабления растений, что наблюдаются в лесной зоне: снижение листопродукции, прироста и закладки генеративных побегов, усыхание части побегов и гибель растений. В тех районах Субарктики, где наблюдаются массовые размножения листогрызущих насекомых, показаны и все перечисленные выше последствия этих повреждений. Они в большой степени зависят от многих факторов: вида растения, его состояния в предыдущие годы, погодных условий предыдущих лет и текущего года, благоприятности биотопа, времени нанесения повреждений и т. д. Поэтому результаты, полученные однажды, трудно воспроизвести даже в эксперименте. Как специфика севера здесь обращает на себя внимание, пожалуй, только то, что репарации могут осуществляться растением уже при небольших (немногим более 10 %) размерах изъятия общей площади листьев на растении. Также при сравнительно небольших (около 30 %) размерах изъятия нами была показана и долговременная индуцированная защита у ивы филиколистной. Если подобное и возможно в лесной зоне, то только в самых неблагоприятных для растения местообитаниях. И если будет показано, что реагирование на небольшое изъятие характерно в Субарктике и для других видов растений, то не следует ли на этом основании говорить о напряженности отношений растений со средой в данном регионе? Этот вопрос нуждается в дальнейшей разработке.

Ухудшение качества листьев, вызываемое питанием филлофагов, не проходит бесследно и для них самих. У березы в лабораторных экспериментах наличие быстрой реакции обна-

руживалось в любом месте, где ее пытались искать — от зоны широколиственных лесов (Edwards, Wratten, 1983) до Субарктики (Haukioja, Niemelä, 1976). Вряд ли могут возникать сомнения в том, что увеличение количества фенолов в поврежденных листьях происходит и в Приобской лесотундре. Тем не менее, при работе в этом районе мы не обнаружили, чтобы филлофаги избегали питаться поврежденными ранее листьями. Напротив, на таких листьях они в дальнейшем питаются чаще и (судя по потребляемой площади) задерживаются более продолжительное время. Как же это объяснить?

Прежде всего следует сказать, что и в лабораторных условиях не всегда выявляется предпочтение насекомых к неповрежденным листьям. Отсутствие избегания поврежденных листьев было показано и для филлофагов березы (Hartley, Lawton, 1987), и ивы (Raupp, Denno, 1984). Другие авторы, правда, обнаруживают и предпочитание неповрежденных листьев в лабораторных экспериментах по питанию (Wratten et al., 1984), и избегание поврежденных листьев в природе (Silkstone, 1987).

Объясняя полученные ими результаты, Хартли и Лоутон (Hartley, Lawton, 1987) высказывают предположение, что избегание поврежденного листа вообще неадаптивно для филлофагов, так как варьирование количества фенолов в листьях, взятых с разных деревьев, намного перекрывает изменения, возникающие в листе после его повреждения. Применительно к северу мы предлагаем обсудить адаптивность избегания поврежденного листа и с другой точки зрения. Выгодно ли филлофагам избегать поврежденного, но благоприятного по экологическим параметрам листа? Известно, например, что питание поврежденным листом затягивает развитие гусениц *O. autumnata* всего на 5 % (Haukioja, Niemelä, 1977). С другой стороны, питание на освещенном листе, где температура тела насекомого в среднем на 3,5 °С превышает температуру окружающей среды (Grossmueller, Lederhouse, 1985), позволяет ему ускорить свое развитие на 17—27 % (Богачева, Кулакова, 1985). По-видимому, в условиях Субарктики выгодно продолжать питаться таким листом, что и наблюдается в действительности. Таким образом, химические изменения, возникающие в поврежденных листьях, не влияют на последующее повреждение листа и не вызывают перераспределение филлофагов в кроне дерева. Их распределение в кроне определяется преимущественно абиотическими факторами. Впрочем, вряд ли индуцированная защита в форме быстрой реакции может иметь серьезное значение в плане защиты листа от дальнейших повреждений и в лесной зоне.

Другое дело — сдвиги в химизме листьев, возникающие в результате их значительных повреждений в оставшейся листве, в листве возобновления или в листве, появляющейся на сле-

дующий год. При массовых размножениях филлофагов в Субарктике отмечен последующий спад их численности под влиянием неблагоприятных кормовых качеств листвы. На основной части территории Субарктики, где массовые размножения филлофагов невозможны из-за суровости климата, происходит (при локальных увеличениях поврежденности растений) та же биоценотическая регуляция, но уже не численности, а плотности населения в кронах растений. Она осуществляется там и тогда, где и когда снято ограничивающее действие температурного фактора: после благоприятных для филлофагов теплых вегетационных сезонов и в благоприятных для них биотопах. Поскольку явление биоценотической регуляции здесь строго локально, оно не охватывает всей популяции филлофага и не может оказать влияния на динамику его численности, вызывая внутрипопуляционные генетические перестройки, как это происходит в средних широтах. В настоящих арктических районах вряд ли возможен даже такой локальный эффект, осуществляющийся на ограниченной территории однородного биотопа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Завершая работу над книгой, мы задали себе вопрос: не будет ли читатель разочарован недостаточной широтой освещения проблем, на которые он мог бы рассчитывать по названию книги? В самом деле, здесь не затрагиваются вопросы соотношения различных систематических групп насекомых среди филлофагов Субарктики и участия различных зоогеографических элементов в формировании этого важного биогеоценотического звена. Почти не обсуждаются вопросы адаптаций насекомых-фитофагов к условиям севера. Настоящая монография никак не может заменить тех широких и ярких очерков биологии фитофагов разных экологических групп, их связей с разнообразными растениями, которые представили нам В. Ю. Фридолин (1936) и Ю. И. Чернов (1980).

Но мы и не претендовали на это. Мы ставили себе задачу на примере какой-то одной группы показать «масштабы деятельности растительноядных насекомых в условиях Заполярья» (Ю. И. Чернов, 1980. С. 172). В качестве этой группы мы выбрали насекомых, питающихся листьями деревьев и кустарников. Показано, что именно эти растения (а среди них — различные виды ив) — самые заселенные и повреждаемые в экосистемах Субарктики (глава III). Подробно рассмотрена изменчивость состава консорций во времени и в пространстве (главы IV—VI). И, наконец, в последней главе обсуждается реакция растений на деятельность насекомых-филлофагов и то влияние, которое они в свою очередь, могут оказывать на своих консументов.

Показывая высокую вариабельность состава сообществ насекомых и поврежденности растений во времени и в пространстве, мы рассчитывали найти ответ на вопрос о причинах этой изменчивости. Как соотносится здесь между собой химизм кормового растения и абиотические факторы? Исследования по химизму кормового растения и его влиянию на различные стороны жизнедеятельности насекомых — филлофагов очень популярны в последнее время, особенно за рубежом. Склонность к абсолютизации этого фактора заставляет исследователей искать проявления его действия и в Заполярье. Обнаруживая достоверные различия в химизме листьев (а найти их всегда можно), они обычно приписывают различия поврежденности, наблюдаемые в природе, именно этому фактору (Hodkinson, Hud-

ges, 1982; MacLean, Jensen, 1985). Не очень убедительными выглядят и попытки отождествить избирательность питания насекомых, наблюдаемую в лабораторных экспериментах, с реальной природной ситуацией, так как в природе экологические факторы могут оказаться более значимыми, чем химизм листьев.

Мы пытались (и надеемся, что нам это удалось) дать реальную оценку соотношения этих факторов в Субарктике, набросав для читателя картину пространственно-временной изменчивости повреждаемости растений. Основной вывод состоит в том, что нагрузка на растение увеличивается в том случае, когда ослаблено лимитирующее действие низких температур вегетационного сезона: в теплые годы (особенно в последовательном ряду теплых вегетационных сезонов); в биотопах, благоприятных для насекомых, в первую очередь, по температурным условиям; в тех частях кроны, где насекомым благоприятствуют температура и освещенность. Доминируют (и изымают основную долю листвы) в консорциях также виды, которые в наименьшей степени находятся в зависимости от температуры вегетационного сезона. Биоценотическая регуляция численности филлофагов еще наблюдается в самой южной части зоны; дальше к северу возможна только регуляция локальной плотности филлофагов, которая осуществляется на очень ограниченной территории в самых благоприятных биотопах. В целом для Субарктики характерно постоянное лимитирующее действие низких температур, которое держит популяции филлофагов на низком уровне, недостаточном для проявления механизмов биоценотической регуляции.

