

СТРАТЕГИЯ ТРОФИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ (НА ПРИМЕРЕ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2016

С.И. Павлов, кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, экологии и методики обучения
Самарский государственный социально-педагогический университет, Самара (Россия)

Аннотация. В течение 1974–2014 гг. в условиях Самарской области изучалось трофическое поведение и кормовые спектры активных жизненных фаз (имаго и личинок) 25 фоновых видов жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae). Анализ трофических отношений представителей этой группы насекомых, связанных с почти 400 видами высших (покрытосеменных) растений из 50 семейств 2 классов, интересен не только в плане их хозяйственного значения, но и при рассмотрении вопросов биоэкологии (уточнения возможных контактов организма с окружающей средой). Стратегия кормового поведения фитофагов – комплекс (включающий 20 серий) поведенческих реакций, ориентированный на поиски и завладение кормом, требующий из суммы влияний выбора нужного направления. Пищевая специализация предусматривает (во избежании конкуренции между видами консументов) наличие богатого ассортимента кормовых объектов и разных способов их использования (фитофагия и сапрофагия, факультативные – антофилия и хищничество, каннибализм – всего 8 типов). Среди набора потребляемых фитофагами кормов выделяются 2 группы растений – основные (где нормально развиваются личинки и имаго) и дополнительные (используемые имаго в неблагоприятные периоды). Поиски насекомыми корма включают 3 типа реакций – дистантные (грубые и тонкие настройки) и контактные. Хозяйственное значение листоедов определяется не только ущербом, наносимым растениям, но и действием, стимулирующим продуктивность фитоценозов.

Ключевые слова: жуки-листоеды; имаго; личинки; Самарская область; стратегия трофического поведения; пищевая специализация; фитофагия; сапрофагия; факультативная антофилия; основные кормовые растения; замещающие кормовые растения; поиски корма; дистантная ориентация; контактная ориентация.

Семейство листоедов – одно из наиболее крупных среди жесткокрылых насекомых и насчитывает только в фауне России около 2 тыс. [1], а в границах Среднего Поволжья – свыше 300 видов. Эта группа постоянно исследуется, поскольку (включая почти 200 вредящих сельскому и лесному хозяйству видов, т.е. примерно 20% фауны листоедов европейской части страны) имеет большое практическое значение.

Листоеды России трофически связаны с 50 семействами и почти с 400 видами высших (преимущественно покрытосеменных) растений, тяготея, главным образом, к семействам – ивовых, березовых, сложноцветных, крестоцветных, розоцветных, губоцветных, бобовых и гречишных (класса двудольных), а также – осоковых и злаковых (класса однодольных).

Трофические связи занимают одно из ведущих мест в комплексе контактов организма с окружающей его средой. Именно из тканей кормового субстрата фитофаги извлекают вещества и энергию, необходимые им для поддержания структур собственного тела, роста, локомоторной активности, репродукции и т.п. В процессе эволюции у листоедов выработалась особая стратегия кормового поведения, которая гарантировано обеспечивает их регулярным поступлением питательных веществ и восстановлением баланса энергии.

Материал собран нами в 1974–2014 гг. на территории Самарской области. Были использованы стандартные методики [2], доработанные автором: *выявление спектра растений и их конкретных органов*, которыми питаются листоеды (полевые наблюдения, повреждения растений в природе и садках – гербарий и фото, изучение содержимого кишечника); *анализ пищевых предпочтений* (полевые наблюдения, эксперименты в садках – рис. 1); *изучение способов поиска насекомыми корма* (приемы ольфакторной и визуальной ориентации); *выяснение энергетической ценно-*

сти для насекомых пищевого субстрата (динамика массы личинок и их экскрементов при разных составах корма).

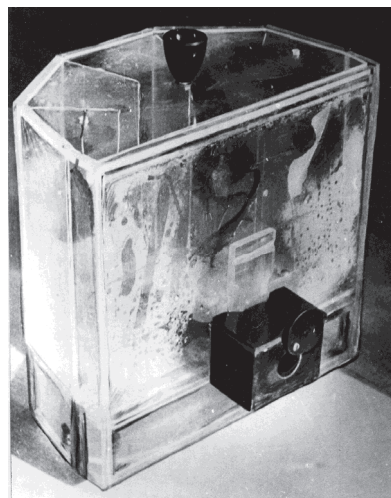


Рисунок 1 – Бокс из 5-секций (конструкции А.В. Лаврина), в котором нами ставились эксперименты по изучению трофики жуков-листоедов (на переднем плане – впускной тамбур) (фото С.И. Павлова)

Обсуждение результатов

С кормом взаимодействуют только активные (питающиеся) фазы насекомого (личинка и имаго).

