

УДК 595.768.12

ВЛИЯНИЕ АРХИТЕКТУРНЫХ МОДЕЛЕЙ РАСТЕНИЙ НА ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ С НАСЕКОМЫМИ-ФИТОФАГАМИ

И.А. Уткина, В.В. Рубцов

Институт лесоведения РАН, Успенское

Особенности реакций растений на повреждения насекомыми определяются комплексом внутренних и внешних факторов. Архитектура дерева – категория, которая может существенно повлиять на степень и особенности рефолиации деревьев, перенесших дефолиацию.

Насекомые – фитофаги, включая филлофагов - хвое- и листогрызущих насекомых, давно находятся в центре внимания специалистов по лесной энтомологии, защите растений и практиков лесного хозяйства. Однако обычно оцениваются хозяйственные последствия их деятельности: потери стволовой древесины, отпад стволов и площади погибших насаждений. Изучение взаимодействий фитофагов с лесом на разных уровнях, оценка последствий повреждения ими леса, а также совершенствование методов их учета и прогноза – одно из главных направлений исследований во всех частях земного шара.

Оценивая потери прироста стволов, особенностям восстановления листвы в кронах поврежденных деревьев исследователи ранее почти не уделяли внимания, что приводило к противоречивым выводам. Например, иногда высказывалось мнение, что именно рефолиация (т. е. повторное облиствение в том же вегетационном периоде) как результат сильной дефолиации ослабляет дерево, так как деревья несут дополнительные затраты энергии и пластических веществ на рефолиацию, отчего их ослабление, вызванное дефолиацией, усиливается. Другое мнение – рефолиация способствует восстановлению нарушенной дефолиацией фотосинтетической деятельности и позволяет дереву к осени пополнить запасы пластических веществ, что благоприятно для их последующей жизнедеятельности. Подобная противоречивость объясняется не только недостаточной изученностью регенеративных процессов в кронах повреждавшихся деревьев, но и тем, что в каждом конкретном случае сочетание взаимосвязанных и одновременно действующих факторов различно и может привести к разным результатам.

Наши многолетние исследования взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом черешчатым в дубравах лесостепи (Теллермановское опытное лесничество Института лесоведения РАН, Воронежская обл.) показали, что интенсивность и характер процесса восстановления листвы на деревьях ранней феноформы дуба после повреждения листвы филлофагами ранневесеннего комплекса зависят в первую очередь от интенсивности, сроков и кратности дефолиации. При сильном повреждении листвы в первый год облиствение происходит интенсивно, в первую очередь за счет образования регенеративных побегов из запасных и спящих почек. При повреждении листвы второй год подряд интенсивность повторного облиствения несколько снижается, на третий – резко уменьшается, среди многочисленных регенеративных побегов преобладают побеги из новых почек, заложившихся в пазухах поврежденных листьев. При неблагоприятных внешних условиях возможна гибель деревьев. Проводившиеся нами учеты почек и побегов на 1-метровых ветвях, регулярно срезавшихся из крон деревьев с разной степенью и повторностью повреждения, позволили количественно оценить эти процессы [1 – 5].

В настоящее время считается, что растения обладают регуляторным механизмом для сохранения углеродного баланса после нападения фитофагов, и это

осуществляется разными способами, путем реакций двух типов: защитных (химических и физических) и компенсаторных. Рефолиация – вид компенсаторной реакции: отрастание новой листвы взамен утраченной, наряду с увеличением интенсивности фотосинтеза оставшейся листвы.

В последние 20 – 25 лет широкое признание получила гипотеза баланса углерода и минеральных элементов (CNBH, от англ. *carbon-nutrient balance hypothesis*) [6]: распределение средств на различные защитные соединения регулируется базовыми потребностями растения – роста и размножения: если ресурсов больше, чем требуется для роста и репродукции, то они могут быть израсходованы на вторичные метаболиты, т.е. на защиту.

