

## ВЛИЯЮТ ЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ-ФИТОФАГИ НА СОСТОЯНИЕ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ?

Б.С.Туниев, А.А.Лебедева

Экологические взаимосвязи, основанные на трофических отношениях по принципу "фитофаги — растения", начали привлекать специальное внимание сравнительно недавно (Абатуров, 1980). В большинстве случаев рассматриваются пастбищные нагрузки, либо влияние беспозвоночных-вредителей на различные лесные и луговые сообщества в целом. Что касается редких и исчезающих растений и их сообществ, то таких работ практически не проводилось. Достаточно сказать, что из 568 видов архегониальных растений, занесенных в Красную книгу СССР (1984), только для 4 видов в числе лимитирующих факторов указано повреждение насекомыми (табл. 1).

Таблица 1.

Распределение количества видов архегониальных растений Красной книги СССР по основным лимитирующим факторам

Сбор		Косвенные антропоген.		Стенотопность		Не известны		Насекомые-фитофаги		Всего	
п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%
136	23.94	282	49.65	87	15.32	59	10.39	4	0.7	568	100

Среди указанных 4 видов (*Mandragora turcomanica*, *Otostegia bucharica* и др.) нет ни одного кавказского вида, вместе с тем, общее число занесенных в Красную книгу СССР видов флоры Кавказа и Кавказского заповедника, в частности, велико.

Нами рассмотрены консортивные связи редких растений Кавказского заповедника, в первую очередь их повреждаемость беспозвоночными-фитофагами, с целью оценки степени воздействия фитофагов на состояние ценопопуляций этих видов. Под постоянным контролем находились 11 ценопопуляций 8 видов: *Paeonia caucasica*-3, *Orchis provincialis*-2, *Dioscorea caucasica*, *Cephalanthera rubra*, *Erythronium caucasicum*, *Ophrys oestrifera*, *Helleborus caucasicus*, *Galanthus woronowii* — по 1.

Кроме того, на маршрутах во всех районах заповедника и сопредельной территории, а также на коллекционном участке, заложенном в Хостинском лесничестве (тисо-самшитовая роща), собирался материал по ниже перечисленным редким и исчезающим видам растений: *Dioscorea caucasica*, *Paeonia caucasica*, *P. wittmanniana*, *Helleborus caasicus*, *Scopolia carniolica*, *Cyclamen coum* Mill. subsp. *causicum*, *Orchis mascula*, *Or. provincialis*, *Ophrys oesrtifera*, *Hedera colchica*, *Lilium kesselringianum*, *L. monadelphum*, *Epimedium colchicum*, *Osmunda regalis*, *Galanthus causicus*, *G. woronowii*, *Atropa bella-donna*, *Colchicum speciosum*, *Arabis caucasica*, *Delphinium fissum*.

Материал собран по методике К.К. Фасулати (1971) в Кавказском заповеднике (Хостинском лесничестве, на стационаре "Ачипсе", в бассейне р. Большая Лаба, в ущельях рек Уруштен, Малая Лаба, Белая, Киша и Закан, на гт. ФИшт и Магишо, в окрестностях озер Инпси и Кардывач, окрестностях кордона Бабук-Аул) и на сопредельной с заповедником территории (ущелье р. Большая Лаба между урочищем Верийот и р. Пхия).

Насекомые и моллюски определены в Зоологическом институте АН СССР д.б.н. Л.Н. Медведевым и в Зоологическом музее МГУ д.б.н. А.А. Шилейко, к.б.н. Н.Б. Никитским, к.б.н. А.В. Антроновым, а также инженером-фитопатологом Сочинского ГПНП С.Н. Терентьевым.

Типы повреждений растений отмечались по общепринятым таблицам и схемам (Бондаренко, Глушенко, 1985; Падий, 1979; Гусев, 1984). Степень поврежденности особей исследуемых ценопопуляций редких растений оценивалась глазомерно в процентах с дифференциацией по возрастным группам растений. Специфика изучаемой группы растений не позволила рассмотреть повреждаемость подземных вегетативных органов.