Контакты с кормовым растением начинаются у фитофагов с элементарных врожденных трофических реакций личинок. Экспериментируя с жуком-олигофагом *Melasona populi* L. А.Д. Слоним [3], установил, что личинки, искусственно извлеченные из яиц (и потому до этого никогда самостоятельно не питавшиеся), сразу задерживаются только на листьях тополя или осины (основных кормовых растений). Листья прочих растений, хотя и привлекают личинок, но удерживают их на своей поверхности крайне недолго.

По наблюдениям Э.Р. Уждавини [4], сразу, после отрождения, личинки *M. populi* обнаруживают 2 формы активных врожденных реакций на листья разных видов растений. Более *обобщенную*, которую, скорее всего, можно квалифицировать как реакцию грубой дистантной ориентации (при ней насекомые сходно реагируют на запахи всех, даже не кормовых растений, например, листьев липы, воспринимая издали в первую очередь, их влажность и стремясь к ее источнику) и более *специализированную* – реакцию тонкой дистантной ориентации (хорошо оценивающей уже химический состав соков кормового растения или отдельных их компонентов). Контактная реакция – опробование мандибулами зеленой массы листа, подкрепляемая адекватным пищевым веществом кормового растения, – вызывает появление *первой* в жизни личинки пищевой деятельности и «закрепляет» ее [5].

Наши наблюдения показали, что отродившиеся личинки *Plagiodera versicolora* Laich. сначала съедают хорион своего яйца, после чего начинают активно поглощать паренхиму листьев ивы, тонко скелетируя их. По свидетельству Ф.С. Кохманюка [6], только что отродившиеся личинки колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata*, перед началом кормления на листьях картофеля, съедают несколько яиц из своей же кладки.

Два последних примера убеждают в том, что для успешного «старта» личинкам даже фитофагов требуется определенная доза энергетически емкого и легко усвояемого животного белкового корма.

Минеры, водо- и почвообитающие личинки практически жестко локализованы в пространстве и питаются почти все время на *одном* месте. *Первые*, находясь внутри «камеры» листовой пластинки, еще способны двигаться в узком пространстве канала мины, имеющего вполне закономерную видоспецифическую форму; почвообитающие личинки (которых 10% среди всей фауны [7]) более стеснены, поскольку «маневрируют» среди придаточных корней растений, будучи прижатыми, довольно мощным почвенным слоем. В самых экстремальных условиях существуют обитающие под водой личинки листоедов-радужниц – они высасывают соки из корневищ и стеблей водных растений (например, рогоза или клубнекамыша морского), а дышат, погрузив «дыхательный коготок» в полость вертикального воздухоносного сосуда растения (рис. 2), от которого практически никогда не отрываются.

Открытоживущие личинки младших возрастов менее мобильны, чем – взрослые (личинки 3–5-го возраста). Это объясняется – их *мелкими размерами*; *выраженным «эффектом группы»* (потребностью в консолидации) у личинок 1–2-го возраста (в связи с их вынужденной «коллективной» защитой от обезвоживания, переохлаждения и хищников); *возможностью*, поглощая небольшие индивидуальные порции корма, довольно *продолжительное время кормиться* (а значит, и держаться) *вместе*, но и они способны свободно перемещаться в границах плоскости листа.

Спектр пищевых компонентов растительных субстратов, потребляемых фитофагами, включает самые разнообразные по составу и строению химические вещества – алкалоиды, глюкозиды, сапонины, витамины, ферменты, органические кислоты, дубильные вещества, эфирные масла и прочие [8]. Сравнива-

ли [9] онтогенез медведицы *Diacrisia casinetum* на основных кормовых растениях – подсолнечнике и *Mikania cordata*. Хотя на *втором* – насекомые развиваются быстрее, параметры массы, выживаемость всех стадий и сроки жизни имаго, при питании личинок на *первом* растении, много выше. Причина – в разной пищевой ценности: листья *первого* – содержат больше белков и меньше фенолов.