В последнее время CNBH все чаще подвергается критике, постепенно вытесняясь другими подходами, одним из которых является описание восстановительных процессов в кронах поврежденных деревьев с помощью таких понятий, как «модульная структура дерева», «функциональная организация дерева», «архитектурная сложность кроны», «ценность листа» и др. Из числа известных нам статей наиболее всесторонне эти понятия обсуждаются в работах группы финских авторов, в течение многих лет изучающих взаимодействие осенней пяденицы (*Epirrita autumnata* Borkh.) с березой горной [*Betula pubescens* ssp. *tortuosa* (Orlova) Hämet-Ahti] [7 – 10].

Например, статья [7] посвящена роли функциональной организации деревьев в особенностях их реакции на повреждение листвы. Авторы провели эксперименты с искусственной дефолиацией березы горной и установили, что функциональная организация, выражаемая соотношением ростовых и укороченных побегов, влияет на способы реагирования деревьев на естественную или искусственную дефолиацию разной степени. Березы – виды с гетерофильным ростом, и их кроны состоят из ростовых и укороченных побегов, имеющих разные графики роста и разворачивания листьев. Рост стволов и ветвей деревьев березы происходит за счет удлинения ростовых (длинных) побегов путем образования и роста новых модулей (узлов с отдельными листьями и пазушными почками). В следующем году часть пазушных почек образует новые ростовые побеги, другие остаются спящими, а некоторые образуют укороченные побеги. Дефолиация укороченных и длинных побегов влияет на развитие растения, но ее действие проявляется только в следующем году, так как рост в текущем году происходит главным образом за счет ресурсов прошлого года. Ценность листа зависит от особенностей органа, на котором он прикреплен (укороченного или длинного побега). Исследователи сделали вывод, что существует гормональный контроль роста побегов разного типа. Изменяя гормональный баланс побегов, фитофаги могут способствовать улучшению качества корма.

Представление об архитектурной сложности растения и ее влиянии на фитофагов обсуждается в [10]. В контексте данной работы архитектурная сложность определялась как фрактальное число – величина двухмерной проекции трехмерного оцифрованного изображения каждого дерева. Более молодые деревья были более простыми архитектурно (их фрактальное число в среднем 1,15), более старшие – более сложными (фрактальное число в среднем 1,49). Понятно, что по мере роста дерева увеличивается число образующих его крону модулей, т.е. архитектурная сложность увеличивается. Деревья с разной архитектурной сложностью обеспечивают разные условия для кормления и передвижения фитофагов, влияя на их мобильность, степень риска встречи с хищниками, наличие укрытий и т.д. Разные сочетания архитектурной сложности кроны, химических показателей листвы, внешних условий и т.п. способны оказать существенное влияние на динамику численности фитофагов.

Опыты по искусственной дефолиации [9] были выполнены в течение трех лет подряд путем сочетания в разной последовательности дефолиации в 25% и 75% на одних и тех же деревьях березы горной. Исследования показали, что замедленная