*Paeonia caucasica* — В трех исследованных ценопопуляциях наибольший пресс со стороны беспозвоночных-фитофагов испытывают взрослые вегетативные и генеративные особи. Паразитарный комплекс *Paeonia caucasica* насчитывает 6 видов: насекомые — *Phassus schamyl* Chr., *Melasoma porphyrea* Fald., *Pyrrhocoris apterus* L., *Forficula* sp., *Tentherede memeles* L. и моллюски — *Oxichilus* sp. Наиболее характерным типом повреждений является скелетирование, а затем и полное объедание листьев личинками *Phassus schamyl*, *Tentheredo mesomeles*, личинками имаго *Melasoma porphyrea*,

*Pyrrhocoris apterus*, реже моллюсками рода *Oxichilus*. В условиях тисо—самшитовой рощи довольно обычное явление представляет повреждение генеративных органов *Raemonia* — выедание бутонов и объедание околоцветника насекомыми *Forficula* sp., *Pyrrhocoris apterus*. В случае с *Raemonia caucasica* ценопопуляции, по-видимому, достигли предела действия гомеостатического механизма, т.е. вышли из состояния т.н. “гомеостатического плато”, и положительная обратная связь, воздействующая на беспозвоночных-фитофагов, перестала поддерживать этот механизм. Изменения в возрастном составе ценопопуляций *Raemonia caucasica* не позволяют утверждать коэволюцию вида с паразитарным комплексом. Так, в 1988 г. в 1-ой ценопопуляции было повреждено 91,2% особей в среднем на 45,3%, во 2-ой — 73,2% в среднем на 14,3% и в 3-ей — 85,7% особей в среднем на 23,3%. К 1990 г.б в результате объедания беспозвоночными-фитофагами, жизнеспособность особей ухудшилась, и 1-я ценопопуляция перешла в удовлетворительное состояние.

*Orchis provincialis* — В двух исследованных ценопопуляциях отмечены единичные повреждения листьев (грубое объединение) листоедами *Melasma porphyrea*, *Timarcha hummeli*, не оказывающие влияния на жизнеспособность растений.

*Dioscorea caucasica* — Повреждения фитофагами растений носят единичный характер, причем высокая резистентность вида отмечена как в природной ценопопуляции (стационар “Ачипсе”), так и на коллекционном участке (тисо-самшитовая роща). Дырчатое и грубое выедание листьев гусеницами обцкновенной зеленой пяденицы (*Hipparehus papilionaria* L.) также, как и объедание плодов античной кистехвосткой (*Orgyia antiqua*) не влияют на состояние растений и слагаемых ими ценопопуляций.

*Sephalanthera rubra* — Во всех обследованных местах произрастания не отмечено повреждения растений этого вида фитофагами.

*Galanthus woronowii* — В многочисленных популяциях этого вида на Черноморском побережье Кавказа, также как и в уникальной популяции из окрестностей Гузерипля, не отмечено повреждения растений животными-фитофагами. Аналогичная картина наблюдалась у большинства ценопопуляций другого вида этого рода с территории заповедника — *Galanthus caucasicus*. Однако, в отдельных ценопопуляциях этих двух видов было замечено повреждение внутренних листочков околоцветника и тычиночных нитей *Pyrrhocoris apterus* L.

*Helleborus caucasicus* — Повреждаемость растений этого вида носит непостоянный характер и варьирует в достаточно широких пределах. Так, в 1986, 1987 и 1989 гг. для вида были отмечены единичные повреждения, в 1988 г. — 36% всходов на учетных площадках были повреждены на 40-95%. Наиболее часто повреждаются листья всех возрастных групп растений: дырчатое объедание листоедом *Melassoma porphyrea*, грубое объедание личинками пилильщиков (*Tentheredo mesomeles*) и зеленым кузнечиком (*Tettigonia viridissima*). Реже отмечается деформация генеративного побега зеленым кузнечиком, и единично наблюдается объедание околоцветника моллюском *Circassina frutis*. Высокая степень элиминации всходов, в следствие повреждения беспозвоночными-фитофагами, существенно сказывается на воспроизводстве и самоподдержании ценопопуляции.