Рисунок 2 – Личинка листоеда-радужницы, питающаяся соками рогоза; дыхательный коготок (на заднем конце тела) погружен в воздухоносный сосуд (показан пунктиром) растения (рис. С.И. Павлова)

Пищевая специализация насекомых-фитофагов ([10] с авторскими добавлениями):

Фитофагия – личинки и имаго листоедов питаются живой растительной массой (трофический спектр имаго гораздо шире, чем у личинок).

1. **Монофагия** – питание связано с растениями *одного* рода: а) **монофагия 1-й степени** (узкая) – питание на 1-ом виде (даже на *одной* биологической форме этого вида – например, *Timarcha tenebricosa* F. – на ксероморфной форме подмаренника *Galium verum*); б) **монофагия 2-й степени** (средняя) – питание на группе близких видов 1-го рода; в) **монофагия 3-й степени** (широкая) – питание на растениях 1-го рода.

2. **Олигофагия** – питание на ограниченном круге растений: а) **эуолигофагия** – питание на ограниченном круге (близких видов) с объемом, подобным семейству: 1) **эуолигофагия 1-й степени** – питание на растениях 1-го семейства; 2) **эуолигофагия 2-й степени** – питание на растениях близких семейств внутри 1-го порядка; 3) **эуолигофагия 3-й степени** – питание на растениях разных, но близких порядков; б) **олигофагия комбинированная** – питание на растениях 1-го семейства и другом растении, «систематически не родственном»; в) **олигофагия дизъюнктивная** (биотопическая) – питание на ограниченном числе родов разных порядков; г) **олигофагия онтогенетическая** (временная) – смена кормового растения в процессе развития; д) **олигофагия локальная** (пространственная) – смена кормового растения в разных частях ареала.

3. **Полифагия** (многоядность): а) **полифагия 1-й степени** – питание на растениях 1-го класса; б) **полифагия 2-й степени** – питание на растениях разных классов.

Фитосапрофагия и **сапрофагия** – питание группы форм (большинства Clytrinae и Cryptocerphalinae), у которых в той или иной мере наметился переход от типичной фитофагии и филлофагии к сапрофагии. Поскольку последняя более характерна для аридных районов (с сильно укороченным вегетационным периодом), степень ее облигатности в пределах ареалов сильно варьирует.

Факультативная антофилия – нерегулярное питание пыльцой, по меньшей мере, 2-х десятков видов растений характерно для ряда видов (свыше 10) семейства [11]. И хотя, по нашим наблюдениям, наиболее обычны на цветках – *Cryptocephalus sericeus* L. (рис. 3), *C. violaceus* Laich. и *C. bipunctatus* L. (рис. 4), даже они не являются типичными поллинофагами, т.к. не имеют специализированных челюстей для «загребания» пыльцы [11]. Кроме пыльцевых «зерен», они питаются также элементами цветка (часто отдавая им явное предпочтение), например, лепестками венчика [12]. Бабочки-нимфалиды *Asterocampa* spp., зарегистрированные [13] на цветках *Colubrina texensis*, в отличие от типичных насекомых-опылителей, не участвуют в переносе пыльцы, не пьют нектар, а высасывают из центрального зеленого диска цветков жидкость, богатую аминокислотами (весомый повод для посещения).

Факультативное хищничество было отмечено [1; 10] у мирмекофильных и термитофильных сапрофагов рода *Clytra* (потребляющих животную пищу – яйца, личинок и куколок муравьев).

Спектр питания имаго обычно отличается от такового – личинки. У настоящих фитофагов он гораздо шире, нежели у трофически специализированной личинки [10]. У видов со смешанным питанием личинка «склонна» к переходу к фитосапрофагии и полной сапрофагии, при этом имаго (оставаясь всегда «чистыми» фитофагами), не обнаруживают сколько-нибудь выраженной специализации.

Стратегия кормового поведения – сложный комплекс поведенческих реакций, ориентированный на поиски и завладение кормом, требующий из совокупности разных стимулов адекватного первоочередного выбора главных и перспективных направлений приложения сил.

Тактика кормового поведения – отдельные реакции или их блоки, направленные на реализацию конкретных действий по завладению кормом (например, поиски в пространстве кормовых растений с дистанций разной протяженности).

