

of the ontogenetic structure and state of coenotic populations of the rare species of the Southern Urals and Middle Volga *Dictamnus gymnostylis* (in the Samara Region and the Republic of Bashkortostan). In the Republic of Bashkortostan 20 geographical populations of the species are currently identified. In the Samara Region various published sources indicate 7–12 geographical populations of *D. gymnostylis*. The demographic structure, density of coenopopulations and habitat characteristics were studied with the use of traditional research methods in 18 trial plots: 9 in the forest-steppe zone of the Samara Region (Zavolzhye) and 9 in the southern forest-steppe zone in the Republic of Bashkortostan. Populations of the species were recorded in various types of communities: mainly meadow and shrub steppes, at the edges and under the canopy of oak groves. The number of populations in Bashkortostan is different: they number from 70–100 to 2000–5000 or even more. Presumably, the total number of species in the region is from 15 to 20 thousand copies. The total area of all known populations in the Samara Region is estimated by us at 5 hectares. The total number of individuals is approximately 2000–3000. Most of the coenopopulations of *D. gymnostylis* in the region are normal, incomplete. The absence in the spectrum of regenerative stages (seedlings and juvenile), as well as senile plants is typical. The absolute maximum falls on middle-aged generative individuals (24,1–59,0%). Almost all cenopopulations in the Samara Region are mature, and in Bashkortostan they are young (with a large share of regenerative plants). The recovery index is equal to or close to zero in the Samara Region; seedlings and juvenile plants are often absent here. In cenopopulations of the Republic of Bashkortostan, the recovery index in most cases is opposite to unity, which indicates a good replenishment of the population by young individuals. The aging index throughout the territory is close to or equal to zero (does not exceed 0,05). The state of the examined populations in Bashkortostan does not cause concern for their safety, but in the Samara Region they are vulnerable and require protection.

Keywords: *Dictamnus gymnostylis*; natural monument; Samara Region; Republic of Bashkortostan; ontogenesis; ontogenetic structure; ontogenetic spectrum; coenotic population; total density; effective density; rare view; Red Book; phytocenosis; monitoring.

* * *

УДК 595.76

DOI 10.24411/2309-4370-2019-14111

Статья поступила в редакцию 16.10.2019

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И ЗАЩИТНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ХОРТОБИОНТНЫХ И ДЕНДРОБИОНТНЫХ ВИДОВ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2019

Павлов Сергей Иванович, кандидат биологических наук,
доцент кафедры биологии, экологии и методики обучения

Яицкий Андрей Степанович, старший преподаватель кафедры биологии, экологии и методики обучения
Самарский государственный социально-педагогический университет (г. Самара, Российская Федерация)

Минияров Фарит Талгатович, кандидат биологических наук, доцент кафедры
биотехнологии, зоологии и аквакультуры, заведующий лабораторией экспериментальной зоологии
Астраханский государственный университет (г. Астрахань, Российская Федерация)

Аннотация. В течение 1974–2016 гг. в пределах центральных и северо-восточных районов Самарской области изучалось защитное поведение 14 фоновых видов жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae): семи видов обитателей открытых участков и семи видов дендробионтов. За 40-летний период исследований проведены детальные измерения микроклимата травостоя степей, лугов, рудеральной растительности и агроценозов, а также древостоев леса, колков и лесополос по 18 аналогичным параметрам. Определены качественные микроклиматические составляющие границ двигательной активности насекомых в среде их типичных местообитаний; оценена ритмика и зависимость листоедов от погодных состояний природной среды; выяснены типы защитных адаптаций (приспособлений), серий поведенческих проявлений при действии абиотических и биотических (главным образом, хищников) агентов среды. Установлены режимы господствующих воздействий на организм – уровня освещенности, влажностного режима, силы ветровых потоков. Рассмотрены адаптации, пассивные и активные двигательные защитные реакции листоедов в ответ на действие 3-х типов влияний. Выяснено, что для видов, существующих в определенном климатическом континууме, наблюдается значительная степень толерантности к факторам среды, преобладающим в данном биотопе. Помимо реальных защитных двигательных реакций, у активных фаз жуков-листоедов существует целая система врожденных морфологических и физиологических адаптаций (приспособлений), позволяющих насекомым переживать многие негативные влияния окружающей среды.

Ключевые слова: листоеды; жуки-листоеды; Coleoptera; Chrysomelidae; насекомые-фитофаги; хортобионты; дендробионты; абиотические факторы; биотические факторы; колебания численности; защитное поведение; защитные приспособления; экологический оптимум; адаптивные механизмы; Самарская область.

Общеизвестно, что стандартные адаптации (приспособления) и нормальный уровень двигательной активности животного корректируется оптимальными экологическими условиями, присутствующими в его типичном биотопе. Соответственно, при внезапном изменении степени воздействия того или иного параметра окружающей среды резко меняется «вся настройка» животного, что обычно осуществляется за счет пластичности его защитного поведения. Открытые и закрытые биотопы отличаются разным спектром экологических условий, и по этой причине адаптации и поведение довольно близких таксонов животных, обитающих в них, заметно отличаются.

Цель работы: классификация основных типов защитных реакций хорто- и дендробионтных видов жуков-листоедов в зависимости от различий в микроклиматических режимах.

Материал и методика

Материал собран авторами в 1974–2016 гг. на территории центральных и северо-восточных районов Самарской области. В качестве модельных были использованы фоновые виды (14) жуков-листоедов:

– хортобионты (7): *Crioceris duodecimpunctata* L., *Cryptocephalus sericeus* L., *Chrysolina fastuosa* Scop., *Ch. graminis* L., *Entomoscelis adonidis* Pall., *Gastrophysa polygoni* L., *Galeruca tanacetii* L.;

– дендробионты (7): *Orsodacne cerasi* L., *Labidostomis pallidipennis* Gebel., *Clytra quadripunctata* L., *Plagioderma versicolora* Laich., *Chrysomela populi* L., *Phratora vulgatissima* L., *Crepidodera aurata* Marsh.

Был использован ряд стандартных методик, разработанных авторами применительно к конкретным условиям наблюдений и тонких экологических экспериментов: 1) *визуальные наблюдения в природе* (на маршруте, модельном участке и в садках); 2) *наблюдения за поведением личинок и имаго в лаборатории* (в садках); 3) *эксперименты в садках* (по выяснению действия на хорто- и дендробионтов разных микроклиматических режимов); 4) *одновременная фото- и видеорегистрация* интересных моментов защитного поведения насекомых.

Следует подчеркнуть, что числовые значения, приведенные нами в статье, являются усредненными многолетними (за последние 40 лет) величинами, на основании авторских измерений.

Зависимость экологических параметров двух типов рассматриваемых нами местообитаний и особенности защитного поведения хорто- и дендробионтных жуков (в первую очередь, жуков-листоедов) были в той или иной степени рассмотрены рядом авторов-предшественников [1–13].