*Erythronium caucasicum* — В исследованной ценопопуляции за период 1986-1990 гг. повреждений животными-фитофагами не отмечено.

*Ophrys oestrifera* — Повреждения фитофагами носили единичный характер и были представлены всегда грубым объеданием листьев моллюсками (*Mollusca terrestria nuda*) и листоедами (*Melassoma porphyrea*).

Помимо исследуемых ценопопуляций, различного рода повреждения отмечены у следующих эндемичных и реликтовых видов растений: дырчатое объедание листьев у *Scopolia carniolica* (*Melassoma porphyrea*, *Phaedon* sp.), *Atropa bella-donna* (*Cassida hallitzae*), *Lilium kesselringianum* (*Lilioceris haldermanni*); скелетирование листа — у *Paeonia wittmanniana* (*Phassus schamyl*, *Adrastus* sp., *Meligethes* sp.) и *Epimedium colchicum* (*Timarcha hummeli*); грубое объедание листа — у *Hedera colchica* (*Timarcha hummeli*), *Orchis mascula* (*Melassoma porphyrea*), *Cyclamen coum* Mill.subsp.caucasicum (*Melassoma porphyrea*, *Timarcha hummeli*) и *Arabis caucasica* (*Melassoma discipennis*); полное объедание листьев, подгрызание и выедание стебля у *Paeonia wittmanniana* (*Phassus schamyl*, *Adrastus* sp.); выедание ходов в вайях у *Osmunda regalis* (*Agriolimacidae* gen.sp.); выедание бутонов у *Paeonia wittmanniana* (*Pyrrhocoris apterus*, *Meligethes* sp.); объедание околоцветника у *Lilium kesselringianum* (*Lilioceris haldermanni*) и *Colchicum speciosum* (сем. Geometridae, п/сем. Sterrhinae).

Для большинства перечисленных видов растений повреждения фитофагами — обычное, но не массовое явление. Вместе с тем, отмечена 100%-ная повреждаемость у *Atrapa bella-donna* (тисо-самшитовая роща, ущелье р. Сочи, стационар “Ачипсе”) и *Epimedium colchicum* (тисо-самшитовая роща). Следует указать, что в других районах *Epimedium colchicum* не подвержена столь высокому повреждению, а одна из ценопопуляций *Atrapa bella-donna* в тисо-самшитовой роще, в результате повреждения насекомыми-фитофагами, погибла полностью.

Не были обнаружены нами фитофаги на *Lilium monadelphum*, *Delphinium fissum*. —

Для большинства видов редких растений отмечена сезонность в повреждении фитофагами. Сезонность наиболее ярко выражена в условиях тисо-самшитовой рощи: так, *Hedera colchica*, *Cyclamen coum* Mill. subsp. *caucasicum*, *Epimedium colchicum* повреждаются с середины осени до начала весны; с появлением сочных кормов весной степень их повреждаемости затухает. Такие виды как *Helleborus caucasicus*, *Orchis provincialis*, *Orchis mascula*, *Ophrys oestrifera* повреждаются только в периоды отрастания вегетативных органов, реже генеративного побега. Максимум повреждаемости *Paeonia* приходился на фазы бутонизации-цветения-начала плодоношения, а *Dioscorea caucasica* — на плодоношение. Круглогодичной активности ряда видов беспозвоночных-фитофагов (в первую очередь жуков-листоедов и моллюсков) способствуют мягкий субтропический (Гутиев, 1968) климат и непрерывность вегетационного периода в нижнегорной части Черноморского побережья Кавказа.

Из собранных опылителей редких растений выделены их основные представители, в числе которых *Rhingia campestris* Mg. для *Paeonia caucasica*, *Apis* sp. для *Galanthus woronowii*, *Polygona c-album* и *Osmia* sp. для *Galanthus caucasicus*, *Ptalictus calceatus* Scop. и *Bombus agrorum* Fabr. — для *Colchicum speciosum*.