При ориентации в пространстве (например, поисках корма) насекомые пользуются всеми органами чувств, которыми располагают, но доминирует обоняние (т.е. ольфакторный анализатор). Их поисковая деятельность представлена, главным образом, последовательными сериями безусловно-рефлекторных актов. Ольфактометрия показала [14], что крылатые и бескрылые особи *Aphis glycines* дистантно реагируют на запах *Glycine max* – вторичного кормового растения (как выяснилось, более аттрактивного) и *Rhamnus daurica* – первичного кормового растения (химически менее привлекательного), а уже контактно ищут в первую очередь свое основное кормовое растение.

Дистантные ольфакторные поиски корма – восприятие антеннами насекомого (рис. 5) аттрактан-

тов (пахучих частиц) основных кормовых растений, «рассредоточенных» в приземном воздушном пространстве, на сравнительно большом (относительно размеров тела насекомого) расстоянии. Дистантная ольфакторная ориентация в пространстве, в свою очередь, подразделяется на 2 «настройки» – *грубую* (весьма приближенную) и *тонкую* (более точную и детальную).

Грубая и тонкая дистантные ориентации.

Грубая настройка позволяет жукам-листоедам со значительного расстояния (нескольких десятков метров), в пределах больших пространств вести поиск адекватного (привычного для них) местообитания, с благоприятным микроклиматическим режимом (в первую очередь режимом влажности), высокой концентрацией основных кормовых растений (сплошных древостоев или отдельных групп деревьев, зарослей кустарников, сообществ травянистых растений). Так, первое время, после миграции с мест зимовки (в лесополосах) на поля, до 75% популяции жуков *Ouleta melanopus* L. сосредотачивается во влажных низинах, с развитой растительностью [15]. Подобная биотопическая приуроченность объясняется лучшими на данный период условиями питания (обилием здесь сочных, активно вегетирующих растений).

Тонкая дистантная ориентация позволяет насекомому в границах уже найденного биотопа обнаруживать местонахождение группы кормовых растений, отдельного растения или конкретного его участка (привлекательного для фитофага в качестве пищевой «площадки»). В результате полевых исследований нами установлено [15], что в теплую безветренную погоду средний порог ольфакторной чувствительности для большинства видов жуков-листоедов лежит в пределах 5–7 м. Однако, наблюдаются и лучшие результаты, например, жук *Plagioderma versicolora* с расстояния 10–15 м практически безошибочно выбирает направление полета к группе кормовых кустарниковых ив. С расстояния же 20–25 м число ошибочно взятых при старте векторов возрастает у него уже до 30–40%.

Контактные ольфакторные поиски корма – узконаправленное, локальное (на минимально малых, соизмеримых с длиной тела насекомого или несколько больших, отрезках пути), пошаговое запаховое обследование, позволяющее насекомому обнаруживать в сравнительно ограниченных пространственных пределах (на одном растении, побеге, группе листьев или даже отдельном листе) наиболее оптимальный для кормления участок (на более мягком и сочном, молодом листе; в нетронутой другими жуками части листовой пластинки; в секторе растения, затененном от прямых солнечных лучей расположенной выше мутовкой листьев; в секторе, загороженном от прямого действия ветра стволом дерева и т.п.) среди других, более или менее, сходных «площадок».

Выбор сектора питания в пределах основного кормового растения зависит от расположения зоны нарастания (обычно в верхней и внешней части кроны), где сосредоточен больший процент молодых листьев (в тканях которых осуществляется интенсивный синтез биологической массы растения и в большом количестве присутствуют компоненты построения клеток и зеленой массы), реже – в толще взрослых ли-

стьев (ткани и проводящие сосуды которых уже сформированы и потому зона лучше обеспечена водой и минеральными веществами, поступающими из почвы). В итоге выкармливания личинок монофага *Ergolis merione* (более предпочитающих молодые листья) и полифага *Pericallia ricini* (охотно потреблявших взрослые листья) на кустарнике *Ricinus communis* выяснилось [16], что показатели эффективности роста были выше при питании молодыми листьями, а поедание взрослых листьев обеспечивало лучшую утилизацию корма.

Питание обязательное (регулярное) – имеет разную дневную продолжительность [17] на разных этапах развития листоедов (примерно 44% полезного времени оно занимает у личинок, 34% – у неполовозрелых имаго, 6,5% – у спаривающихся имаго и 39% – у оплодотворенных, готовящихся к яйцекладке самок).

Питание дополнительное (созревания) – после выхода из фазы куколки, чтобы достичь полового созревания, молодые жуки в течение 5–10 дней дополнительно кормятся на основных кормовых растениях.