Обсуждение результатов

Нами рассмотрены, в первую очередь, адаптивные черты морфологии, физиологии и поведения, которые составляют уникальность и исключительность хортобионтных и дендробионтных видов жуков-листоедов.

Микроклимат – комплекс атмосферных условий (прежде всего, совокупность физических свойств воздуха – температуры, влажности, подвижности, атмосферного давления) на небольших пространствах, обусловленных особенностями местности (биотопа: луга, степи, поля, лесополосы, леса) [14].

Присутствие водяных паров в атмосфере, обеспечивающих определенную стабильность и инертность погодных процессов, обусловлено испарением воды с поверхности водоемов, зеленых листьев растений и почвы. Испарение происходит тем интенсивнее, и тем больше влаги содержится в воздухе, чем выше температура воздуха и интенсивнее солнечная радиация [15].

Травостой открытых пространств (рис. 1: 1 – лугов, степных участков, рудеральной растительности, агроценозов):

1) площадь проективного покрытия растений в сообществе (максимальная – до 80%, средняя – 65%, минимальная – 30–35% или мозаичная – до 20%);

2) плотность произрастания растений в сообществе (максимальная – 4,6–5,2 тыс. экз./м², средняя – 1,8–2,0 тыс. экз./м², минимальная – 0,7–1,0 тыс. экз./м²);

3) высота растений в сообществе (максимальная – 1,4 м, средняя – 0,8 м, минимальная – 0,4 м);

4) температура воздуха на уровне вершин растений (максимальная +60°C, минимальная +45°C);

5) температура воздуха на высоте 1 м от уровня поверхности почвы (максимальная +40°C, минимальная +35°C);

6) температура почвы в 6 часов (максимальная +12°C, минимальная +8°C);

7) температура почвы в 12 часов (максимальная +30°C, минимальная +25°C);

8) влажность воздуха на уровне «сгущения» (в зоне 2-го яруса) растительного сообщества (оптимальная – 40%, минимальная – 30%);

9) влажность воздуха у поверхности почвы (оптимальная – 50%, минимальная – 35%);

10) уровень освещенности близ вершин растений при ясной погоде в 12 часов (около 80 тыс. лк);

11) уровень освещенности у поверхности почвы при ясной погоде в 12 часов (около 16 тыс. лк);

12) доминирующий режим ветровых воздействий: обычно умеренный, иногда до сильного;

13) сила ветра на уровне вершин растений (максимальная при умеренном ветре – 7,3 м/с, фоновая при легком или слабом ветре – от 2,5 до 6,3 м/с);

14) сила ветра на уровне «сгущения» (в зоне 2-го яруса) растительного сообщества (максимальная – 4,7 м/с, фоновая – около 2,5 м/с);

15) сила ветра на уровне поверхности почвы (максимальная – 3,0 м/с, фоновая – около 1,5 м/с);

16) характер колебательных ветровых движений субстрата: хаотичные;

17) влияние осадков на растительное сообщество (сильный дождь – травостой местами повален, средний – сильное сотрясение растений, слабый – умеренное, ритмичное сотрясение растений);

18) толщина многолетнего плотного слоя растительного опада, иногда называемого «степным войлоком» (максимальная – 2,2, средняя – 1,5, минимальная – 0,8–1,0 см).

Древостой (рис. 1: 2 – деревья, подлесок, кустарники):

1) площадь проективного покрытия растений в сообществе (максимальная – около 88%, средняя – до 53%, минимальная – примерно 38%);

2) плотность произрастания растений в сообществе (максимальная – 25–35 экз. взрослых деревьев/100 м², средняя – 22 экз. взрослых деревьев/100 м², минимальная – 14 экз. взрослых деревьев/100 м²);

3) высота растений (взрослых деревьев) в сообществе (максимальная – 18 м, средняя – 12 м, минимальная – 8 м);

4) температура воздуха в верхней трети крон растений (максимальная +35°C, минимальная +30°C);

5) температура воздуха на высоте 1 м от уровня поверхности почвы (максимальная +25°C, минимальная +20°C);

6) температура почвы в 6 часов (максимальная +15°C, минимальная +12°C);

7) температура почвы в 12 часов (максимальная +20°C, минимальная +18°C);

8) влажность воздуха на уровне «сгущения» (центр крон) растительного сообщества (оптимальная – 65%, минимальная – 50%);

9) влажность воздуха у поверхности почвы (оптимальная – 75%, минимальная – 55%);

10) уровень освещенности в верхней трети кроны растений при ясной погоде в 12 часов (35–40 тыс. лк);

11) уровень освещенности у поверхности почвы при ясной погоде в 12 часов дня (в зависимости от степени сомкнутости лесного полога – от 0,4 до 2 тыс. лк);

12) доминирующий режим ветровых воздействий: умеренный или слабый (чаще);

13) сила ветра на уровне вершин растений (максимальная при свежем ветре – 8,5 м/с, фоновая при умеренном ветре – от 5,5 до 6,5 м/с);

14) сила ветра на уровне «сгущения» (центр крон) растительного сообщества (максимальная – 2,0 м/с, фоновая – от 0,5 до 1,2 м/с);

15) сила ветра на уровне поверхности почвы (максимальная – 2,3 м/с, фоновая – от 0,7 до 1,5 м/с);

16) характер колебательных ветровых движений субстрата: ритмичные, упругие, затихающие (довольно быстро);

17) влияние осадков (дождя) на растительное сообщество (при сильном дожде до 65%, а при слабом только 15–20% жуков может быть смыто);

18) толщина многолетнего довольно рыхлого слоя листового опада (максимальная – 14 см, средняя – 10 см, минимальная – 6 см).

Как видно из приведенных выше данных, микроклиматические параметры среды обоих типов (открытых и закрытых) биотопов заметно различаются.

Чем больше разница между дневными и ночными температурами воздуха, тем больше ощущается «континентальность (жесткость) климата», т.е. состояние разрозненных локальных экологических условий среды (даже на значительном удалении от морей, уровень «континентальности» сильно зависит от близости рек и озер или присутствия крупных лесных массивов).

Хортобионтные виды жуков-листоедов обитают на открытых пространствах, где днем жарко (до +55°C), а ночью заметно прохладнее (+12...+15°C).

Влажность на этих участках гораздо ниже (около 35%, т.е. в 2 раза меньше), чем среди древостоев. А из 30 дней месяца в течение 22–26 – регистрируется разной силы (от 2,5 до 4,7 м/с) ветер. Иначе говоря, микроклиматические условия среды открытых участков травостоев более жесткие (континентальные), нежели в лесу.

