

УДК 632.768 (235.222)

Ю.Е. Михайлов

Михайлов Юрий Евгеньевич родился в 1969 г., окончил в 1993 г. Уральский государственный университет, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и защиты леса Уральского государственного лесотехнического университета. Имеет 35 научных работ по вопросам экологии и систематики жуков-листоедов, биоразнообразия хвое-листогрызущих насекомых в горных лесах, ветровальниках и на охраняемых территориях.



ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АДАПТАЦИИ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ В ГОРНЫХ ЛЕСАХ РУДНОГО АЛТАЯ*

Изучена зависимость высотной изменчивости металлической окраски жука-листоеда ореины царской (*Oreina sulcata* Gebler) от высотно-поясных комплексов типов леса и факторов внешней среды. Показана сложная структурированность популяции фитофага в оптимуме ареала при обитании в градиенте условий среды.

Ключевые слова: жуки-листоеды, популяционная изменчивость, горные леса, Алтай.

Жуки-листоеды (*Coleoptera, Chrysomelidae*) из родов *Chrysomela* L. и *Gonioctena* Chevг. на верхней границе леса в горах, интенсивно питаются на кустарниковых ивах, карликовой березе, ольхе зеленой, могут полностью дефолировать целые куртины [11]. Виды рода *Oreina* Chevг. интенсивно повреждают кормовые растения-доминанты лесных полей и лугов, достигая высокой численности (*Oreina sulcata* Gebler на Алтае – 10 ... 13 тыс. особей на 1 га [3]) и изымая в среднем более 20 % листовой поверхности и около 20 % биомассы (*O. speciosissima* Scop. в горах Чехии [12]). Виды указанных родов относятся к ключевым потребителям живого напочвенного покрова в горно-лесных экосистемах.

В горных популяциях жуков-листоедов обычны разнообразные металлические окраски (зеленая, синяя, бронзовая и др.), которые эффективно поглощают солнечную радиацию, обеспечивая нагрев и уменьшая воздействие УФ-излучения [10].

Листоед ореина царская** (*Oreina sulcata* Gebler (= *basilea* Gebler) (рис. 1) широко распространен и обычен в горах южной Сибири, но особенно многочислен в черневой тайге в высокотравье с горькушей (*Saussurea latifolia*) (*Asteraceae*) [11]. Ареал одного этого вида в Сибири сопоставим с

* Полевые исследования 2003 г. поддержаны грантом SEPG № 2181 Британского экологического общества.

**Листоед *Oreina sulcata* Gebler, в русскоязычной литературе более известный под синонимичным названием *O. basilea* Gebler, не имеет общепринятого русского названия, но *basilea* – латинизир. греч. βασιλεία – обозначает «царская».

Рис. 1. Листоед ореина царская (*Oreina sulcata* Gebler) на кормовом растении горькуше (*Saussurea latifolia*)



общим ареалом остальных видов рода *Oreina* в горах Европы, где находится центр видового разнообразия и обитают 22 вида [9]. В спектре высотных поясов ореина царская населяет поляны в горных лесах, подгольцово-субальпийский и реже горно-тундровый пояс. Указанный вид имеет очень широкий спектр цветковых морф (цветоморф), который подвержен географической и высотной изменчивости. Первая проявляется в смене с запада на восток доминирующей цветоморфы в высокогорьях [5], вторая – в замене зеленой цветоморфы низкогорий другими на бóльших высотах [2]. Разные цветоморфы обеспечивают неодинаковый нагрев, поглощая и отражая различные части спектра солнечного излучения [7]. Поэтому изменения с высотой в популяциях ореины царской, предположительно, обязаны интенсивности солнечного и, конкретно, УФ-излучения. Для выяснения этой зависимости в местах выборок мы провели инструментальные измерения высоты и солнечного излучения с учетом комплекса характеристик биотопов.

Материал и методика. Юго-западная часть Алтая – Рудный Алтай по лесорастительному районированию имеет ранг провинции, для которой характерно широкое распространение черневой тайги и высокотравных лугов [4]. Жуков собирали в Восточно-Казахстанской области, в окрестностях г. Риддера (бывш. Лениногорск) маршрутным методом от ст. Тишинский Рудник в предгорьях системы Ивановского хребта до высокогорного Малоульбинского водохранилища во второй половине июля 2003 г. Было заложено 15 пробных площадок (ПП) на трех хребтах и взято 11 выборок ореины царской общей численностью 940 экз. (табл. 1). Две выборки, собранные здесь же в начале июня 2000 г., добавлены для изучения встречаемости цветоморф по сезонам. В 2003 г. дополнительно собрано 527 экз. другого вида листоеда – *Chrysolina graminis artemisiae* Motsch. (ПП 1 и 12, см. табл. 1) – для изучения возможных параллелизмов в распространении цветоморф.