В целом, для большинства энтомофильных растений основными опылителями являются различные представители из семейства перепончатокрылых (Hymenoptera).

По характеру воздействия на растения фитофагов можно условно разделить на “вредителей” и “опылителей”, что обусловлено характером трофического взаимодействия животных и растений, определяемых, с одной стороны, отчуждением фитофагами живой

растительной массы и, с другой, реакцией растений на это отчуждение.

Единого мнения о насекомых-фитофагах нет. Одни исследователи считают их хищниками, другие отождествляют с паразитами, причем провести четкую грань на основании утвердившихся в литературе определений "хищничества" и "паразитизма" невозможно. Так, по мнению Р.Дажо (1975), хищником можно назвать свободно живущий организм, который питается другими животными организмами или растительной пищей, а паразит не ведет свободной жизни и хотя бы на одной стадии своего развития связан с поверхностью (эктопаразит) или внутренними органами (эндопаразит) другого организма, являющегося хозяином. Р.Риклефс (1979) считает, что в зависимости от того, поедают ли растительноядные животные растения целиком или объедают только отдельные их части, первых можно считать хищниками, а вторых — паразитами.

Выработка способов сопротивления растений фитофагам-хищникам очень трудна, именно поэтому долгое время даже не возникала мысль, что в отношениях кормового растения и его потребителя осуществимы взаимные адаптации, основанные на коэволюции (Рафес, 1980). Стабильные отношения между хищниками и их жертвами обеспечиваются по мнению К.Вилли и В.Детье (1975) сложностью экосистем, причем эти авторы подчеркивают, что колебания численности природных популяций обусловлены взаимодействием естественного темпа размножения того или иного вида, "сопротивлением среды", физиологической реакцией на перенаселенность, отношениями между хищником и жертвой, паразитом и хозяином. "Энергетические отношения определяют потенциальную биологическую продуктивность данного участка, а от рассмотренных выше факторов, регулирующих плотность популяции, зависит фактическое число особей того или иного вида, которые могут на нем существовать" (стр.786).

Воздействие, оказываемое животными-фитофагами на растительные сообщества различно, если его оценивать по общему количеству поглощенной чистой первичной продукции. Оно наименее значительно в лесах, достигает промежуточного уровня на лугах и наивысшего значения — в водных средах (Риклефс, 1979). Щиплющие траву и листья растительноядные организмы уничтожают от 2 до 10% чистой продукции лесов, в то время как семеноядные животные истребляют от 10 до 100% наличных запасов своей пищи. В связи с

этим Р.Риклефс (1979) считает, что хотя животные, питающиеся семенами, потребляют относительно небольшую часть общей биомассы растения, однако они уничтожают наиболее важное звено в цикле его развития и могут оказывать сильное влияние на популяции растений.

Аналогичны взаимодействия растений с насекомыми-опылителями, которые в процессе длительной коэволюции приспособились к добыванию нектара и пыльцы, т.е. в основе этой мутуалистической связи опять-таки лежат трофические отношения. По современным воззрениям (Heinrich, 1977) наиболее приспособленными оказываются те растения, которые специфической структурой цветков ограничивают количество поставляемой пищи: калорийность ее должна быть достаточной для привлечения опылителей, но не должна полностью компенсировать энергетические затраты; тем самым стимулируются посещения еще и других цветков и обеспечивается максимум опыленных растений (цитировано по Рафесу, 1980).

Б.Д. Абатуров (1980), анализируя лимиты использования растительности, пришел к выводу, что животные в естественных условиях обычно не способны нанести ущерб продуктивности пастбищного растительного покрова, поскольку эволюция совместных отношений растительности и растительноядных животных в данных условиях шла по пути приспособления растительности к тому максимальному отчуждению, на которое способны животные.