По данным М.А. Krelil [16], насекомые являются доминирующей по численности и видовому представительству группой членистоногих животных в степных местообитаниях. Их наиболее характерные приспособления связаны с профильными для таких биотопов факторами среды: высоким уровнем освещенности местности, контрастными температурами воздуха в светлый и темный периоды суток, влажностным режимом открытых участков и фитоценотической спецификой травяного покрова. Особенности адаптации насекомых к жестким микроклиматическим условиям открытых сухих территорий имеют как физиологическую, так и этологическую природу.

Отмечается [17], что, помимо механического торможения полета насекомых (бабочек), ветер может оказывать отрицательное воздействие на энергетический бюджет особи (требуемые затраты усилий и энергии на преодоление воздушных течений) и вызывает потерю влаги через испарение.

В границах закрытых биотопов (в местах обитания дендробионтов) днем прохладнее, ночью теплее, чем на лугу или в степи; влажность воздуха (по крайней мере, в гуще крон деревьев) значительно выше, чем среди даже довольно плотного и высокого травостоя. Наконец, ветровые потоки в лесу много слабее, особенно в частом лиственном древостое (да еще на уровне центра крон).

Популяции лесных насекомых обычно деятельны в дневные часы, обитатели же открытых пространств – в сумеречное и ночное время [18]. Б. Новак объясняет это более мягким режимом влажности в гуще древостоя.

По нашим наблюдениям, виды, активные днем, тем не менее делают непродолжительный «перерыв» в самые жаркие часы (примерно с 12 до 17 часов), скрываясь от влияния прямых солнечных лучей.

Установлено [19], что максимальная относительная скорость роста личинок на единицу их массы и времени характерна исключительно для видов, кормящихся на травянистых растениях, а минимальная – для дендробионтных жуков-листоедов. Это объясняется особенностью строения, плотности и энергетической ёмкости поглощаемых листоедами частей кормовых травянистых и древесных растений (качеством пищевых субстратов). По данным Ю.М. Зайцева и Л.Н. Медведева [20], степень усвояемости корма у листоедов близка к 50%, но особенно она велика у личинок (главным образом, младших возрастов), которые потребляют тонкодисперсную, разжиженную, высококалорийную паренхиму, преобладающую у травянистых растений (начинающую тут же, при попадании в ротовую полость, расщепляться и усваиваться), и минуют эпидермис, жилки и загрубевшие ткани взрослых листьев.

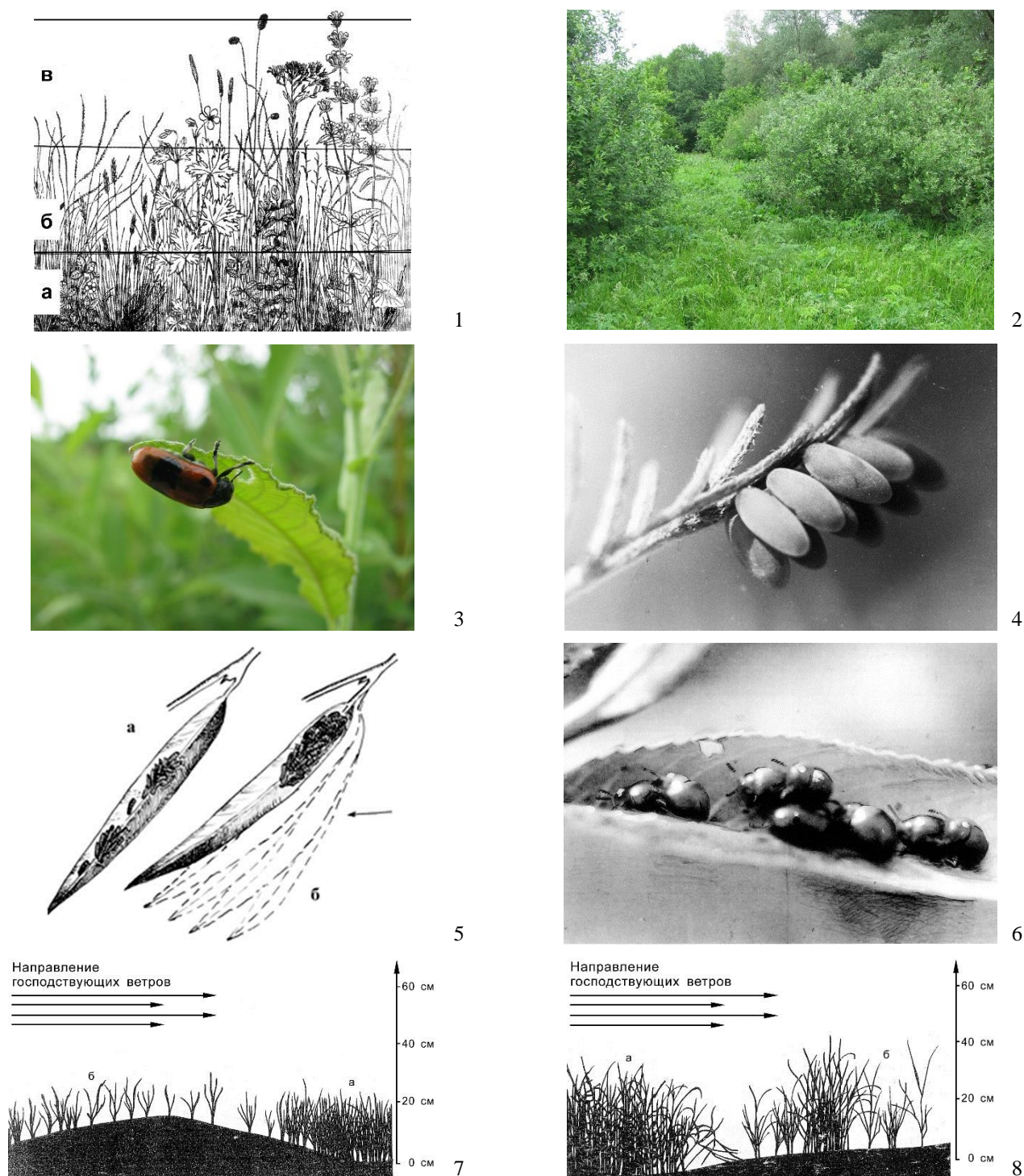


Рисунок 1 – Открытые и закрытые местообитания жуков-листоедов.