Акт питания – обработка (измельчение) пищевого комка, после скусывания или соскабливания зеленой массы с поверхности листовой пластинки, осуществляется в горизонтально ориентированной преоральной полости, ограниченной с обеих сторон мандибулами, а в вертикальном направлении – верхней и нижней губами. Сам акт питания реализуется при сочетании 2 воздействий: *механического* и *химического* (ферментативного). Последовательными движениями мандибул (из стороны в сторону) и максилл (снизу вверх и к центру) пищевой материал перетирается, превращаясь в суспензиобразную кашу, которая затем орошается секретом слюнных желез и ферментами средней кишки. По утверждению Дж. Поузета и соавт. [18], ферменты активны только при взаимодействии друг с другом и при pH ~6. Установлено также [19], что от каждой порции корма в момент его перетирания (перед самым заглатыванием пищевого комка), в результате просачивания жидкости из не совсем герметичной ротовой полости, личинки теряют около 30% пищевой массы. Таким образом, эффективность усвоения ими корма составляет только 70%.

Кроме *основных* кормовых растений (пригодных для питания и нормального развития личинки, и соответственно являющихся основными также и для имаго) существуют *дополнительные* (замещающие) растения. Назначением последних служит создание базы для пережидания отдельных неблагоприятных периодов в жизни насекомого (например, при отсутствии в определенный момент необходимого количества основного кормового растения или в случае жесткой конкуренции, при образовании большого скопления жуков на сравнительно ограниченной площади). Состав «круга» дополнительных растений нестабилен [10].

Каннибализм – адекватная реакция фитофагов на ухудшение условий обитания. Компенсаторный каннибализм, отмеченный нами [20] у личинок *P. versicolora*, при наблюдении их в экстремальных условиях (в том числе, и созданных экспериментально), позволяет отдельным, более сформированным и активным особям успешно переживать неблагоприятные при-

родные ситуации и сохранять «очаги» локальных популяций вида. Яйца, личинки младших возрастов и куколки поедаются взрослыми личинками и жуками (за исключением куколок), в первую очередь, при недостатке воды, во вторую – корма. Кроме того, нами замечено, что потреблявшие животные пищевые субстраты личинки и жуки способны голодать дольше, чем после потребления растительного корма.

Параллельная пищевая предпочтительность характерна в большей степени для видов с достаточно ограниченным ассортиментом кормовых растений (в их числе, широкие монофаги и узкие олигофаги). Проявляется она в том, что фитофаг, более или менее, одинаково реагирует на определенный набор видов растений, например, *Clytra quadripunctata* L. в одинаковой степени потребляет следующие виды розоцветных: боярышник волжский, вишню степную, сливу колючую (тёрн), ежевику. Выбор ею того или иного растения диктуется, по всей видимости, не столько его пищевыми качествами, сколько – расстоянием от жука до конкретного объекта питания.

Последовательная пищевая предпочтительность выражена в активном стремлении жука потреблять конкретный вид растения. После изъятия этого корма (например, в эксперименте), насекомое легко переключается на другое (обычно родственное) растение, после его удаления – на *третье* и т.д. Так, колорадский жук кормится на листьях картофеля, потом – баклажанов, томатов, белены, далее – березы повислой и клена американского. Разумеется, характер повреждения основных кормовых и замещающих растений совершенно различен – листья *первых* грубо обгрызались или съедались целиком, погрызы листовых пластинок березы имели вид округлых линзовидных выскабливаний или небольших круглых отверстий. Было ясно, что насекомое использует данный пищевой субстрат, чтобы как-то восстановить баланс влаги и энергии.

Характерные типы повреждений растений

Тип (рисунок) повреждения листа крайне индивидуален у каждого вида (и питающейся фазы) насекомого [21], и зависит от особенностей строения его ротового аппарата и объема съеденной зеленой массы (считается, что подобных типов повреждений растений насекомыми около 40). Поскольку у жуков-листоедов (личинок и имаго) – грызущие ротовые органы, то повреждения соответственно будут иметь характер разной формы (примерно 7 вариантов) выгрызов листовой пластинки.

Грубое выгрызание – листовая пластинка начинает деформироваться насекомыми обычно с краёв; повреждения имеют незакономерный (часто случайный) контур, крупные жилки местами сохраняются.

Дырчатые повреждения – по всему пространству листовой пластинки выгрызаются разной величины и формы (чаще округлые) отверстия (рис. 6), при этом крупные жилки не затрагиваются.