Ведущая роль абиотических факторов может быть показана и иначе. Выбирая кормовой объект, филлофаг, конечно, ориентируется при этом и на химизм кормового растения. Но только очень заметные различия химизма могут определить его выбор. Это разная систематическая принадлежность растений и разница между старой и молодой листвой (в последнем случае химизм — не единственный критерий выбора). Если насекомые и замечают более тонкие различия химизма, то не они являются решающими в выборе объектов питания. Полученные нами данные не дают оснований утверждать, что насекомые избирательно повреждают мужские растения ивы из-за их меньшей защищенности. Индивидуальная изменчивость поврежденности растений внутри биотопа невелика. Нет доказательств того, что насекомые различают поврежденный и неповрежденный лист и избегают поврежденного. Похоже, что остальные критерии, по которым происходит выбор листа,— экологические. Насекомые предпочитают повреждать растения в наиболее благоприятных биотопах, а внутри кроны — в тех ее частях, где для них складываются наиболее благоприятные условия. Большое значение имеет освещенность как фактор,

позволяющий использовать для повышения температуры тела солнечную радиацию.

На основании всего сказанного можно сделать вывод, что пространственная изменчивость состава консорций и поврежденности растений определяется в основном абиотическими факторами. Субарктике и так присуща высокая мозаичность растительных сообществ, но и в однородном растительном сообществе незначительные, казалось бы, изменения рельефа могут оказаться решающими для насекомых. Временная изменчивость состава консорций определяется как изменением кормовых свойств листьев (сезонная), так и изменением погодных, т. е. абиотических, факторов (разногодичная). Чрезвычайно высокая пространственная и временная изменчивость сообществ насекомых, их численности заставляют нас рекомендовать использовать в Субарктике многолетние стационарные исследования, чтобы создать целостную картину, которая может оказаться очень различной в разных местах и в разные годы. Пространственную изменчивость никогда не следует упускать из вида даже при работе на небольшой и однородной площадке (в главах II и VII мы указали некоторые методические приемы, позволяющие устранять ее влияние при решении тех или иных конкретных задач).

Вторая проблема, которая стояла перед нами,— выяснение специфичности взаимоотношений фитофагов с кормовыми растениями в Субарктике по сравнению с лесными биогеоценозами средней полосы. Нам представляется, что лесотундра — переходная зона от типичных лесных сообществ насекомых и их взаимоотношений с растениями к настоящим арктическим. Во многих отношениях она сходна с лесной зоной. В консорциях растений (как древесных, так и травянистых) доминируют широко распространенные виды, заселяющие лесную зону и в Субарктике имеющие северную границу своего ареала. Один только листоед *Phyllodecta polaris* — настоящий северянин, но он и доминирует в более суровых биотопах — на плакорных и горных тундровых участках. В лесотундре сохраняется еще много узкоспециализированных в трофическом отношении форм — олигофагов и монофагов. Большие систематические подразделения насекомых (отряды, семейства), конечно, доходят до Субарктики в заметно обедненном виде, но еще пропорционально сохраняют в своем составе виды с разной широтой трофических связей. Преобладающие в консорциях виды филлофагов — ранневесенние, строго моновольтинные. Они и изымают основную долю отчуждаемой площади листьев. Но и в лесной зоне это одна из наиболее успешных жизненных стратегий. Ранневесенние виды и здесь достигают высокой численности и часто дают вспышки массовых размножений. По всем этим признакам консорции древесных растений в лесотундре резко отличаются от тундры, где господствуют боре-

альные и арктические виды-полифаги, способные зимовать практически на любой стадии, продолжая развитие на следующий год.

Те временные и пространственные различия, причиной которых являются различия в химизме листа, также не имеют в Субарктике никакой специфики по сравнению с лесной зоной. Это сезонные различия консорций древесных растений и различия в освоении листьев разного возраста. Наконец, при изъятии большой доли площади листьев у растений наблюдаются те же последствия повреждений и те же механизмы репарации фотосинтезирующей поверхности, что и у деревьев в лесной зоне.

Во взаимоотношениях насекомое — растение на севере есть ряд таких особенностей, которые коренным образом не отличаются от наблюдаемых в лесных сообществах, но модифицируются суровыми климатическими условиями. Модели распределения насекомых в кроне в лесной зоне бывают самыми разными в зависимости от условий, создающихся в разных частях кроны, и от биологии доминирующих видов филлофагов. В Субарктике это более однозначно определяется температурой, поэтому в большей степени осваиваются южная и западная стороны кроны, нижний ее высотный уровень и (из-за лучшей освещенности) уровень 1,0—2,0 м. В более высоких частях кроны освоенность листьев заметно снижается. Из-за лучшей освещенности повреждения концентрируются во внешней части кроны. При малых различиях в химизме листа филлофаги производят выбор между листьями (и растениями), ориентируясь в основном на экологические параметры, в первую очередь, опять-таки на температуру. Поэтому в однородных биотопах поврежденность растений различается мало, а внутри кроны одного растения насекомые не избегают поврежденных листьев.

Все, о чем мы говорили до сих пор, позволяет нам считать лесотундру еще лесной зоной. Но есть и особенности, которые сближают ее с настоящими арктическими сообществами. Это, во-первых, меньшая поврежденность растений. И в настоящих тундрах, и в лесотундре растительность наиболее сильно осваивается в интразональных, а не в типичных для зоны растительных сообществах. В лесотундре уровень изъятия площади листьев может достигать величин, обычных для лесных сообществ средней полосы, но в плакорных тундровых сообществах для тех же видов растений он составляет всего около 2%. Таков же уровень изъятия для ив в интразональных сообществах на границе подзон кустарниковых и типичных тундр, а еще дальше к северу (на северном пределе своего распространения) растения вообще практически не повреждаются насекомыми. Очень велика в лесотундре биотопическая изменчивость освоения растений, что опять-таки должно сближать эти экосистемы с настоящими арктическими. Разногодичная изменчи-

вость состава консорций и поврежденности растений в Субарктике определяется в основном прямым воздействием абиотических факторов на насекомых, тогда как в лесной зоне большое значение имеют опосредованные воздействия погодных факторов через кормовые растения. Они обусловливают циклические колебания численности фитофагов, которые для Субарктики в целом не характерны из-за низкой плотности их популяций.

Наконец, есть одна особенность, которая в широтном плане может быть продемонстрирована, наверное, только в лесотундре. На иве филиколистной мы показали, что и возобновление листвы, и «долговременная реакция» могут осуществляться в природе при очень небольших размерах изъятия фотосинтезирующей поверхности. С одной стороны, в лесотундре, по-видимому, уже складываются напряженные отношения растений со средой, с другой — здесь еще возможны достаточно плотные популяции филлофагов. К югу от Субарктики можно было бы ожидать этого только в самых неблагоприятных для растений местообитаниях.

В связи со сказанным, вопрос о последствиях повреждений филлофагами для растений Субарктики вызывает особый интерес. Однако наиболее повреждаемое растение (ива) хорошо переносит отчуждение большой доли площади листьев. Гибели растения не наблюдается даже при полном удалении листьев (чего в природе, как правило, не бывает), а сильно поврежденное восстанавливается в периоды между подъемами численности филлофагов. Береза, страдающая при повреждениях больше, чем ива, повреждается в природе обычно меньше ее. Массовые вспышки численности *O. autumnata* на березе извилистой возможны только в крайних юго-западных районах нашей Субарктики (с относительно мягкой зимой).