1 – типичный травостой открытых местообитаний жуков-листоедов (рис. Н. Роговой и С.И. Павлова);

цифрами обозначены его ярусы: *а* – прикорневой, *б* – центральный, *в* – верхний;

2 – поляна в густом лиственном лесу – видны взрослые деревья (3-й ярус),

ярко-зеленый подрост (2-й ярус) и кусты (1-й ярус) (фото О.В. Павловой);

3 – жук *Clytra quadripunctata* во время кормления прячется от солнца под листовой пластинкой (фото В.Н. Макаренкова);

4 – кладка листоеда *Chrysolina graminis*, размещенная в тени листа полыни высокой (фото С.И. Павлова);

5 – стратегия защиты от ветра личинок *Plagiodera versicolora*: *а* – в штиль или при слабом ветре личинки обычно рассредоточены по всей поверхности листа, *б* – во время сильного ветра личинки сползаются в плотную группу к основанию листовой пластинки, где амплитуда колебаний субстрата в 2–3 раза меньше, чем в привершинной части (рис. С.И. Павлова);

6 – во время внезапно начавшегося сильного ветра копулирующие жуки *Plagiodera versicolora* группируются на листе ивы, вдоль его центральной жилки (фото С.И. Павлова);

7 – заселение вышедшими из мест зимовки жуками *Oulema melanopus* пшеницы на стадии «всходов – кушения» (насекомые концентрируются в закрытом от ветра секторе «*а*») (рис. С.И. Павлова);

8 – перегруппировка имаго *O. melanopus* на посевах пшеницы на стадии ее «стеблевания» в более разреженный и лучше прогреваемый сектор «*б*» (рис. С.И. Павлова)

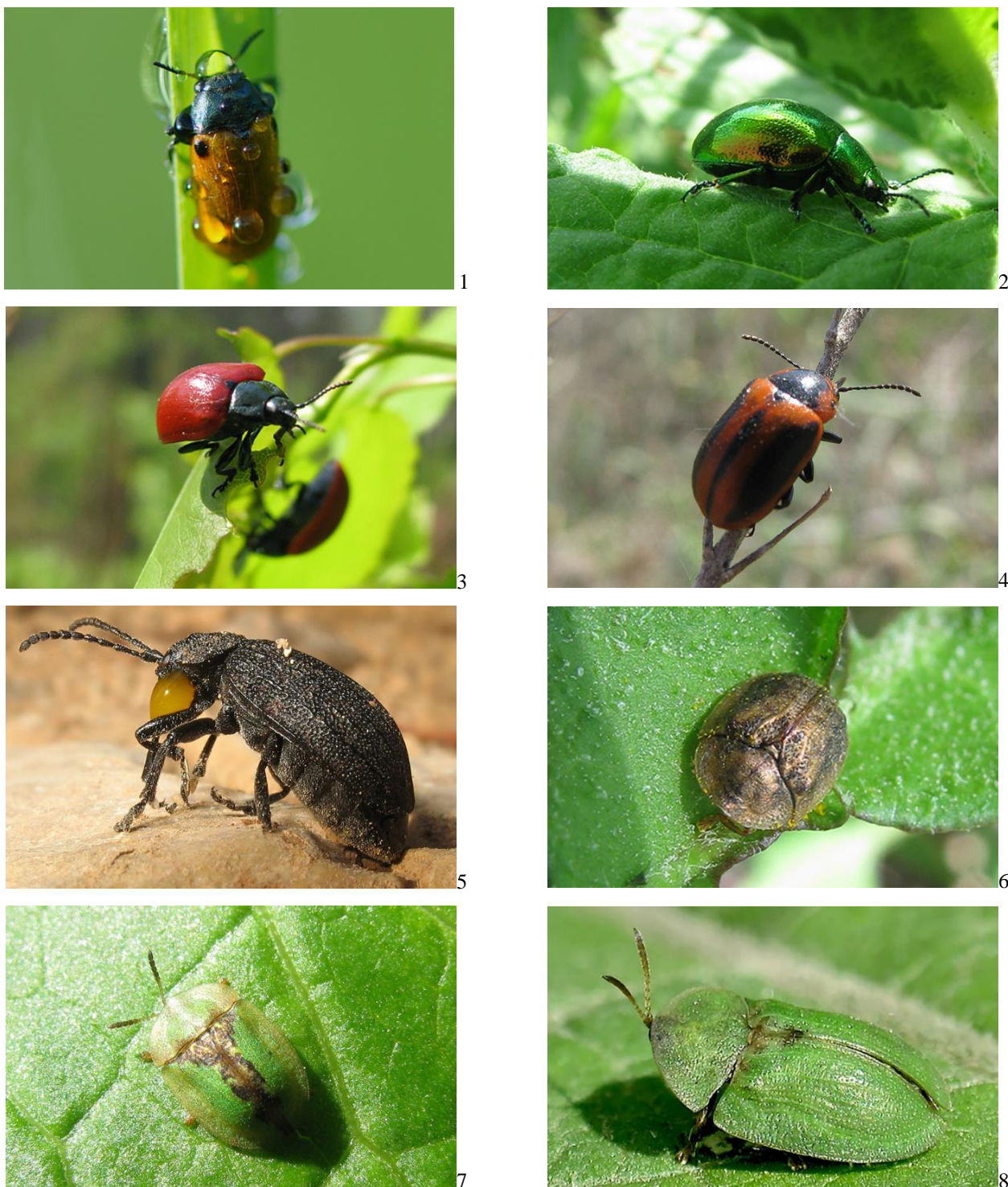


Рисунок 2 – Защитные адаптации и поведение хорто- и дендробионтов:

- 1 – застигнутый дождем жук *Labidostomis humeralis* принял соответствующую погодной ситуации защитную позу (фото В. Дмитриева);
- 2 – зеленый цвет покровов с яркой металлической иризацией хорошо скрывают жука *Chrysolina menthastri* от потенциальных хищников (фото В.Н. Макаренкова);
- 3 – широкое «поле» темно-красных надкрылий в сочетании с черными головой, переднеспинкой и ногами – надежный апосематический маркер для жука *Chrysomela populi* (фото В.Н. Макаренкова);
- 4 – еще более эффективным предостерегающим сигналом является комбинация красных «полей» и черных пятен и полос на покровах жука *Entomoscelis adonidis* (фото В.Н. Макаренкова);
- 5 – при внезапном появлении хищника, жук *Galeruca tanacetii*, не имеющий возможности экстренно скрыться, выделяет из ротового отверстия большую каплю ядовитой для врагов гемолимфы (фото Н.А. Березина);
- 6 – буро-желтые надкрылья с черными пятнами и перламутровым отливом успешно маскируют жука *Cassida nebulosa* среди пестрого травостоя (фото О.В. Павловой);
- 7 – камуфляж жука *Cassida vibex* настолько совершенен, что, если бы насекомое совсем не имело запаха, то оно было бы практически неуязвимо для своих врагов (фото В.Н. Макаренкова);
- 8 – покровы тела жука *Cassida viridis* до такой степени уплощены, что даже наружные края переднеспинки и надкрылий не загибаются вверх (фото К.В. Макарова)