Скелетирование – мягкие ткани с обеих сторон листовой пластинки тщательно соскабливаются (личинками младших возрастов ряда видов листоедов); жилки, включая и очень тонкие, не повреждаются (при этом становится отчетливо виден «скелет» листа).

Выгрызание «оконцев» – выскабливается более мощная, обычно нижняя (реже верхняя), паренхима листа. Образуется «оконце» – отверстие, затянутое прозрачной пленкой эпидермиса (иногда сквозное).



Рисунок 3 – Жук *Cryptocephalus sericeus* L., поваливший тычинку и приготовившийся к поеданию пыльцы, на цветке чистотела большого (фото О.В. Павловой)



Рисунок 4 – Жук *Cryptocephalus bipunctatus* L., поедающий пыльцевые «зерна» цветка степной вишни (фото С.И. Павлова)



Рисунок 5 – Дистантные поиски (видны выставленные вперед, раздвинутые антенны) жуком *Donacia marginata* Норре. основного кормового растения (фото В.Н. Макаренкова)



Рисунок 6 – Лист калины обыкновенной, «продырявленный» жуками *Pyrrhalta viburni* Payk. (фото С.И. Павлова)



Рисунок 7 – Массовое скопление (до 250 особей) имаго 2 видов крестоцветных блошек и их повреждения на листе обыкновенного хрена (фото О.В. Павловой)



Рисунок 8 – «Цепочки» прокусов жука *Donacia dentata* Норре., сделанные во время кормления, на поверхности листа частухи болотной (фото В.Н. Макаренкова)

Язвенное выгрызание (выскабливание) – с нижней (реже верхней) стороны листа жуками выскабливаются неглубокие ямки-язвочки (рис. 7), типичные для стеблевых, свекловичных, льняных и др. блошек.

Минирование – паренхима листа выедается личинкой изнутри, между верхним и нижним эпидермисом.

Образовавшаяся воздушная полость, лентовидной или спиралевидной формы, называется «миной».

«Цепочные» прокусы – зигзагообразные «дорожки» щелевидных повреждений, делаемые по ходу перемещений по листу (рис. 8); двигаясь вперед, жук *Donacia dentata* прокусывает эпидермис (справа от себя) и вы-

сасывает сок из паренхимы; когда тургор падает, насекомое делает новый прокус (теперь уже слева).

Объем поглощаемого корма личинкой листоеда в 2–8 (в среднем – в 5–6) раз меньше растительной массы, потребляемой имаго [22]. Количество использованного жуком корма примерно равно объему, потребленному потомством 1-й только самки в личиночной стадии (а т.к. смертность личинок максимальна у младших возрастов, поедающих крайне мало корма – этой цифрой вполне можно пренебречь). Объем корма, потребленного за полный цикл развития (от яйца до яйца), в 15–35 раз превышает средний вес взрослого жука. Однако, при обилии корма (даже столь интенсивное его потребление), не вызывает необходимости (например, у насекомых) разделения территории на кормовые участки или охраны мест питания.

Степень усвояемости корма, по данным Ю.М. Зайцева и Л.Н. Медведева [22], близка к 50%, и особенно высока у личинок, потребляющих калорийную паренхиму и не трогающих эпидермис и жилки.

Коэффициент прироста биомассы составляет величину порядка 0,1–0,2 для личинок (особенно он высок у особей младших возрастов) и 0,01–0,07 – для имаго [22]. Установлено также [23], что максимальная относительная скорость роста личинок на единицу их массы и времени характерна для видов, питающихся на травянистых растениях, а минимальная – для листогрызущих древесных жесткокрылых.

Биоценотическое и хозяйственное значение фитофагов исключительно велико и не только потому, что они уничтожают много зеленой массы растений, иногда до 20–40% поверхности листьев [24], а и потому, что сам процесс питания фитофагов (т.е. изъятие фитомассы) является, своего рода, стимулом-релизером, значительно активизирующим продуктивность фитоценозов [25].

Локальное же «выведание», – по мнению Н.П. Наумова [12], – отличается от пастьбы тем, что относительно доступный, равномерно распределенный корм используется на месте питания полностью или в большей части, что приводит к местному уничтожению запасов пищи», тем более, если концентрация ее «потребителей» очень велика (например, когда плотность популяции крестоцветных блошек на растении хрена обыкновенного, по нашим наблюдениям – рис. 7, может достигать 250 особей на 1-м листе). Это вынуждает фитофагов оставлять прежние опустошенные места кормления (что характерно для насекомых).