Интенсивное хозяйственное освоение Арктики и Субарктики, происходящее в настоящее время, может — по аналогии с умеренной зоной — поставить вопрос о возможности опасного увеличения численности филлофагов на антропогенно нарушенных территориях. Думается, что в Субарктике это невозможно, поскольку численность популяций филлофагов удерживается там на низком уровне климатическими факторами, а не резистентностью растений. Необходимы, однако, специальные исследования, чтобы экспериментально подтвердить это предположение. Может встать вопрос и о повреждаемости филлофагами зеленых насаждений в северных городах. Иногда приходится идеть, что поврежденность древесно-кустарниковых пород здесь во много раз выше, чем в естественных биоценозах в окрестностях города. Это также требует изучения последствий этих необычно высоких повреждений для растений, поиска факторов, которые помогают филлофагам поддерживать здесь такую высокую плотность.

Задуманная как итог определенного этапа исследований по

взаимоотношениях насекомых и растений в Субарктике, настоящая работа, коиечно, не может претендовать на завершение этой темы. Многие явления изложены здесь чисто феноменологически. Механизмы наблюдаемых изменений остались нам неизвестными. Некоторые наши предположения (например, вопрос о доминировании экологической благоприятности над химизмом листа при выборе его насекомым) требуют еще прямого экспериментального подтверждения. Эти работы сейчас только начаты. Интересной кажется нам попытка оценить адаптивность выбора кормового объекта, производимого филлофагом, с точки зрения снижения эиергетических затрат на развитие особи и поддержание численности вида.

Говоря о значении питания филлофагов для кормового растения, мы совсем оставили в стороне вопрос о их воздействии на весь биогеоценоз. Известно, что это воздействие многогранно, а суммарный положительный эффект может компенсировать ущерб, наносимый филлофагами кормовому растению (Воронцов и др., 1967; Иерусалимов, 1967). Можно только предположить, что из-за малого изъятия площади листьев, меньшей ярусности и плотности древостоев эффект осветления в субарктических экосистемах не должен иметь того значения, какое он имеет в лесных биогеоценозах средних широт. Такие исследования в Субарктике — дело будущего.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамчик М. Н. Отавиость у иекоторых кормовых растений иа тундровых пастбищах // Тр. НИИ Полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Л., 1939. Вып. 4. С. 89—131.

Аммосов Ю. Н. Особеииости трофических связей деидро- и тамиофильных иасекомых Южиой Якутии // Фауиистические ресурсы Якутии. Якутск, 1974. С. 114—119.

Аммосов Ю. Н. Чешуекрылые — потребители листьев деревьев, кустариков и кустаричков Цеитральиой и Южиой Якутии // Фауиа и экология иасекомых Якутии. Якутск, 1972. С. 5—51.

Аидреяшкина Н. И., Игошева Н. И. Реакция иекоторых растеиий лесотуидры иа удалеиие фотосинтезирующих оргаиов // Биоценотическая роль коисумеитов. Свердловск, 1979. С. 32—38.

Апостолов Л. Г. Некоторые вопросы взаимосвязей иасекомых с кормовыми древесиыми растеииями // Вопросы степиого лесоведеиия и охраиы природы. Диепропетровск, 1976. С. 131—138.

Апостолов Л. Г., Барсов В. А. Насекомые — вредители крои лесов Присамарья и меры борьбы с ними // Тр. комплексиой экспедиции Диепропетровского уи-та. 1977. Вып. 8. С. 108—115.

Арефьев Ю. Ф. К методике отбора плюсовых по эитоморезистентиости древесиых растеиий // Тезисы докладов VII Всесоюз. совещ. по иммуиитету сельскохозяйственных растеиий, болезиям и вредителям. Новосибирск, 1981. С. 402—403.

Ариольди Л. В. Краткие методические указания по изучеиию коисортивиых связей иасекомых при биокомплексиых исследоваииях // Программио-методические записки по биокомплексиому и геоботаиическому изучеиию степей и пустыиь Цеитральиого Казахстана. М.; Л., 1960. С. 9—14.

Бараичиков Ю. Н. Точечное освоение кормового ресурса гусеиицами листвеииичиой чехлоиоски: следствие аитибиоза дерева или поведеическая преадаптация? // Растительноядиые животные в биогеоцеиозах суши. М., 1986. С. 45—48.

Баранчиков Ю. Н. Трофическая специализация чешуекрылых. Краснояск: Кн. изд-во, 1987. 215 с.

Бараичиков Ю. Н. Экологическая неоднородиость побегов древесиых астеиий и уровеиь их освоеиия насекомыми-филлофагами // Роль взаимоотиошеиий растеиие — иасекомое в дииамике числеииости лесиых вредителей. Красиоярск, 1983. С. 49—72.

Белов А. Н. Некоторые особеииости повреждеиия листьев дуба гусеиицами иепариого шелкопряда // Роль иауки в создаиии лесов будущего: Тез. докл. Всесоюз. коиф. Л., 1981. С. 154—155.

Богачева И. А. Исследоваиие влияиия различиых факторов иа дииамику числеииости растительноядиых иасекомых Субарктики // Регуляция числеииости и плотиости популяций животиых Субарктики. Свердловск, 1986а. С. 10—25.

Богачева И. А. Листогрызущие иасекомые ив Приобской лесотуидры и их роль в биогеоцеиозе: Автореф. дис. ... каид. биол. иаук. Свердловск, 1975. 24 с.

Богачева И. А. О иекоторых иидексах биоценотического сходства и зозможиости их примеиеиия // Примеиеиие количествеиных методов в эколоии. Свердловск, 1979а. С. 37—45.

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

Богачева И. А. Реакция ивы *Salix lanata* на изъятие фотосинтезирующей поверхности и роль листогрызущих насекомых в туидровых биогеоценозах // Биоценотическая роль консументов. Свердловск, 1979б. С. 39—51.

Богачева И. А. Сезонная динамика использования фитомассы лиственных пород Субарктики // Растительноядные животные в биогеоценозах суши. М., 1986б. С. 51—54.

Богачева И. А. Сезонные различия роста и энергетики питания личинок северных видов листогрызущих насекомых // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 99—108.

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

Богачева И. А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми // Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979в. С. 110—116.

Богачева И. А. Ущерб, наносимый лиственным породам Приобского Севера насекомыми-деидрофагами // Динамика численности и роль насекомых в биогеоценозах Урала. Свердловск, 1983. С. 11—13.

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

Богачева И. А., Кулакова Л. В. Основные характеристики роста и энергетики питания листогрызущих насекомых Севера при разных температурах // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 86—98.

Богачева И. А., Ольшванг В. Н. О проникновении некоторых южных видов насекомых в лесотуидру // Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск, 1978. С. 16—18.

Богачева И. А., Рыжановский В. Н. Воздействие воробьиных птиц на личинок пилильщиков в туидрах // Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 1. М., 1974. С. 259—260.

Вахтина Т. В. Динамика урожайности и использование листьев некоторых кормовых кустарников туидры в олене водстве // Проблемы Севера. М.; Л., 1964. Вып. 8. С. 290—296.

Вержуцкий Б. Н., Докийчук Т. А., Животова М. М. Биохимические изменения в хвое лиственничного подроста, повреждённого пилильщиком *Pristiphora wesmaeli* (Tischb.), и значение этих изменений для хвоегрызущих насекомых // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1971. № 10, вып. 2. С. 88—93.

Вороицов А. И., Голосова М. А., Мозолевская Е. Г. Критерии для обоснования химических мер борьбы с листогрызущими насекомыми // Вопросы лесозащиты. М., 1966. С. 3—10.

Вороицов А. И., Иерусалимов Е. Н., Мозолевская Е. Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе // Журн. общ. биологии. 1967. Т. 28, № 2. С. 172—187.

Воронцов А. И., Семевский Ф. Н. Некоторые вопросы колебания численности лесных насекомых // Вопросы лесозащиты. М., 1963. Т. 2. С. 18—22.