индуцированная устойчивость в основном ослабевала в первые 2 года, в то время как влияние дефолиации на рост и репродукцию деревьев продолжалось дольше. Кумулятивная дефолиация незначительно интенсифицировала устойчивость березы, а эффективность устойчивости осталась такой же, как и при однократной дефолиации в других исследованиях. Это свидетельствует о том, что даже после кумулятивных дефолиаций «убойная сила» индуцированной устойчивости березы проявляется только в таком количестве, чтобы прекратить вспышку пяденицы. Низкий уровень дефолиации (25 %) существенно не влиял на деревья, но высокий (75 %) снизил их рост и репродукцию, а также питательность для насекомых. Последовательные ежегодные дефолиации вызвали уменьшение массы женских сережек, тогда как на массу семян и их жизнеспособность сильнее всего повлияла дефолиация предыдущего года. Число сережек в пересчете на дерево больше всего зависело от дефолиации 2 года назад. Таким образом, дефолиация предыдущего года влияла на свойства сережек и семян из-за истощения нутриентов, необходимых для их развития, но более ранняя дефолиация ограничивала число сережек, влияя на детерминацию типа почек. Аналогичным образом на число ростовых (длинных) побегов влияла дефолиация 2 года назад, но кумулятивная дефолиация также уменьшала длину ростовых побегов. Деревья сохраняли листовую массу за счет роста и репродукции; сухая масса листьев, площадь листовой поверхности и удельная листовая масса незначительно и недостоверно понижались дефолиацией предыдущего года. Авторы сделали вывод, что сохранение нормальной листовой биомассы деревьями березы горной – видовая стратегия толерантности для того, чтобы справиться с изъятием части фитомассы, что для долгоживущих растений так же важно, как и индуцированная устойчивость. Из-за того, что вегетативные или цветочные структуры в укороченных побегах формируются в примордиальных почках в год, предшествующий их прорастанию, деревья не способны изменить тип почек в ответ на дефолиацию текущего года, т.е. число женских сережек не изменилось. Фиксированные инвестиции в сережки привели к недостатку ресурсов в следующем году, вызвавшему снижение жизнеспособности и массы семян. Однако дефолиация влияет на нутриентный статус следующего года, определяя формирование типа почек в течение этого года, т.е. ограничивает число и изменяет соотношение типов побегов (генеративные или вегетативные) в течение 2 лет после дефолиации. Рост длинных побегов также определяется формированием типов почек: их доля существенно (на 76 – 90%) снизилась только после 75 %-ной дефолиации два года подряд. Кроме того, хотя общая длина ростовых побегов у деревьев, перенесших 75%-ную дефолиацию, в следующем году на 47 – 77 % короче, чем в контроле, различие было достоверным, только если 75%-ная дефолиация была 2 года подряд. Обсуждая свои результаты и сравнивая их с литературными данными, в т.ч. собственными более ранними публикациями, авторы утверждают, что трейдоффы на протяжении жизни растений – основа теорий, объясняющих, как осуществляется распределение доступных растениям ресурсов на рост, размножение и защиту, и отмечают, что до сих пор мало понимания того, как и почему организмы распределяют ресурсы именно так, как они это делают. У растений изъятие фитомассы приводит к потере нутриентов и снижению производительности фотосинтеза, а также способствует уменьшению потребления нутриентов из-за отмирания тонких корней. Следовательно, интенсивное потребление листьев фитофагами снижает рост и репродукцию растений, особенно в местообитаниях с ограниченными ресурсами. Кроме того, концентрации защитных соединений часто увеличиваются после дефолиации, и это также отвлекает ресурсы от продукции вегетативных и генеративных структур. Однако уменьшенный приход ресурсов обычно не прямо пропорционален количеству потерянной листовой площади, так как возможны компенсационные механизмы. Еще один важный вывод в [9]: у лиственных древесных пород влияние потребления листьев на состояние дерева

наиболее отчетливо, когда дефолиация происходит весной, так как нутриенты, вложенные в весенний рост, образуются главным образом из ранее запасенных ресурсов. Весенняя дефолиация может также уменьшить способность растения пополнять свои резервы, так как уменьшает фотосинтезирующую листовую площадь, способную поддерживать потребление нутриентов корнями. Это приводит к снижению роста в следующем году, а после нескольких повторных дефолиаций повысит риск гибели растений из-за истощения ресурсов. Экстенсивное запасание, перераспределение ресурсов от менее существенных к более существенным функциям растений и эффективная устойчивость к фитофагам – возможные механизмы адаптации растений к потере фитомассы в таких условиях [9].