Нами экспериментально установлено (на примере *Chrysomela populi*, *Plagioderia versicolora*), что жуки-листоеды предпочитают относительную влажность воздуха в интервале от 35 до 70% (еще по 5% в обе стороны являются областью пессимума). В полевых и лабораторных условиях было проведено сравнение экологических группировок жуков – хортобионтных (открытых пространств) и дендробионтных (лесных) видов. Листоеды-хортобионты предпочитают нормальную освещенность (около 80 тыс. лк) и более теплую среду (+30...+55°C), а дендробионтные виды – высокую влажность (60–75%), средние температуры среды (+20...+35°C) и умеренный сумрак (от 2 до 35 тыс. лк). Представители обеих групп отличаются также по характеру зрительной ориентации (хортобионты начинают реагировать на появление нового объекта, например, наблюдателя за 0,7–1,3 м, а дендробионты – за 0,25–0,4 м) и суточной ритмике; последняя у хортобионтов связана с температурой среды, а у дендробионтов – с динамикой светового режима в течение суток. При заселении (под действием «эффекта массы») новых участков биотопов у обитателей открытых пространств наиболее активны личинки 1–2-го возрастов, а у лесных листоедов – 3-го возраста.

Подобные же черты тяготения к открытым и закрытым биотопам у жужелиц описал Н.У. Thiele [21].

Защитные адаптации к действию абиотических агентов среды

Следует особо подчеркнуть, что у видов, принадлежащих к разным экологическим группировкам (типам местообитаний), наблюдается известное понижение порога чувствительности к действию более «привычных» для них климатических факторов среды [22]. Например, обитатели открытых остепненных участков менее чувствительны к резким скачкообразным изменениям температуры воздуха, действию сильного ветра (пороговой для них является скорость 7–8 м/с) и осадкам (дождю). Подобная адаптация к «профильным для каждого биотопа» неблагоприятным погодным условиям касается абсолютно всех сфер жизнедеятельности насекомых (и, в том числе, защитного поведения).

Последнее было доказано экспериментально, когда Е.Н. Островенко [23] удалось выработать привыкание 2-х видов насекомых (на примере муравьев) к механическому раздражению постоянно действующей воздушной струей, заметно понизив порог чувствительности насекомых к влиянию ветра и его уровню.

Защитные реакции в ответ на действие абиотических агентов среды

Температура и излучение. Высокая температура воздуха в полуденные часы и во 2-й половине дня вынуждают дендробионтных жуков-листоедов заползать под листья, служащие им защитным экраном от прямого солнечного излучения (рис. 1: 3). Не имея возможности заслониться от солнца широкой листовой пластинкой, жуки, обитатели травостоя (растений, часто с довольно узкими вытянутыми листьями), спускаются в нижние ярусы фитоценоза, иногда почти к самым корням растений, где уровень радиации на 30–40% ниже, чем у верхушек растений.

Подобную же динамику присутствия насекомых в растительном сообществе отмечает Ю.И. Чернов [24]: «В европейских луговых степях ярусно-подвижный компонент «филлобия» составляют своеобразные личинки листоедов *Timarcha*, в массе поднимающиеся в травостой лишь на непродолжительное время ночью, когда и происходит их наиболее интенсивное питание. Большую часть суток они проводят под степным войлоком, в моховом покрове, чему соответствуют особенности внешней морфологии этих голых, массивных и медлительных личинок».

Весьма оригинально представлено превентивное поведение защиты кладки яиц у травяного листоеда *Chrysolina graminis*, самка которого размещает продолговатые яйцевые капсулы, приклеивая их вертикально под узкой листовой пластинкой полыни высокой, скрывая таким образом эмбрионы в тени от прямого и жесткого солнечного излучения (рис. 1: 4).

Ветровые потоки. При действии умеренного порывистого ветра имаго и личинки листоедов, населяющих кроны деревьев, группируются близ листового черешка, амплитуда раскачивания которого и прилегающего сектора листа из всей поверхности листовой пластинки минимальна (рис. 1: 5). В этом случае насекомые меньше рискуют быть сброшенными вниз. При внезапно возникшем сильном ветре копулирующие жуки *Plagioderia versicolora* уползают от краев листовой пластинки ближе к ее центральной жилке (рис. 1: 6). Соответственно, листоеды-хортобионты спускаются из всего объема травостоя во 2-й или 1-й (в зависимости от силы ветра) его ярусы, ближе к корням растений, где амплитуда сотрясений и рывков примерно в 4–5 раз меньше.

После массового вылета [25] из мест зимовки (из сплошных лесных сообществ, небольших колков и лесополос) на поля жуки пьявицы красногрудой *Oulema melanopus* L. агрегируются (часто до 75% популяции) на пониженных участках рельефа, в увлажненных местах, с обычно загущенной (находящейся в фазе «всходов-кушения») растительностью (рис. 1: 7), избегая прямого действия холодных воздушных потоков, но уже через 2–3 недели на стадии стеблевания пшеницы жуки (иногда до 80–90% популяции) перемещаются на более возвышенные, умеренно разреженные и хорошо прогреваемые участки (рис. 1: 8).

В стеклянном цилиндрическом туннеле (названном нами «тредбаном»), через который продували со скоростью (0,5–5,5 м/с) воздух, мы испытывали влияние силы ветра на анемотаксисную активность 2-х (примерно одинаковых по конституции) видов жуков-листоедов (хортобионта и дендробионта). В качестве приманки (аттрактивных материалов) использовали побеги и зеленые листья ряда предпочитаемых жуками кормовых растений. У обоих видов (как и у обоих полов каждого вида) обнаружен выраженный положительный анемотаксис. Из хортобионтов у *Crioceris duodecimpunctata* максимальная скорость полета составляет около 3,0 м/с (и трофические полеты в «тредбане» прекращаются при скорости ветра свыше 5,0–5,4 м/с), а из дендробионтов у *Orsodacne cerasi* соответственно – 2,5–2,8 м/с и 3,5–4,3 м/с.

Атмосферные осадки. В результате частых ударов дождевых капель листья деревьев резко и беспорядочно сотрясаются, сохраняя, тем не менее, свое положение в пространстве. Чтобы не быть сброшенными с субстрата и избежать контакта с каплями воды, жуки и личинки листоедов-дендробионтов заблаговременно (примерно за 1,5–2,5 часа) начинают сползаться в гущу листьев, ближе к центральным ветвям, где, опять же, собираются под листовыми пластинками, у листовых черешков. У ряда видов существует своеобразный прием защиты от дождя: например, мы наблюдали, как жук *Clytra quadripunctata* обхватывает вертикальный побег ногами и, что есть силы ухватившись за него лапками, прижимается к субстрату брюшком, плотно прислоняя при этом лоб к поверхности растения. Падающие сверху или стекающие по побегу вниз капли попадают насекомому на голову и далее, как по «водостоку» стекают по его покровам до конца брюшка, а затем срываются вниз. Совершенно аналогичную ситуацию с жуком *Labidostomis humeralis*, застигнутым дождем, удачно запечатлел летом 2009 г. В. Дмитриев (рис. 2: 1).