Галасьева Т. В. Уровень потребления корма у насекомых-филлофагов в лиственных насаждениях заповедников // Растительноядные животные в биогеоценозах суши. М., 1986. С. 54—58.

Гиляров М. С. Роль почвенных животных в круговороте веществ в биогеоценозах // Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценологических стационаров. Л., 1971. Ч. 1. С. 23—27.

Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара «Харп» // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 49—60.

Гримальский В. И. О влиянии засух на массовое размножение хвоегрызущих вредителей сосны // Экология, 1977. № 2. С. 94—96.

Гусев В. И. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников. М.: Лес. пром-сть, 1984. 472 с.

Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике птицы. Свердловск, 1966. Т. 2. 136 с.

Депешко И. Т. Химический состав листьев местной шелковицы, дуба и ивы в зависимости от места произрастания // Труды Украинской опытной станции шелководства. Киев, 1959. Т. 4. С. 151—163.

Дмитриенко В. К. Сезонное освоение фитофагами листьев в лесах Нижнего Приангарья // Исследование экологии таежных животных. Красноярск, 1976. С. 107—126.

Дылис Н. В., Носова Л. М. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М.: Наука, 1977. 143 с.

Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.

Злотин Р. И., Ходашева К. С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота // Проблемы биогеоценологии. М., 1973. С. 105—117.

Иерусалимов Е. Н. Влияние объедания верхнего полога листогрызущими насекомыми на некоторые элементы лесного биоценоза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Моск. лесотехн. ин-т, 1967. 18 с.

Иерусалимов Е. Н. Определение интенсивности повреждения листвы деревьев насекомыми в окрестностях стационара Буон-Лой // Фауна и экология животных Вьетнама. М., 1983. С. 170—178.

Иерусалимов Е. Н. О содержании крахмала и жиров в повреждавшихся сосновым шелкопрядом деревьях сосны обыкновенной // Вопросы защиты леса. М., 1974. Вып. 65. С. 181—186.

Исаев А. С., Баранчиков Ю. Н., Малютина В. С. Экологическая основа мониторинга популяций лиственничной почковой галлицы в лесосеменных хозяйствах Южной Сибири // Система мониторинга в защите леса: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Красноярск, 1985. С. 89—90.

Кожанчиков И. В. Значение возрастных изменений листьев дуба в питании гусениц *Antheraea pernyi* Guer. (Insecta, Attacidae) // Докл. АН СССР. 1947. Т. 57. № 1. С. 85—88.

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

Кожанчиков И. В. Об условиях смены кормовых растений у дендрофильных насекомых // Зоол. журн. 1941. Т. 20, № 3. С. 382—397.

Кожанчиков И. В. Пищевая специализация и ее значение в жизни насекомых // Энтомол. обозр. 1951. Вып. 3—4. С. 323—335.

Кондаков Ю. П. Хвое- и листогрызущие насекомые — вредители лесов бассейна оз. Байкал // Фауна лесов бассейна оз. Байкал. Новосибирск, 1979. С. 5—43.

Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материалов по чешуекрылым) // Тр. ЗИН АН СССР. М.; Л., 1938. Т. 5, вып. 1. 85 с.

Кузнецова М. С. Антэкология некоторых основных компонентов ракомитриевой тундры Полярного Урала // Уч. зап. Перм. гос. ун-та. 1970. № 206. С. 47—57.

Кутенкова Н. Н. Чешуекрылые (Lepidoptera), обитающие на березах в заповеднике «Кивач» (Южная Карелия) // Энтомол. обозр. 1986. Т. 65, № 3. С. 489—502.

Маиаков К. Н. Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах Кольского полуострова. Л.: Наука, 1972. 148 с.

Медведев Л. Н., Каландадзе Н. И. Опыт учета потребления листвы березы фитофагами // Лесоведение. 1972. № 1. С. 67—70.

Медведев Л. Н., Черюов Ю. И. Новый вид листоеда рода Chry-

somela (Coleoptera, Chrysomelidae) — важный компонент биоценозов Таймыра // Зоол. журн. 1969. Т. 48. вып. 4. С. 532—537.

Мозолевская Е. Г., Марушина Н. Г. Влияние лунки серебристой на состояние и прирост дуба // Лесной журн. 1976. № 3. С. 10—15.

Моисеенко Ф. П., Кожевников А. М. Потери прироста в сосняках, поврежденных пилильщиками // Леси. хоз-во. 1963. № 9. С. 8—11.

Наумов Р. В. Влияние климатических факторов на протекание массовых вспышек листогрызущих вредителей леса в Ульяновской области // Уч. зап. Ульян. гос. пед. ин-та. 1958. Т. 11. №. 2. С. 108—123.

Николаева Н. В. Соотношение факторов динамики численности северных популяций кровососущих комаров // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 26—54.

Носова Л. М., Фомичева Л. И. Консортивные связи лещины с Hemiptera в лесах Подмосковья // Фауна и экология беспозвоночных. М., 1979. С. 117—123.

Носова Л. М., Фомичева Л. И., Золотокрылина А. Н. Структура консорций *Corylus avellana* в лесных биоценозах Подмосковья // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. 1976. Т. 150. С 39—42

Носова Л. М., Фомичева Л. И., Шапеченкова В. А. Комплексы насекомых и особенности взаимодействия фитофагов с растениями в сосновых культурах // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. № 5. С. 687—701.

Ольшванг В. Н. К оценке влияния метеорологических факторов на динамику численности и биомассы членистоногих Южного Ямала // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 3—9.

Ольшванг В. Н. Насекомые Полярного Урала и Приобской лесотундры // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 3—37.

Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. Т. 4. Ч. 1. 710 с.; 1981. Ч. 2. 787 с.

Паифилов Д. В. Географическое распространение функционально-биоценотических групп насекомых на территории СССР // Зональные особенности населения наземных позвоночных животных. М., 1966. С. 39—51.

Петренко Е. С., Дряных Н. М. Освоение насекомыми-филлофагами кормовых объектов в лесных биогеоценозах // Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск, 1981. С. 83—86.

Петренко Е. С., Дрянных Н. М. Биоценотические закономерности использования кормовой базы насекомыми-филлофагами в лесах Нижнего Приангарья // Экология питания лесных животных. Новосибирск, 1978. С. 76—88.

Петренко Е. С., Корсакова Т. И., Дряных П. М. Характеристика процесса сезонного освоения листового аппарата древесных растений комплексом насекомых // Математический анализ компонентов лесных биогеоценозов. Новосибирск, 1979. С. 45—55.

Петренко Е. С., Петренко Н. М. Использование кормовой базы насекомыми-филлофагами как важный показатель консортивных связей в лесном биогеоценозе // Роль взаимоотношений растение—насекомое в динамике численности лесных вредителей. Иркутск, 1981. С. 37—39.

Петрова В. П., Березовская Н. М. Динамика флавоноидов, растворимых углеводов и общего азота в листьях дуба при повреждении дубовой листовой филлоксерой // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38, № 1. С. 141—145.

Плешанов А. С. Эколого-физиологические аспекты устойчивости лиственницы к насекомым-дефолиантам // Роль взаимоотношений растение — насекомое в динамике численности популяций лесных вредителей. Иркутск, 1981. С. 40—41.

Положенцев П. А. Роль насекомых в отмирании дубрав // Природные ресурсы Воронежской области и их охрана. Воронеж, 1974. С. 81—83.

Положенцев П. А., Ханисламов М. Г. История и перспективы изучения зависимости градаций насекомых от физиологического состояния

деревьев // Тезисы докладов конференции по вопросам массового размножения вредителей леса. Уфа, 1962. С. 57—59.

Программа и методика биогеоценологических исследований / Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М.: Наука, 1966. 332 с.

Радкевич В. А. Экология листогрызущих насекомых. Зависимость развития от физиологического состояния растений. Минск: Наука и техника, 1980. 239 с.

Рафес П. М. Биогеоценологические исследования растительноядных лесных насекомых. М.: Наука, 1980. 167 с.