В ненарушенных, достаточно крупных (саморегулируемых) экосистемах эти закономерности действуют достаточно четко, но и в них редкие растения находятся на особом положении. Что же касается трансформированных человеком земель, "экологических островков" малой площади и т.д., где особенно страдают угнетенные реликтовые виды, очевидно, что надеяться на естественную резистентность растений к любым лимитирующим факторам, в том числе к фитофагам-беспозвоночным, не приходится. В ряде случаев необходимо экстренное вмешательство, но практически неизвестно в каких именно случаях повреждения фитофагами редких растений такое вмешательство своевременное.

В тех случаях, когда требуется установить причины изменения плотности популяций растений, совершенно необходимо пристальное изучение паразитарного комплекса данного вида. По определению Р.Дажо (1975), паразитарным комплексом называют систему,

состоящую из одного вида и всех тех видов, которые ведут себя по отношению к нему как паразиты.

Подводя итог, следует отметить различия в характере повреждения отдельных редких видов растений и их ценопопуляций: от полного отсутствия воздействия фитофагов (*Cephalanthera rubra*, *Erythronium caucasicum*, все виды *Galanthus*, *Delphinium fissum*, *Lilium monadelphum*) до высокой степени повреждения (*Paeonia caucasica*, *P. wittmanniana*, *Epimedium colchicum*) и гибели отдельных ценопопуляций (*Atropa bella-donna*).

Наиболее характерными типами повреждений являются дырчатое и грубое объедание листьев, в меньшей степени — объедание околоцветника. Остальные типы повреждений вегетативных и генеративных органов не столь представительны.

Паразитарные комплексы редких видов растений варьируют по числу членов. Наиболее крупные паразитарные комплексы отмечены у *Paeonia caucasica* (6 видов), *P. wittmanniana* (4 вида) и *Helleborus caucasicus* (4 вида). По 2 вида отмечено в паразитарных комплексах *Orchis provincialis*, *O. mascula*, *Dioscorea caucasica*, *Orhrys oestrifera*, *Scopolia carniolica*. *Cyclamen coum* Mill. subsp. *caucasicum*, *Osmunda regalis* и по 1 виду фитофагов у *Colchicum speciosum*, *Atropa bella-donna*, *Lilium kesselringianum*, *Epimedium colchicum*, *Hedera colvica*, *Arabis caucasicus*.

Среди выявленных 16 видов насекомых-фитофагов и 4 видов моллюсков-фитофагов наибольшим спектром кормовых растений обладают жуки-листоеды *Melassoma porphyrea* и *Timarcha hummeli*, для них же отмечена сезонность в употреблении различных видов редких растений. Вместе с тем, монофаги, как, например, *Cassida hallitzae* могут принести значительно больший вред редким растениям и их ценопопуляциям, вплоть до гибели последних.

Экспансия фитофагов способна изменяться по годам от единичных повреждений до вовлечения в число поврежденных растений нескольких десятков процентов от численности ценопопуляции.

Для сохранения редких видов растений в заповеднике, по-видимому, в ряде случаев требуются конкретные меры по их восстановлению.

### Литература

Абатуров Б.Д.

Особенности трофических взаимодействий типа "фитофаги-растения" в экосистемах пастбищ. В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М., Наука, 1980.



- Виздаренко Н.В.,  
Глушченко А.Ф. Практикум по общей энтомологии. Л., 1985.
- Видли К.,  
Летье В. Биология. М., изд. Мир, 1975.
- Гутнев Г.Т. Характерные черты климата субтропиков. В кн.: Доклады  
Сочинского отд. Геогр. общ. СССР, вып. 1, Л., 1968.
- Даво Р. Основы экологии. М., Мир, 1975.
- Одум Ю. Основы экологии. М., Мир, 1975.
- Шадий Н.Н. Крастный определитель вредителей леса. М., Лесн. пром.,  
1979.
- Рафес П.М. Об экологической нише растительноядных лесных члени-  
стоногих. В кн.: Фитофаги в растительных сообществах.  
М., Наука, 1980.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М., Мирб 1979.
- Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М., Высш.  
шк., 1971.