Вертикально ориентированное сообщество травянистых растений иначе реагирует на дождевые потоки, под значительным давлением воды листья (главным образом, у злаков) опускаются почти параллельно стеблям трав. Логично предположить, что и защитная стратегия насекомых открытых пространств должна быть совершенно иной: листоеды спускаются ближе к корням растений, располагаясь либо на стебле под мутовкой листа головой вверх, либо на самом листе, ориентируясь головой к этой мутовке, и плотно прижимаются брюшком к субстрату.

Защитные адаптации к действию биотических агентов среды

Натурные и лабораторные наблюдения за личинками всех возрастов листоеда-дендробионта *Chrysomela scripta*, имеющими по бокам спины защитные железы, показали, что хищники избегают нападать даже на только что отродившихся личинок, поскольку отпугивающий эффект «резкого запаха» многократно усиливается за счет скученности личинок. Установлено [26], что единственным компонентом выделяемого железами защитного секрета является салицил-альдегид. Концентрация его столь велика, что в период окукливания секрет, сохраняющийся в личинной шкурке насекомого, гарантирует ему полную безопасность. А потревоженная куколка, начиная инстинктивно дергаться и сгибаться, растягивает свою оболочку, вызывая таким образом выделение секрета в окружающую среду. Даже вновь появившиеся на свет молодые жуки, касаясь своей личинной шкурки, приобретают от нее отпугивающий запах, позволяющий им первые дни жизни оставаться «неприкосновенными».

Адаптивная окраска жуков обоих типов местобитаний характеризуется одинаковыми параметрами: *спектральными рамками* (одноцветная, пестрая), *интенсивностью* (яркая, тусклая), *защитной функцией* (криптическая, апосематическая). Так, одноцветно окрашенные по 58% дендро- и хортобионтов, и соответственно по 42% дендро- и хортобионтов

имеют пеструю (или пегую) окраску покровов. Яркой (красной, оранжевой, желтой, часто металлизированной или полированной, что усиливает общую яркость фона) окраской обладают 70% дендробионтных и 100% хортобионтных видов жуков-листоедов; напротив, только 30% жуков-дендробионтов окрашены тускло. Криптическая окраска покровов тела позволяет успешно скрываться 84% дендро- и 56% хортобионтным (рис. 2: 2) видам листоедов, а апосематическая – делает хорошо заметными (предостерегающими) 14% жуков-дендробионтов (рис. 2: 3) и 42% хортобионтов.

В результате «тонких» лабораторных экспериментов выяснилось [27], что криптическая окраска, при которой выбор насекомым (чешуекрылым) скрывающегося фона (выбор учитывает уровень отражения этим фоном светового потока) определяется в большей степени генетической коррекцией, а не только визуально. Дальнейшие опыты Т.Д. Sargent и R.R. Keiper [28] показали, что, помимо адекватного выбора цветового фона субстрата, бабочки принимают определенное положение тела на поверхности, по-видимому, зависящее от структуры (рельефа и качества) субстрата, в связи с чем исследователями выдвигается предположение о наличии у насекомых органов, способных воспринимать тактильные стимулы и «подстраиваться под общее окружение». Наши наблюдения за жуками-листоедами подтвердили выдвинутый тезис: было замечено, что при приближении хищников жуки, имеющие время на подготовку к подобной встрече, затаивались, часто поворачиваясь и неоднократно меняя положение тела на субстрате.

К числу предостерегающих сигналов можно также отнести яркую оранжевую переднеспинку (*Smargadina affinis*) или брюшко (*Gastrophysa polygoni*). Часто такие бросающиеся в глаза пятна сочетаются с темными или металлизированными «полями». Яркие природные «защитные маркеры» свойственны и многим другим видам насекомых [29].

В качестве хорошо заметного апосематического «предостережения» агрессора очень эффектно смотрится сочетание яркого фона надкрылий и крупных черных пятен, полосок или рисунка (*Entomoscelis adonidis*) (рис. 2: 4).

Важными элементами защитных адаптаций насекомых, кроме особенностей их окраски, являются: размеры тела, агрегированный образ жизни, защитная химическая секреция, способность насекомого при защите выделять гемолимфу, траектория и скорость его полета.

Защитные реакции в ответ на действие биотических агентов среды

К числу защитных двигательных реакций листоедов можно отнести любые попытки насекомого избежать контакта с раздражающими его в данный момент биотическими или абиотическими агентами окружающей среды. Но реализация защиты обычно требует определенного (пусть даже короткого) времени на развитие защитной реакции, которого часто практически не бывает. В таком случае внезапно застигнутый хищником жук *Galeruca (Lilioceris, Timarcha, Leptinotarsa* и ряд др.), не имеющий времени и

возможности скрыться, поворачивается фронтально к нападающему и выделяет из ротового отверстия крупную (иногда достигающую 60% объема перед-неспинки) каплю гемолимфы (рис. 2: 5), обычно ядовитой для всех животных, не относящихся к таксону защищающегося листоеда.

Ночевки на высоких, вертикально ориентированных субстратах (камнях, стеблевидных травах и кустах) характерны для многих видов хортобионтов, обитателей открытых пространств. Подобное поведение насекомых ранее квалифицировалось исключительно как терморегуляционное (попытка уйти в зону более теплого воздуха). Однако наблюдения за прямокрылыми других исследователей [30] позволили вскрыть еще один защитный аспект такого поведения. Выяснилось, что ночевки «наверху» являются весьма эффективным приемом защиты от ночных наземных хищников (например, от кормящихся ночью грызунов).

Ночевки на кончиках древесных листьев. Что касается дендробионтных видов, то более мобильные имаго уходят на ночевку вверх кроны, размещаясь несколько выше своих «кормовых полей» (за день сильно истоптанных, изъеденных и соответственно сильно пахнущих). Здесь жуки спускаются к самым кончикам листьев и засыпают. Вероятно, выбор таких участков не случаен, т.к., во-первых, толчки конечностей подкрадывающегося хищника будут многократно усиливаться висющей массой листовой пластинки, вызывая резкие, тяжелые колебания; во-вторых, путь к отступлению атакуемого насекомого удобен и эффективен – падение вниз и затаивание. Менее мобильные и неуклюжие личинки прячутся либо в привершинной части листа, на его «ребре» (где при появлении врага с одной стороны листа личинка может переместиться на другую сторону), либо сбиваясь в плотную группу (в такой компактной «комплектации» они надежно защищены и от переохлаждения, и от хищников).