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

Рафес П. М. Исследование динамики популяций конкурирующих видов листогрызущих вредителей березы // Докл. АН СССР. 1974. Т. 214, № 6. С. 1431—1433.

Рафес П. М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе // Защита леса от вредных насекомых. М., 1964. С. 3—57.

Рафес П. М. О взаимодействии между листогрызущими насекомыми и кормовым растением // Докл. АН СССР. 1972. Т. 207, № 2. С. 491—494.

Рафес П. М. Принципы определения ущерба, наносимого насекомыми лесу // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 38. С. 154—171.

Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968. 233 с.

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.

Рафес П. М., Соколов В. К. Взаимодействие фоновых вредителей листвы с кормовым деревом // Исследование биоценозов лесостепи Зауралья. Свердловск, 1984. С. 85—89.

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

Римский-Корсаков М. Н. Определитель повреждений деревьев и кустарников. М.; Л.: Учпедгиз, 1931. 131 с.

Рудиев Д. Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса // Зоол. журн. 1962. Т. 41, № 3. С. 313—329.

Стадницкий Г. В. Вспышки массового размножения насекомых и прирост насаждений // Дендроклиматические исследования в СССР. Архангельск, 1978. С. 150—151.

Стебаев И. В., Гукасян А. Б. Прямокрылые насекомые (Tettigonioi oidea и Acrididae) как стимуляторы микробиологических процессов распада и минерализации растительной массы в луговых степях Западной Сибири // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 2. С. 216—221.

Стрельников И. Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых // Там же. 1940. Т. 19, № 3. С. 387—406.

Строганова В. К. Ландшафтно-биотопическое распределение пилильщиков в горных лесах Западной Сибири // Фауна и экология растительноядных и хищных насекомых Сибири. Новосибирск, 1980. С. 228—243.

Строганова В. К. Особенности формирования сообществ пилильщиков в горных лесах Алтая // Фауна и экология членистоногих Сибири. Там же. 1981. С. 99—102.

Танский В. И. Оценка роли кормового режима в динамике численности насекомых с точки зрения общей теории системы // Журн. общ. биологии. 975. Т. 36, № 5. С. 66—74.

Тихомиров Б. А., Кищинский А. А. Общие аспекты изучения биогеоценозов тундры и лесотундры // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., 1972. С. 5—18.

Турчинская И. А. Влияние объедания листьев непарным шелкопрядом и другими листогрызущими вредителями на рост дуба // Зоол. журн. 1963. Т. 42. вып. 2. С. 248—255.

Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин. Л., 1936. 295 с. (Тр. Кольской базы им. Кирова; Вып. 3).

Хаукиойа Э. Влияние зимних температур на вспышки размножения *Oporinia autumnata* (Lepidoptera, Geometridae) // Адаптация животных к зимним условиям. М., 1980. С. 126—132.

Чернов Ю. И. Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр Западного Таймыра и их роль в опылении растений // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978а. С. 264—290.

Чернов Ю. И. Жизнь тундры. М.: Мысль, 1980. 236 с.

Черпов Ю. И. Комплекс синантропных двукрылых в тундровой зоне СССР // Энтомол. обозр. 1965. Т. 44, вып. 1. С. 72—83.

Чернов Ю. И. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР // Зональные особенности населения наземных животных. М., 1966. С. 52—91.

Черпов Ю. И. Принципы и методы биогеоценологического изучения беспозвоночных тундровой зоны // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., 1972. С. 96—113.

Черпов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978б. 167 с.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообщества на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Шамурин В. Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л., 1966. С. 5—125.

Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Млекопитающие. Свердловск. Сред.-Урал. кн. изд-во, 1963. Т. 1. 130 с.

Шварц С. С., Данилов Н. Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33, № 6. С. 648—656.

Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Земноводные. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1971. Т. 3. 60 с.

Шиятов С. Г. Климат стационара «Харп» // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 9—12.

Штакельберг А. А. Фауна двукрылых восточного сектора арктической Сибири и ее происхождение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1944. № 5. С. 260—270.

Щербакова Л. Н. Роль хермесов в ослаблении подроста ели при постепенных рубках в Ленинградской области // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 178—180.

Baldwin T. J., Schultz J. C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants // Science, 1983. V. 221, 4607. P. 277—279.

Baltensweiler W. Insect population dynamics // XYI IUFRO World Congr. Norway, 1976. Proc. Div. 2, Vienna, 1976. P. 381—394.

Böcher J. Population studies on Nysius groenlandicus (Zett) (Heteroptera: Lygaeidae) in Greenland with particular reference to climatic factors, especially the snowcover // Ved. Medd. Dan. Naturhist. Foren. 1976. N 139. P. 61—89.

Bray J. R. Measurements of leaf utilisation as an index of minimum level of primary consumption // Oiryos. 1961. V. 12, N 1. P. 70—74.

Bray J. R. Primary consumption in three forest canopies // Ecology. 1964. V. 45, N 1. P. 165—167.

Bultman T. L., Faeth S. H. Patterns of intra — and inter — specific assotiation in leaf — mining insects on three oak host species // Ecol. Entomol. 1985. V. 10, N 2. P. 121—129.

Carroll D. P., Luck R. F. Within — tree distribution of California red scale, *Aonidiella aurantii* (Maskell) (Homoptera: Diapsididae) and its parasitoid *Comperiella bifasciata* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) on orange trees in the San Joaquin valley // Environ. Entomol. 1984. V. 13, N 1. P. 179—183.

Cates R. J. Feeding pattern of monophagous, oligophagous and polyphagous insects herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry // Oecologia. 1980. V. 46, N 1. P. 22—31.

Chapin F. S., Bryant J. P., Fox J. F. Lack of induced chemical defence in juvenile Alaskan woody plants in response to simulated browsing // Oecologia. 1985. V. 67, N 4. P. 457—459.

Chapin F. S., McKendreck J. D., Johnson D. A. Seasonal changes in carbon fractions in Alaskan tundra plants of different growth form: implications for herbivory // J. Ecology. 1986. V. 74, N 3. P. 707—731.

Churchill G. B., John H. H., Duneon D. P., Hodson A. C. Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar // Ecology. 1964. V. 45. P. 630—633.

Claridge D. W., Derry N. J., Whittaker J. B. The distribution and feeding of some Typhlocybinae in response to sun and shade // Acta Entomol. Fenn. 1981. V. 38. P. 8—12.

Claridge M. F., Wilson M. R. Host plant associations, diversity and species-area relationships of mesophyll-feeding hoppers of trees and shrubs in Britain // Ecol. Entomol. 1981. V. 6, N 3. P. 217—238.

Claridge M. F., Wilson M. R. Insect herbivore guilds and species-area relationships: leaf miners on British trees // Ecol. Entomol. 1982. V. 7, N 1. P. 19—30.

Coley P. D. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species // Ecology. 1983. V. 64, N 3. P. 426—433.

DeClerck R. A., Shorthouse I. D. Tissue preference and damage by *Fenusa pusilla* and *Messa nana* (Hymenoptera: Tentredinidae), leaf mining insects on white birch (*Betula papyrifera*) // Can. Entomol. 1985. V. 117; N 3. P. 351—362.

Dempster J. P. The ecology of the cinnabar moth, *Tyria jacobeae* L. (Lepidoptera: Arctiidae) // Adv. Ecol. Res. 1982. V. 12. P. 1—36.

Dempster J. P. The natural control of populations of butterflies and moths // Biol. Rev. 1983. V. 58, N 3. P. 461—481.

Downes J. A. Adaptations of insects in the Arctic // Ann. Rev. Entomol. 1965. V. 10. P. 257—274.

Downes J. A. Arctic insects and their environment // Can. Entomol. 1964. V. 96. P. 266—276.

Edwards P. J., Wratten S. D. Wound induced defences in plants and their consequences for patterns of insect grazing // Oecologia, 1983. V. 59, N 1. P. 88—93.