В заключении следует отметить, что стратегия трофического поведения насекомых-фитофагов отличается высокой степенью сложности, включая, по меньшей мере, 20 серий локомоторных реакций, направленных на поиски (требующие тройной коррекции – дистантные, распадающиеся сначала на грубую, а затем – тонкую настройку, и контактные, т.е. пошаговые) и завладение кормом. Что же касается потребляемых фитофагами пищевых субстратов, то среди них выделяется 2 группы растений – основные (требуемые для развития личинок и имаго) и дополнительные (замещающие), поедаемые жуками в неблагоприятные сезоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Медведев Л.Н., Зайцев Ю.М. Личинки жуков-листоедов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1978. 184 с.
2. Le Berre J.R. Examen critique des methods l'étude de l'alimentation chez les insectes // Ann. nutr. et aliment., 1963, 17, № 1, 249–277. Discuss., 277–282.
3. Слоним А.Д. Среда и поведение: Формирование адаптивного поведения. Л.: Наука – ЛО, 1976. С. 15–35.
4. Уждавини Э.Р. Врожденные пищевые реакции у тополевого листогрыза *Melasona populi* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Тр. Ин-та физиол. АН СССР, 1968, 12, 163–170.
5. Уждавини Э.Р. Пищевые реакции у личинок тополевого листогрыза (*Melasona populi* L.) // Проблемы изучения колорадского жука. М.: АН СССР, 1960. С. 182.
6. Кохманюк Ф.С. Каннибализм, его экологическая и эволюционная роль // Поведение животных в сообществах: мат. 3-й Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М.: Наука, 1983. С. 72–73.
7. Медведев Л.Н., Самодерженков Е.В. Жизненные формы листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих: Межвуз. сб. науч. тр. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 91–104.
8. Махлаюк В.П. Лекарственные растения в народной медицине. М.: Нива России, 1992. 477 с.
9. Banerjee T.C., Haqui N. Influence of host plants on development, fecundity and egg hatchability of the arctiid moth *Diacrisia casignetum* // Entomol. exp. et appl., 1985, 37, № 2, 193–198.
10. Медведев Л.Н., Рогинская Е.Я. Каталог кормовых растений жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) фауны СССР. М.: ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова АН СССР, 1988. С. 13–23.
11. Гринфельд Э.К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Л.: ЛГУ, 1978. С. 68–91.
12. Наумов Н.П. Экология животных: Учеб. пособие для гос. ун-тов. 2-е изд. М.: Высш. школа, 1963. С. 58–340.
13. Neck Raymond W. Significance of visits by hackberry butterflies (Nymphalidae: *Asterocampa*) to flowers // J. Lepidopter. Soc., 1983, 37, № 4, 269–274.
14. Du-Yong-jun, Yan-Fu-shun, Han-Xin-li, Zhang-Guang-xue // Kunchong xuebao = Acta entomol. sin. 1994. 37, № 4. С. 385–392.
15. Павлов С.И. Влияние экологических факторов на адаптивное ориентировочное поведение жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1. С. 120–124.
16. Chockalingam S., Krishnan M. Influence of foliage age on food utilization in the final instar larva of a monophagous and a polyphagous insect pest // J. Adv. Zool., 1985, 5, № 1, 1–9.
17. Павлов С.И. Временные бюджеты дневной активности жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) на разных этапах их генерационного цикла // Самарский науч. вестник. 2016. № 1(14). С. 47–51.
18. Pouzat J., Pouzat M.H., Brocas J. La prise alimentaire chez *Anthia sexmaculata* F. (Caraboidea: Anthiidae) // Bull. Soc. scient. Bretagne. Sci. math., phys. et natur., 1966(1967), 41, № 3–4, 257–279.

19. Prestidge R.A. Ingestion and assimilation efficiency of *Aeshna brevistyla* and *Hemicordulia australiae* larvae (Odonata) // N.Z.J. Mar. and Freshwater Res., 1979, 13, № 1, 193–199.

20. Павлов С.И. Каннибализм как адекватная реакция животных на ухудшение условий обитания // Проблемы современной биологии: мат. VIII Международ. научно-практич. конференции (15.04.2013). М.: Спутник+, 2013. С. 51–56.