Листоеды-щитоноски – типичные хортобионты. Исключительно ярким и показательным примером взаимоотношений листоедов-щитоносок подсемейства *Cassidinae*, которых в Среднем Поволжье зарегистрировано [31] 26 видов (в том числе, только в Самарской области – 24 вида) с 46 видами травянистых растений из 5 семейств: васильковых, гвоздичных, губоцветных, маревых, сложноцветных. Интересно, что вся эволюция этой группы насекомых-фитофагов связана и шла параллельно с развитием травянистых растений открытых пространств. Все существующие ныне адаптации насекомых, их защитное поведение ориентированы на постоянное пребывание среди травостоя. Так, окраска покровов жуков (зеленая, сероватая, бурая, рыжая, с пятнами и полосами) соответствует основному цветовому фону кормовых растений (рис. 2: 6) или посторонних неживых включений («клякс» мокрой почвы, механических повреждений тканей и листовых пластинок и т.п.), местами присутствующих на их растениях (рис. 2: 7). Форма поверхности «щита» надкрылий округлая и сильно уплощенная (рис. 2: 8), поэтому при припадании к плоскости листа тело насекомого не «парусит» на ветру и жук не бывает особенно заметен.

Комплекс защитного поведения личинок и имаго щитоносок включает, по меньшей мере, 16–18 серий защитных реакций, в том числе: личинки пользуются щитком из экскрементов как зонтом от солнца или дождя, как балансиrom при перемещении с листа на лист (особенно при ветре); личинки применяют щиток как булавку, во время защиты, отбиваясь от нападающих хищников-энтомофагов; имаго загораживаются «щитом» надкрылий от нападающих хищников-энтомофагов; к реакциям «превентивной» заботы о потомстве самок следует, кроме откладки яиц, отнести еще и формирование защитной пленчатой ооотки и маскировка ее сверху чехликом из экскрементов.

В заключение следует отметить, что микроклиматические режимы в разных типах местообитаний (открытых и закрытых) существенно различаются; в соответствии с этим заметно отличаются и сами защитные адаптации (приспособления), и серии защитных реакций, применяемых активными фазами хорто- и дендробионтных видов жуков-листоедов.

Список литературы:

- Исаев А.Ю. Обзор фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Ульяновской области // Бюллетень Самарская Лука. 2005. № 16. С. 33–77.
- Бардин О.Д., Тимралеев З.А. К фауне и экологии жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) республики Мордовия // Зоологический журнал. 2007. Т. 86, № 5. С. 554–560.
- Михайлов Ю.Е. Популяционные адаптации жуков-листоедов в горных лесах Рудного Алтая // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2007. № 3. С. 29–35.
- Беньковский А.О. Способы поедания листьев у жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 12. С. 1471–1480.
- Джайнаков Д.Ш. Комплекс листоедов лесных экосистем Южного Урала // Естественные и технические науки. 2009. № 5 (43). С. 114–115.
- Магомедова С.М. Роль жуков-листоедов в естественных, антропогенных экосистемах и биоэкологические особенности важнейших видов – вредителей сельскохозяйственных культур // Юг России: экология, развитие. 2010. Т. 5, № 2. С. 51–55.
- Кучеров Д.А., Кипятков В.Е. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомологическое обозрение. 2011. Т. 90, № 2. С. 249–271.
- Пронина И.Г. Состояние изученности фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в Пензенской области // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 241–246.
- Кучеров Д.А., Кипятков В.Е., Лопатина Е.Б. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у двух видов жуков-листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae) // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2014. № 4. С. 10–21.
- Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. Трофическая специализация жуков-листоедов (Coleop-

- tera, Chrysomelidae) Приволжской возвышенности // Поволжский экологический журнал. 2014. № 2. С. 175–183.
11. Муравицкий О.С. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) г. Уфы и ее окрестностей // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. 2014. № 5. С. 3–20.
12. Гуськова Е.В., Куфтина Г.Н. Трофические связи жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) с растениями заповедника «Тигирекский» (Северо-Западный Алтай, Россия) // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2015. № 11 (133). С. 80–83.
13. Петрова А.В. Сообщество жесткокрылых-хортобионтов (Coleoptera, Insecta) в условиях ранних стадий постпирогенной сукцессии лугового участка урочища «Морозова гора» // Проблемы сохранения биологического разнообразия Центрально-Черноземного региона: сб. науч. работ. Липецк: ЛГПУ имени П.П. Семенова-Тян-Шанского, 2016. С. 40–44.
14. Андрианова Н.С. Экология насекомых: Курс лекций. М.: МГУ, 1970. 159 с.
15. Аполлонов А.П. Краткие сведения о физических факторах атмосферы // Авиационная медицина. М.: Медгиз, 1941. С. 193.
16. Krelil M.A. Adaptation et relation de l'entomofaune avec le milieu steppique // Meded. Fac. Landbouwwetensch. 1993. Vol. 58, № 2a. С. 373–380.
17. Brantjes N.B.M. Wind as a factor influencing flower-visiting by *Hadena bicruris* (Noctuidae) and *Dilephila elpenor* (Sphingidae) // Ecol. Entomol. 1981. Vol. 6, № 4. P. 361–363.
18. Novak B. Lesni mikroklima a diuranalni aktivita strevlikovitych (Col., Carabidae) // Acta Universitatis Palackianae Olomucensis. Facultas Rerum Naturalium. 1975 (1976). Vol. 51. P. 103–139.
19. Scriber J.M., Slansky F.Jr. The nutritional ecology of immature insects // Annual Review of Entomology. 1981. Vol. 26. P. 183–211.
20. Зайцев Ю.М., Медведев Л.Н. Личинки жуков-листоедов России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 246 с.
21. Thiele H.U. Was bindet Laufkäfer an ihre Lebensräume? // Naturwiss. Rundschau. 1968. Vol. 21, № 2. P. 57–65.
22. Медведев Л.Н., Павлов С.И. Брачное поведение жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомологическое обозрение. 1987. Т. 66, вып. 4. С. 745–753.
23. Островенко Е.Н. Привыкание муравьев к механическому раздражению воздушной струей // Проблемы соврем. биол.: Тр. 17 науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ, Москва, 22–25 апреля 1986 г. Ч. 2. М.: МГУ, 1986. С. 34–36.
24. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
25. Гуськова Е.В. Особенности биологии и экологии листоедов *Oulema melanopus* в условиях Южного Урала // Вестник Челябинского государственного педагогического университета. Сер. 10: Экология. Валеология. Педагогическая психология. 2003. № 4. С. 49–59.
26. Wallace J.B., Blum M.S. Refined defensive mechanisms in *Chrysomela scripta* // Annals of the Entomological Society of America. 1969. Vol. 62, № 3. P. 503–506.
27. Sargent T.D. Cryptic moths: effects on background selections of painting the circumocular scales // Science. 1968. Vol. 159, № 3810. P. 100–101.
28. Sargent T.D., Keiper R.R. Behavioral adaptations of cryptic moths. 1. Preliminary studies on bark-like species // Journal of the Lepidopterists' Society. 1969. Vol. 23, № 1. P. 1–9.
29. Pearson D.L. The function of multiple anti-predator mechanisms in adult tiger beetles (Coleoptera, Cicindelidae) // Ecological Entomology. 1985. Vol. 10, № 1. P. 65–72.
30. Heske E.J. Why do horse lubbers roost in the bashes? // Nature. 1990. Vol. 35, № 4. P. 455–458.
31. Исаев А.Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья (Ч. 3. Polyphaga – Phytophaga). Ульяновск: Вектор-С, 2007. С. 92–94.