Ehrlich P. R., Breedlove D. E., Brussard P. F., Sharp M. A. Weather and the «regulation» of subalpine populations // Ecology. 1972. V. 53, N 2. P. 243—247.

Ericsson A., Hellkvist J., Hillerdal-Hagströmer 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.

Ericsson A., Larsson S., Tenow O. Effects of early and late season defoliation on growth and carbohydrate dynamics in Scots pine // J. Appl. Ecology. 1980. V. 17, N 3. P. 747—769.

Ezcurra E., Gomez J. C., Becerra J. Diverging patterns of host use by phytophagous insects in relation to leaf pubescence in *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) // Oecologia. 1987. V. 72, N 3. P. 479—480.

Faeth S. H. Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels // Ecology. 1985. V. 66, N 3. P. 870—875.

Faeth S. H., Connor E. F., Simberloff D. Early leaf abscission: a neglected source of mortality for folivores // Amer. Natur. 1981. V. 117, N 3. P. 409—415.

Feeny P. Plant apparency and chemical defences // Res. Adv. Phytochem. 1976. V. 10. P. 1—42.

Feeny P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar // Ecology. 1970. V. 51, N 4. P. 565—581.

Fraenkel G. S. The nutritional value of green plants for insects // Proc. 9th Intern. Congr. Entomol. 1953. V. 2. P. 90—100.

Franklin R. T. Insect influences on the forest canopy // Ecol. Stud. 1970. P. 86—99.

Fratian A. Consecinte ale defolierilor provocate de insecte asurpa arboretelor de cvercinee // Probl. Ecol. Terestra, Bucuresti, 1978. V. 2. P. 175—183.

Futuyma D. J., Gould T. Associations of plants and insects in a deciduous forest // Ecol. Monogr. 1979. V. 49, N 1. P. 33—50.

Futuyma D. J., Saks M. The effect of variation in host plant on the growth of an oligophagous insect, *Malacosoma americanum,* and its polyphagous relative, *Malacosoma disstria* // Entomol. Exp. et Appl. 1981. V. 30, N 2. P. 163—168.

Godfray H. C. Patterns in the distribution of leaf-miners on British trees // Ecol. Entomol. 1984. V. 9, N 2. P. 163—168.

Grossmueller D. W., Lederhouse R. C. Oviposition site selection: an aid to rapid growth and development in the tiger swallowtail butterfly, *Papilio glaucus* // Oecologia. 1985. V. 66, N 1. P. 68—73.

Hagvar S. Altitudinal zonation of the invertebrate fauna on branches of birch (*Betula pubescens* Ehrl.) // Norw. J. Entomol. 1976. V. 23, N 1. P. 61—73.

Hagvar S. Studies on the ecology of *Melasoma collaris L.* (Col., Chrysomelidae) in Alpine habitats of Finse, south Norway // Norw. J. Entomol. 1975. V. 22, N 1. P. 31—47.

Hakansson M. Untersökning av dvärgbarrvecklarens, *Grapholitha (Steganoptyhcha, Epinotia)* nananas biologi med beskrivning av angreppet i ankarvattnet och Stora Blasjön, norra Jämtland // Rapp. Och Uppsats. Inst Skogszool. skogshögsk., 1975. V. 19. S 36.

Hard J. C. Natural control of hemlock sawfly, *Neodiprion tsugae* (Hymenoptera: Diprionidae), population southeast Alaska // Can. Entomol. 1976. V. 108, N 5, P. 485—498.

Harris P. Insects in the population dynamics of plants // Insect / Plant Relationships: Symp. London, 1971; Oxford, 1972. P. 201—209.

Hartley S. E., Lawton J. H. Effects of different types of damage on the chemistry of birch foliage, and the responses of birch feeding insects // Oecologia. 1987. V. 74, N 3. P. 432—437.

Haukioja E. Inducible defences of white birch to a geometrid defoliator, *Epirrita autumnata* // Proc. 5-th Symp. Insect-Plant Relationships Wageningen, 1982. P. 199—203.

Haukioja E., Hakala T. Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1975. V. 12. P. 1—9.

Haukioja E., Koponen S. Birch herbivores and herbivory at Kevo // Ecol. Stud. 1975. V. 17. P. 181—188.

Haukioja E., Koponen S., Ojala H. Local differences in birch leaf consumption by invertebrates in northern Norway and Finland // Turun Yliopiston julk. Sar. A. 1973. V. 11, N 53. P. 29—33.

Haukioja E., Niemelä P. Birch leaves as a resource for herbivores: seasonal occurence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves // Oecologia. 1979. V. 39, N 2. P. 151—160.

Haukioja E., Niemelä P. Does birch defence itself actively against herbivores? // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1976. V. 13. P. 44—47.

Haukioja E., Niemelä P. Growth and energy requirements of the larvae of *Dineura viridiorsata* (Retz.) (Hym., Tenthredinidae) and *Oporinia*

autumnata (Bkh.) (Lep., Geometridae) feeding on birch // Ann. Zool. Fennici. 1974. V. 11. P. 207—211.

Haukioja E., Niemelä P. Retarded growth of a geometrid larvae after mechanical damage to leaves of its host tree // Ann. Zool. Jennici 1977. V. 14, N 1. P. 48—52.

Haukioja E., Niemelä P., Iso-Iivari L. et al. Birch leaves as a resource for herbivores. 1. Variation in the suitability of leaves // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1978. V. 14. P. 5—12.

Haukioja E., Suomelä J., Neuvonen S. Long-term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and efficacy on a defoliator // Oecologia. 1985. V. 65, N 3. P. 363—369.

Hippa H., Koponen S. On the damage caused by the species of *Galerucella* (Col., Chrysomelidae) on the cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) in Finland and northern Norway // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1975. V. 12. P. 54—59.

Hodkinson J. D., Hudges M. K. Insect herbivory. N. Y., 1982. 77 p.

Hori K. Studies on the feeding habits of Lygus disponsi Linnavouri (Hemiptera: Miridae) and the injury to its host plant. IV. Amino acids and sugars in the injured tissue of sugar beet leaf // Appl. Entomol. and Zool. 1973. V. 3. P. 138—142.

Horman D. M. Regeneration of foliage in European larches, *Larix decidua* Mill., after attack by the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* Htg. in Maryland // Chesapeake Sci. 1974. V. 15, N 1. P. 45—49.

Hough J. A., Pimentel D. Influence of host foliage on development, survival and fecundity of the Gypsy moth // Environ. Entomol. 1978. V. 7, N 1. P. 97—102.

Kaczmarek M., Wasilewski A. Dynamics of numbers of the leaf — eating insects and its effect on foliage production in the «Grabowy» reserve in the Kampinos National Park // Ekol. Pol. 1977. V. 25, N 4. P. 653—673.

Kaczmarek W. Elements of organization in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes) // Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warszawa, 1967. V, 2. P. 663—678.

Kallio P., Lehtonen J. On the ecocatastrophe of birch forests caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) and the problem of reforestation // Ecol. Stud. 1975. V. 17. P. 174—180.

Karban R., Ricklefs R. E. Leaf traits and the species richness and abundance of Lepidopteran larvae on deciduous trees in southern Ontario // Oikos. 1984. V. 43, N 2. P. 165—170.

Kegg J. D. Oak mortality caused by repeated gypsy moth defoliation in New Jersey // J. Econ. Entomol. 1973. V. 66, N 3. P. 639—641.

Kendeigh S. Invertebrate populations of the deciduous forest: fluctuations and relations to weather // Illin. Biol. Monogr. 1979. V. 50. P. 107.

Kevan P. G., Jensen T. S., Shorthouse J. D. Body temperatures and behavioral thermoregulations of high Arctic Wooly — bear caterpillar and pupae (*Gynaephora rossii*, Lymantriidae: Lepidoptera) and the importance of sunshine // Arct. and Alpine Res. 1982. V. 14, N 2. P. 125—136.