Этими же исследователями [8] разработана концепция, согласно которой реакция дерева на повреждение зависит от того, какая его часть удаляется (хвоя, побеги, почки), т.е. от того, является ли она потребителем или источником ресурсов. Например, меристемы, почки и молодые листья – это потребители, а взрослые листья – источники. По мнению авторов, реакции дерева не регулируются никакой централизованной системой, являясь продуктом относительной силы локальных меристем. Повреждение сильного потребителя или источника, его питающего, означает, что конкурирующие с ним потребители получают благоприятную для их роста возможность. Поскольку дерево – система конкурирующих апикальных меристем, которые регулируют функционирование друг друга разными способами, например гормонами, это приводит к результату, напоминающему деятельность высокоинтегрированного организма. Законы поведения модульных структур, из которых состоит дерево, генетически детерминированы и зависят от положения этих структур, ограничивая их конкуренцию между собой в пределах дерева. Поэтому равная величина изъятия, но по-разному действующая на потребители и источники, может привести к совершенно разным результатам. Новые балансы между потребителями и источниками способны модифицировать характеристики растений, и это необходимо учитывать при интерпретации результатов исследований фитофагов и растений. Кроме того, понимание взаимосвязей между потребителями/источниками растений и их потреблением фитофагами важно при анализе результатов некоторых экспериментов или наблюдений в природе, например сверхкомпенсации поврежденных, реакции на повреждение только части дерева, а также улучшения качества листьев в результате повреждения. Для понимания природы этих явлений необходимо понимать и ограничения, связанные с модулярной системой растений и способом функционирования иерархически организованных систем. Также надо понять, какие внешние или внутренние изменения модифицировали структуры и функции растений в процессе естественного отбора.

Изложенная в [8] модель конкуренции меристем предложена в качестве альтернативы упомянутой выше модели CNBH [6]. Авторы отмечают, что CNBH и подобные ей модели потребления растений часто игнорируют тот факт, что повреждение потребителей и источников у деревьев может иметь абсолютно разные эффекты. Повреждение потребителей может даже способствовать улучшению качества листовой (как корма для фитофагов), например увеличению содержания нутриентов, в то время как повреждение источников, наоборот, уменьшает качество листовой.

Даже столь краткое изложение результатов и выводов нескольких работ показывает, что при описании восстановления крон деревьев, поврежденных фитофагами, целесообразно использовать понятия модульной структуры растений.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (№ 06-04-49499).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Рубцов В.В., Уткина И.А. О показателях уровня восстановления крон у дуба после дефолиации насекомыми-филлофагами // Лесные стационарные исследования. Методы, результаты, перспективы. Тула, 2001. С. 287 – 288.
2. Рубцов В.В., Уткина И.А. Модель уровня рефолиации крон дуба после повреждения филлофагами // Лесоведение. 2007. № 6. С. 93 – 100.
3. Уткина И.А. Восстановление листьев дуба черешчатого после дефолиации крон листогрызущими насекомыми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991.
4. Уткина И.А., Рубцов В.В. Прорастание почек и регенеративное побегообразование у дуба после дефолиации насекомыми // Лесоведение. 1989. № 3. С. 46 – 54.
5. Уткина И.А., Рубцов В.В. Рефолиация дуба черешчатого после повреждений насекомыми // Лесоведение. 1994. № 3. С. 23 – 31.
6. Bryant J.H., Stuart F.S., Klein D.R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory // Oikos. 1983. V. 40, № 3. P. 357 – 368.
7. Haukioja E., Ruohomäki K., Senn J., Suomela J., Walls M. Consequences of herbivory in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*): importance of the functional organization of the tree // Oecologia. 1990. V. 82, № 2. P. 238 – 247.
8. Honkanen T., Haukioja E., Suomela J. Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant-herbivore studies // Functional Ecology. 1994. V. 8, № 5. P. 631 – 639.
9. Kaitaniemi P., Neuvonen S., Nyyssönen T. Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in mountain birch // Ecology. 1999. V. 80, № 2. P. 524 – 532.
10. Kaitaniemi P., Vehviläinen H., Ruohomäki K. Movement and disappearance of mountain birch defoliators are influenced by the interactive effects of plant architecture and induced resistance // Ecol. Entomol. 2004. V. 29, № 4. P. 437 – 446.

**IMPACT OF PLANT ARCHITECTURE ON THEIR INTERACTION WITH
PHYTOPHAGOUS INSECTS**

I.A. Utkina, V.V. Rubtsov

Institute of Forestry of Russian Academy of Sciences, Uspenskoye

Peculiarities of plant responses to insect defoliation are determined by a complex of internal and environmental factors. The architecture of a single tree is the category that can significantly influence on extent and character of refoliation of defoliated trees.