ENVIRONMENT FEATURES AND PROTECTIVE BEHAVIOR OF CHORTOBIONTS AND DENDROBIONTS SPECIES OF LEAF BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2019

Pavlov Sergey Ivanovich, candidate of biological sciences,
associate professor of Chair of Biology, Ecology and Methods of Teaching
Yaitsky Andrey Stepanovich, senior lecturer of Chair of Biology, Ecology and Methods of Teaching
Samara State University of Social Sciences and Education (Samara, Russian Federation)
Miniyarov Farit Talgatovich, candidate of biological sciences, associate professor
of Biotechnology, Zoology and Aquaculture Department, head of Experimental Zoology Laboratory
Astrakhan State University (Astrakhan, Russian Federation)

Abstract. During 1974–2016, the protective behavior of 14 background species of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) was studied within the Central and North-Eastern areas of the Samara Region: 7 – inhabitants of open areas and 7 – dendrobionts. During the 40-year period of the research, fine measurements of the microclimate of the grassland of steppes, meadows, ruderal vegetation and agrocoenoses, as well as forest stands, stakes and forest belts on 18 similar parameters were carried out. The qualitative microclimatic components of the boundaries of motor activity of insects in the environment of their typical habitats are determined; the rhythm and dependence of leaf eaters on the weather conditions of the natural environment are estimated; the types of protective adaptations, series of behavioral manifestations under the action of abiotic and biotic (mainly predators) agents of the environment are elucidated. The modes of the dominant effects on the body – the level of illumination, humidity regime, the strength

Самарский научный вестник. 2019. Т. 8, № 4 (29)

of wind flows are revealed. Adaptations, passive and active motor protective reactions of leaf beetles in response to the action of 3 types of influences are considered. It has been found that for species existing in a certain climatic continuum there is a significant degree of tolerance to environmental factors prevailing in this biotope. In addition to the real protective motor reactions in the active phases of leaf beetles there is a whole system of congenital morphological and physiological adaptations that allow insects to experience many negative environmental influences.

Keywords: beetles; leaf-beetles; Coleoptera; Chrysomelidae; insects; chortobionts; dendrobionts; abiotic factors; biotic factors; fluctuations in population size; protective behavior; protective adaptations; ecological optimum; adaptive mechanism; Samara Region.

* * *

УДК 635.925: (470.57-25)

DOI 10.24411/2309-4370-2019-14112

Статья поступила в редакцию 25.10.2019

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ СОРТОВ СИРЕНИ В ЮЖНО-УРАЛЬСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ (Г. УФА)

© 2019

Полякова Наталья Викторовна, кандидат биологических наук,
ведущий научный сотрудник лаборатории дендрологии, лесной селекции и интродукции древесных растений
Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра РАН
(г. Уфа, Российская Федерация)

Аннотация. В работе представлены результаты многолетнего (2001–2018 гг.) изучения способов вегетативного размножения сортов рода *Syringa* L. на базе Южно-Уральского ботанического сада-института УФИЦ РАН. Цель исследования – определение наиболее эффективных и доступных способов размножения сортов сирени в климатических условиях Южного Урала, а также выявление экологических факторов, влияющих на эффективность вегетативного размножения. На протяжении всего периода исследований изучались такие способы вегетативного размножения сортов сирени, как весенние прививки, летняя окулировка, размножение воздушными отводками, зеленое черенкование. В результате исследований выявлено, что максимальный выход корнесобственного посадочного материала получается при размножении сортов зелеными черенками с применением в качестве субстрата песка или смеси песка с перлитом. В условиях Предуралья парники в открытом грунте для укоренения черенков сирени практически непригодны, т.к. укорененные черенки гибнут в них зимой или ранней весной. Поэтому в климатических условиях Башкортостана укоренение черенков сирени желательно проводить в холодной теплице. С помощью весенней прививки можно омолодить старые привитые экземпляры, а летнюю окулировку можно использовать при условии обеспечения привитым растениям комфортной зимовки, поскольку ранние заморозки, характерные для Башкирского Предуралья, приводят к гибели прижившихся и еще не одревесневших побегов. Метод воздушных отводков можно считать приемлемым и перспективным для вегетативного размножения сортов сирени.

Ключевые слова: экологические условия; климатическая зона; погодные условия; экологические факторы; световой и температурный режимы; уровень влажности; световой день; лимитирующие факторы; *Syringa*; сорта; интродукция; вегетативное размножение; субстрат; Республика Башкортостан; город Уфа; ботанический сад.

В настоящее время практика озеленения требует постоянного расширения ассортимента декоративных растений, которые предварительно должны пройти акклиматизацию в новых условиях выращивания. Одной из основных задач интродукции является не только изучение биологии растений в новых условиях культивирования, но и разработка оптимальных способов размножения этих растений [1–3]. В последние годы наиболее эффективным методом размножения трудно укореняемых растений стало микроклонирование, но, к сожалению, этот метод является довольно дорогостоящим и доступен только крупным питомникам, имеющим свои биотехнологические лаборатории [4; 5]. Поэтому в большей части ботанических садов, занимающихся проблемами интродукции, изучаются основные методы вегетативного размножения декоративных форм – черенками, отделением поросли, прививками, отводками [6–8]. Кроме того, в каждой климатической зоне эти методы могут иметь свои особенности, так как усло-

вия окружающей среды могут оказывать влияние на эффективность работы.

Сирень заслуженно считается одним из наиболее популярных декоративных кустарников и в последние годы пользуется повышенным спросом как среди ландшафтных архитекторов, так и любителей-садоводов [9]. По этой причине определение наиболее эффективных и доступных способов размножения сортов сирени остается актуальным и востребованным.

Коллекция сирени Южно-Уральского ботанического сада-института Уфимского федерального исследовательского центра РАН начала формироваться в 40-х годах XX века и в настоящее время является одной из наиболее крупных коллекций ботанического сада [10–12]. Однако в начале 2000-х годов остро встал вопрос о размножении сортов для восстановления и сохранения коллекции. Таким образом, начиная с 2001 г. на базе коллекции сирени ЮУБСИ регулярно ведутся сезонные работы по изучению различных способов вегетативного размножения