Kogan M. Fluorescence photography in the quantitative evaluation of feeding by phytophagous insects // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1972. V. 65, N 1. P. 277—278.

Koponen S. Abundance of herbivorous insects on dwarf birch near the tree line in Alaska // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1984. V. 19. P. 19—24.

Koponen S. Insect herbivores of birch foliage in the Quebec — Labrador peninsula, southern Greenland and Fennoscandia // McGill Sub.— Artc. Res. Rep. 1980. V. 30. P. 40—46.

Koponen S. Notes on herbivorous insects on the birch in southern Greenland // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1978. V. 14. P. 13—17.

Koponen S. Outbreaks of *Dineura virididorsata* and *Eriocrania* (Lepidoptera) on mountain birch in nothernmost Norway // Notulae Entomol. 1981. V. 61, N 1. P. 41—44.

Koponen S., Iso-Iivari L. Herbivorous insects on the mountain

birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*) in eastern Finnmark (Norway) and northern Lapland (Finland) // Norw. J. Entomol. 1978. V. 25, N 2. P. 157—163.

Kulman H. M. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees // Ann. Rev. Entomol. 1971. V. 16. P. 289—324.

Larsson S., Wiren A. Leaf-eating insects in an energy forest stand of *Salix viminalis* L. in Central Sweden // Ann. Ent. Fenn. 1982. V. 48, N 4. P. 119—125.

Lawton J. H., Schroder D. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants // Nature. 1977. V. 265, N 5590. P. 137—140.

Lehtonen J., Yli-Rekola M. Field and ground layer vegetation in birch forest after *Oporinia* damage // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1979. V. 15. P. 27—32.

Lincoln D. E., Mooney H. A. Herbivory on Diplacus aurantiacus shrubs in sun and shade // Oecologia. 1984. V. 64, N 2. P. 173—176.

Luck R. F., Schriven G. T. The elm leaf beetle, *Pyrrhalta luteola*, in southern California: its patterns of increase and its control by introduced parasites // Environ. Entomol. 1976. V. 5, N 3. P. 409—416.

MacLean S. F. Ecological adaptations of tundra invertebrates // Physiological adaptations to the environment / J. Vernberg ed. Intext Educ. Publ. N. Y., 1975. P. 269—300.

MacLean S. F. Life cycles and the distribution of psyllids (Homoptera) in arctic and subarctic Alaska // Oikos. 1983. V. 40. P. 445—451.

MacLean S. F., Hodkinson I. D. The distribution of psyllids (Homoptera: Psylloidea) in arctic and subarctic Alaska // Arct. and Alp. Res. 1980. V. 12, N 3. P. 369—376.

MacLean S. F., Jensen T. S. Food plant selection by insect herbivores in Alaskan arctic tundra: the role of plant life form // Oikos. 1985. V. 44, N 1. P. 211—221.

Maiorana V. C. Herbivory in sun and shade // Biol. J. Linn. Soc. 1981. V. 15, N 2. P. 151—156.

Mansingh A. Developmental response of *Antheraea pernyi* to seasonal changes in oak leaves from two lokalities // J. Insect Physiol. 1972. V. 18, N 7. P. 1395—1401.

May R. M. Patterns in the abundance of parasites on plants // Nature. 1979. V. 281. P. 425—426.

Mooney H. A., Williams K. S., Lincoln D. E., Ehrlich P. R. Temporal and spatial variability in the interactions between the checkerspot butterfly, *Euphydryas chalcedona*, and its principal food source, the Californian shrub, *Diplacus aurantiacus* // Oecologia. 1981. V. 50. P. 195—198.

Mustafa T. M. Factors affecting the distribution of *Euphyllura olivina* Costa (Hom., Psyllidae) on olive // Z. Angew. Entomol. 1984. V. 97, N 4. P. 371—375.

Myers J. H., Williams K. S. Does tent caterpillar attack reduce the food quality of red alder foliage? // Oecologia. 1984. V. 62, N 1. P. 74—79.

Neuvonen S., Haukioja E. Low nutritive quality as defence against herbivores: induced responses in birch // Ibid. 1984. V. 63, N 1. P. 71—74.

Neuvonen S., Niemelä P. Species richness and fauna similarity of arboreal insect herbivores // Oikos. 1983. V. 40, N 3. P. 452—459.

Neuvonen S., Niemelä P. Special richness of Macrolepidoptera on Finnish deciduous trees and shrubs // Oecologia. 1981. V. 51, N 3. P. 364—370.

Niemelä P. Dependence of *Oporinia autumnata* (Lep., Geometridae) outbreaks on summer temperature // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1980. V. 16. P. 27—30.

Niemelä P. Seasonal patterns in the incidence of specialism: Macrolepidoptera larvae on Finnish deciduous trees // Ann. Zool. Fenn. 1983. V. 20, N 3. P. 199—202.

Niemelä P. Topographical determination of *Oporinia* — damagies: experimental evidence of the effect of winter temperature // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1979. V. 15. P. 33—36.

Niemelä P., Aro E.-M., Haukioja E. Birch leaves as a resource for herbivores. Damage — induced increase in leaf phenols with trypsin — inhibiting effect // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1979. V. 15. P. 37—40.

Niemelä P., Neuvonen S. Species richness of herbivores on hosts: how robust are patterns revealed by analysing published host plant lists? // Ann. Entomol. Fenn. 1983. V. 49, N 4. P. 95—99.

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 // MeGill Sub.— Arct. Res. Rep. 1980. V. 30. P. 52—56.

Niemelä P., Tuomi J., Haukioja E. Age — specific resistance in trees: defoliation of tamaracks (*Larix laricina*) by larch bud moth (*Zeiraphera improbana*) (Lep., Tortricidae) // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1980. V. 16. P. 49—57.

Oliver D. R., Corbet P. S., Downes J. A. Studies on Arctic insects: the Lake Hazen project // Can. Entomol. 1964. V. 96, N 1—2. P. 138—139.

Orians G. H., Cates R. C., Rhoades D. F., Schultz J. C. Producer — consumer interactions // Proc. 1 — st Int. Congr. Ecol. Hague, Wageningen, 1974. P. 213—217.

Overgaard H. Aspects of the population ecology and energetics of some beech leaf — eating insects // Natura jut. 1978. V. 20. P. 259—272.

Owen D. F. The effect of a consumer. *Phytomyza ilicis*, on seasonal leaf — fall in the holly, *Ilex aquifolium* // Oikos. 1978. V. 31, N 2. P. 268—271.

Palo T. R. Distribution of birch (*Betula* spp.), willow (*Salix* spp.) and poplar (*Populus* spp.) secondary metabolites and their potential role as chemical defence against herbivores // J. Chemical Ecol. 1984. V. 10. P. 499—520.

Peters J. C., Boldt P. E., DeLoach C. J. Photometric and geometric estimates of leaf surface area of cabbage, mustard and turnip plants as an aid to studying insect population dynamics // J. Econ. Entomol. 1973. V. 66, N 1. P. 104—107.

Pond D. D., Moore C. A., Howe D. E. Photographic prints for assessing potato beetle flea damage // J. Econ. Entomol. 1970. V. 63, N 5. P. 1709—1710.

Putman R. J. Detection of intra — and inter — specific competition in the insect communities of british trees: a practical exercise in community ecology // J. Biol. Educ. 1984. V. 18, N 4. P. 313—315.

Quiring D. T., McNeil J. N. Intraspecific competition between different aged larvae of *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae): advantages of an oviposition — deterring pheromone // Can. J. Zool. 1984. V. 62, N 11. P. 2192—2196.

Raupp M. J., Denno F. R. The suitability of damaged willow leaves as food for the leaf beetle, Plagiodera versicolora // Ecol. Entomol. 1984. V. 9, N 4. P. 443—448.

Reichle D. E., Goldstein R. A., VanHook R. I., Dodson G. J. Analysis of insect consumption in a forest canopy // Ecology. 1973. V. 54, N 5. P. 1076—1084.