21. Определитель сельскохозяйственных вредителей по повреждениям культурных растений / Ред. Г.Е. Осмоловский. Л.: Колос – ЛО, 1976. 696 с.

22. Зайцев Ю.М., Медведев Л.Н. Личинки жуков-листоедов России. М.: ТНИ КМК, 2009. 246 с.

23. Scriber J.M., Slansky F.Jr. The nutritional ecology of immature insects // Annu. Rev. Entomol. Vol. 26/ Palo Alto. Calif., 1981, 183–211.

24. Бровдій В.М. Екологія і практичне значення жовтого вербового листоїда (*Galerucella lineola* F.) // Доповіні АН УРСР, 1968, Б, № 2. С. 176–179.

25. Мамедов А.А. Регуляция взаимоотношений в системе «фитофаг-кормовое растение» на примере хлопковой совки (*Heliothis armigera* Hb.) и хлопчатника // Пищевая специализация насекомых (экологический, физиологический, эволюционный аспекты) / ред. С.Я. Резник. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 93–107.

TROPHIC BEHAVIOR STRATEGY OF PHYTOPHAGOUS INSECTS (AN EXAMPLE OF LEAF BEETLES COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2016

S.I. Pavlov, candidate of biological sciences, associate professor of Biology, Ecology and Methods of Teaching Department
Samara State University of Social Sciences and Education, Samara (Russia)

Abstract. The feeding behavior and feed spectra of the active life phases (imago and larvae) of 25 background species of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) were studied in Samara region during 1974–2014. The analysis of trophic relationships members of these insects associated with about 400 species of higher (angiosperms) plants from 50 families and 2 classes is interesting not only in terms of their agricultural value, but also when considering bioecology issues (clarification of possible contacts of the organism with the environment). The strategy of the feeding behavior of phytophagous is a complex, which includes 20 episodes of behavioral responses, focuses on the search and acquisition of food and requires choosing the right direction of the influences. Food specialization provides (in order to avoid competition between types of consumers) the existence a rich assortment of food resources and different ways of their use (herbivore and detritivore, optional – food pollen and predation, cannibalism – only 8 types). There are two groups of plants consumed by phytophagous. They are basic (normally developing larvae and imago) and additional (used by imago in unfavorable periods) plants. The search for insect food consists of three types of reactions. They are distant (coarse and fine setting) and contact reactions. Agricultural importance of leaf beetles is determined by not only damage to plants, but also the action stimulating the productivity of phytocoenosis.

Keywords: leaf beetles; imago; larvae; Samara Region; strategy of trophic behavior; food specialization; herbivore; detritivore; optional food pollen; main fodder crops; residual fodder crops; search of food; distant orientation; contact orientation.

УДК 502.35

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССА РЕНАТУРАЛИЗАЦИИ УСТЬ-СОКСКОГО КАРЬЕРА

© 2016

Н.В. Прохорова, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии, ботаники и охраны природы
Ю.В. Макарова, кандидат биологических наук, ассистент кафедры экологии, ботаники и охраны природы
Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва, Самара (Россия)
А.А. Головлёв, доктор географических наук, профессор кафедры мировой экономики
Самарский государственный экономический университет, Самара (Россия)
М.В. Самыкина, аспирант кафедры экологии, ботаники и охраны природы
А.М. Панкевич, студент биологического факультета
Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва, Самара (Россия)

Аннотация. Распространение открытого способа добычи нерудного сырья в Среднем Поволжье определяет актуальность исследований, посвященных искусственной рекультивации и естественной ренатурализации карьеров. В предлагаемой статье рассматриваются результаты флористического и геоботанического изучения Усть-Сокского карьера, в котором за последние 40 лет, прошедших после прекращения добычи карбонатного сырья, сформировалась вторичная растительность. В настоящее время самозарастающий Усть-Сокский карьер используется как естественный полигон для изучения вторичных антропогенных сукцессий, экологических, анатомо-морфологических, физиологических, биохимических и биогеохимических особенностей растений. В пределах карьера зафиксировано произрастание 107 видов сосудистых растений, принадлежащих к 83 родам, 35 семействам, 5 классам и 4 отделам. В составе локальной флоры карьера выявлено 6 краснокнижных видов Самарской области. Проникновение видов в карьер осуществляется семенным путем из окружающих его естественных фитоценозов Сокольных гор. Локальная флора карьера значительно беднее флоры Сокольных гор и от-