Rhoades D. F., Cates R. G. Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry // Rec. Adv. Phytochem. 1976. V. 10. P. 168—215.

Robinson P. P., Shands W. A., Stormann C. L., Simpson G. W. An improved optical planimeter for measuring the area of detached leaves used in estimating populations of aphids // J. Econ. Entomol. 1970. V. 63, N 4. P. 1159—1162.

Rothacher J. S., Blow F. E., Potts S. M. Estimating the quantity of tree foliage in oak stands in the Tennessee Valley // J. Forestry. 1954. V. 52. P. 169—173.

Rowell—Rahier M. The presence or absence of phenolglycosides in *Salix* (Salicaceae) leaves and the level of dietary specialisation of some of their herbivorous insects // Oecologia. 1984. V. 62, N 1. P. 26—30.

Schedl W. Kenntnis der phytophagen Insecten der Grönerle *Alnus viri-*

dis (Chaix) DC // Ber. Arbeitsgemeinsch. Ökol. Entomol. Graz., 1975. V. 6. P. 25—33.

Schowalter T. D., Hargrowe W. W., Crossley D. A. Herbivory in forested ecosystems // Ann. Rev. Entomol. 1986. V. 31. P. 177—196.

Schroeder L. A., Malmer M. Dry matter, energy and nitrogen conversion by Lepidoptera and Hymenoptera larvae fed leaves of black cherry // Oecologia. 1980. V. 45, N 1. P. 63—71.

Scriber J. M. Limited effects of low leaf — water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera, Saturniidae) // Ibid. 1977. V. 28, N 3. P. 269—287.

Scriber J. M., Feeny P. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants // Ecology. 1979. V. 60, N 4. P. 829—850.

Selman B. J., Lowman M. D. The biology and herbivory rates of *Novocastria nothofagi* Selman (Coleoptera: Chrysomelidae), a new genus and species on *Nothofagus moorei* in Australian temperate rainforests // Aust. J. Zool. 1983. V. 31, N 2. P. 179—191.

Silkstone B. E. The consequences of leaf damage for subsequent insect grazing on birch (*Betula* spp.): a field experiment // Oecologia. 1987. V. 74, N 1. P. 149—152.

Singer M. C. Complex components of habitat suitability within a butterfly colony // Science. 1972. V. 176. P. 75—77.

Smith P. H. The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice // J. Anim. Ecol. 1972. V. 41, N 3. P. 567—587.

Southwood T. R. The number of species of insects associated with various trees // J. Anim. Ecol. 1961. V. 30, N 1. P. 1—8.

Southwood T. R., Brown V. K., Reader P. M. Leaf palatability, life expectancy and herbivore damage // Oecologia. 1986. V. 70, N 4. P. 544—548.

Springett B. R. On the ecological role of insects in Australian eucalypt forests // Austral. J. Ecol. 1978. V. 3, N 2. P. 129—139.

Statler R., Serrao J. The impact of defoliation by gypsy moth on the oak forest at Greenbrook Sanctuary, New Jersey // Bull. Torrey Bot. Club, 1983. V. 110, N 4. P. 526—529.

Stiling P. D., Simberloff D., Anderson L. C. Non-random distribution pattern of leaf miners on oak trees // Oecologia. 1987. V. 74, N 1. P. 102—105.

Tenow O. Leaf-eating insects in the mountain birch at Abisko (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites // Zoologiska Bidrag fran Uppsala. 1963. Bd 35. P. 545—568.

Tenow O. Topographical dependence of an outbreak of *Oporinia autumnata* Bkh. (Lep., Geometridae) in a mountain birch forest in northern Sweden // Zoon. 1975. V. 3. N 2. P. 85—100.

Tischler W. Kontinuität des Biosystems Erle (*Alnus*) — Erlenblattkäfer (*Agelastica alni*) // Z. Angew. Zool. 1977. V. 64, N 1. S. 69—92.

Tuomi J., Niemelä P., Haukioja E. et al. Nutrient stress: An explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation // Oecologia. 1984. V. 61. P. 208—210.

Van Hoven W. Trees' secret warning system against browsers // Custos. 1984. V. 13, N 5. P. 14—16.

Varley G. G. The effect of grazing by animals on plant productivity // Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warszawa, 1967. V. 11. P. 773—778.

Walker-Simmons M., Ryan C. A. Wound-induced accumulation of trypsin-inhibitor activities in plant leaves // Plant Physiology. 1977. V. 59, N 3. P. 437—439.

Wallner W. E., Walton G. S. Host defoliation: a possible determinant of gypsy moth population quality // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1979. V. 72, N 1. P. 62—67.

Warrington S. Consumption rates and utilization efficiencies of four

species of polyphagous Lepidoptera feeding on sycamore leaves // Oecologia. 1985. V. 67, N 4. P. 460—463.

Werner R. A. Influence of host foliage on development, survival, fecundity and oviposition of the spear-marked black moth, *Rheumaptera hastata* (Lepidoptera: Geometridae) // Can. Entomol. 1979. V. 111, N 3. P. 317—322.

Whitham T. G. Individual trees as heterogeneous environments: adaptations to herbivory or epigenetic noise? // Insect Life Hist. Patterns: Habitat and Geogr. Var. N. Y., 1981. P. 9—27.

Williams E. H. Thermal influences on oviposition in the mountain butterfly *Euphydryas gillettii* // Oecologia. 1981. V. 50, N 3. P. 342—346.

Williams K. S., Lincoln D. E., Ehrlich P. R. The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plants. I. Larval feeding behavior and host plant chemistry // Oecologia. 1983. V. 56, N 2—3. P. 323—329.

Williams K. S., Myers J. H. Previous herbivore attack of red alder may improve food quality for fall webworm larvae // Ibid. 1984. V. 63, N 2. P. 166—170.

Witter J. A. The effect of differential flushing times among trembling aspen clones on lepidopteran caterpillar populations: a review // The role of insect-plant relationships in the population dynamics of forest pests (A. S. Isaev ed.), Proc. of Int. Symp. IUFRO/MAB. Krasnoyarks. 1983. P. 150—161.

Witter J. A., Mattson W. Y., Kulman H. M. Numerical analysis of a forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) outbreak in northern Minnesota // Can. Entomol. 1975. V. 107, N 8. P. 837—854.

Wratten S. D., Edwards P. J., Dunn J. Wound-induced changes in the palatability of *Betula pubescens* and *B. pendula* // Oecologia. 1984. V. 61, N 3. P. 372—375.

Zucker W. V. How aphids choose leaves: the role of phenolic in habitat and geographical variation. N. Y.: Springer-Verlag, 1981.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

Глава I. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА РАБОТЫ . . 5

Глава II. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ РАБОТЫ . . . 10

Глава III. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НАСЕКОМЫХ С РАЗНЫМИ ВИДАМИ РАСТЕНИЙ 17
Взаимоотношения насекомых с растениями разных жизненных форм 20
Взаимодействие насекомых с разными видами древесных растений 23

Глава IV. ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ 35
Сезонная динамика состава консорций и повреждённости древесных растений 35
Динамика численности фитофагов и разнообразная изменчивость повреждённости растений . . 45

Глава V. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ 59
Географическая изменчивость 60
Локальная изменчивость 61
Биотопическая изменчивость 63
Индивидуальная изменчивость 68

Глава VI. РАЗНООБРАЗИЕ УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ В ПРЕДЕЛАХ РАСТЕНИЯ 71
Распределение насекомых внутри кроны дерева 71
Распределение филлофагов в пределах побега 79
Световые и теневые листья 86

Глава VII. РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА ПОВРЕЖДЕНИЕ НАСЕКОМЫМИ-ФИЛЛОФАГАМИ 90
Репарационные процессы 91
Последствия повреждений листвы насекомыми для кормового растения 96
Явление «быстрая реакция» и возможность защиты растения от дальнейших повреждений . 102
Долговременная реакция растений на повреждение насекомыми-филлофагами 111

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 118

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 124