Таблица 1

Описание пробных площадок

№ ПП	№ вы-борки	Обозначение ПП	Высота, м над уровнем моря	Экспозиция	Биотоп	Выборка, экз.
1	1	Проходной Белок - стационар	1595	СЗ	Подгольцово-субальпийский	185
2	2	Проходной Белок - скалы	1595	»	То же	137
	3*	То же	1595	»	»	118
3	4	Проходной Белок - промежуточный	1430	»	Поляны в горной тайге	65
4	5	Проходной Белок - предгорья	950	В	То же	21
5	6	Проходной Белок - северо-восточный склон	1670	СВ	»	111
6	7	р. Марчиха - 1	1150	З	»	52
7	8	р. Марчиха - 2	1200	С	»	110
8	–	То же	1200	Ю	»	–
9	9	Верховья р. Малой Ульбы	1400	С	»	80
10	–	То же	1400	Ю	»	–
11	10	г. Россыпной Белок	2000	В	Горная тундра	15
12	11	Южнее Малоульбинского водохранилища	1680	СЗ	Подгольцово-субальпийский	31
13	12	Верховья р. Лев. Громухи	1680	С	То же	92
14	–	То же	1680	Ю	»	–
15	13*	г. Углоуха	850	В	Поляны в горной тайге	21

* Выборки, взятые в июне 2000 г., остальной материал собран в июле 2003 г.

На каждой ПП регистрировали высоту над уровнем моря, экспозицию склона и энергетическую освещенность в ультрафиолетовой части спектра. Для этого использовали наручный компьютер (с функциями альтиметра, барометра и компаса) SUUNTO®-VECTOR и люксметр – УФ-радиометр модели ТКА-01/3 (диапазон измерения 10 ... 200 000 мВт/м² в области спектра 280 ... 400 нм), изготовленный НТП «ТКА», С.-Петербург, поверенный центром ТЕСТ–С.-ПЕТЕРБУРГ 26 июня 2003 г.).

Собранный материал затем обрабатывали в лаборатории. Так как цветовой спектр очень широк и сложен для объективного различения отдельных цветоморф, то нами впервые для этой цели была использована стандартная международная шкала оттенков для цветных камней «GemSet»® Геммологического института Америки (GIA), любезно предоставленная ювелиром В.Н. Устюжаниным (г. Екатеринбург).

Для исследования влияния высоты, экспозиции, интенсивности солнечной радиации, высотной поясности и сезона на численность цветоморф

использовали факторный анализ совместно с регрессионным и корреляционным анализом (стандартный пакет программ Statistica for Windows 5.0).

Приводим результаты исследования.

Спектр цветовых морф. В исследованных выборках мы выделили восемь цветоморф (табл. 2). Только крайние в спектре – фиолетовая (V) и пурпурная (P) – не были отмечены на Рудном Алтае, хотя известны нам из других местонахождений. Цветоморфы, выделенные в данном исследовании, полностью сопоставимы с таковыми из других популяций ореины царской, а также любого из европейских видов рода.

Таблица 2

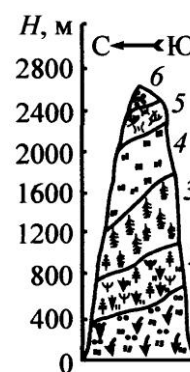
Стандартизованные спектры цветоморф у исследованных видов листоедов

Название цветоморфы	Оттенок по "GemSet" GIA	Условное обозначение	Наличие у <i>O. sulcata</i>	Наличие у <i>Ch. graminis</i>
Оранжевато-красная	orangy red	oR	+	+
Желтовато-оранжевая	yellowish orange	yO	+	+
Желтая	yellow	Y	+	+
Зеленая	green	G	+	+
Голубовато-зеленая	bluish green	bG	+	+
Зеленовато-синяя	greenish blue	gB	+	+
Синяя	blue	B	+	-
Фиолетовато-синяя	violetish blue	vB	+	-

Влияние экспозиции склона. Большинство колоний найдено на северо-западных и северных, реже – на западных и северо-восточных склонах. В трех местах выборки сделаны в долинах рек на северных склонах, но поиск на южных склонах (ПП 7, 9 и 12 в табл. 1) со сходной растительностью ничего не дал. Следовательно, ореина царская избегает южных склонов. Только колонии из предгорий и одна из горной тундры найдены на восточных склонах.

Влияние высотной поясности. В структуре высотной поясности, характерной для Рудного Алтая (рис. 2), наиболее подходящими для нашего объекта оказались именно лесные пояса растительности: большая часть материала собрана на полянах в горно-таежном и подгольцово-субальпийском

Рис. 2. Структура высотной поясности гор Рудного Алтая. Пояса растительности: 1 – степной; 2 – лесостепной; 3 – горно-таежный; 4 – подгольцово-субальпийский; 5 – горно-тундровый; 6 – нивальный (ледники и снежники) (из [4] с изменениями)



поясах (см. табл. 1). По данным для Центрального Алтая (окрестности оз. Телецкого), высотная поясность влияет на фенологию жуков [2]. Там в подгольцово-субальпийском поясе они выходят с мест зимовки во второй половине июня и имеют двухлетний жизненный цикл с двумя зимовками, в нижнем горно-таежном поясе появляются в конце мая и имеют однолетний цикл с одной зимовкой. Однако на Рудном Алтае в 2000 г. мы наблюдали жуков в верхнем поясе уже в начале июня. Указанное различие в фенологии не влияет на сборы в конце лета, когда жуков можно собирать по всей высотной трансекте.

Интенсивность солнечной радиации. Сделано 46 измерений солнечной радиации (интенсивности УФ-излучения), параллельно фиксировали высоту, экспозицию склона, облачность и время дня. Факторный и регрессионный анализы показали наибольшее влияние облачности. Учитывая, что листоеды были активны и питались только в солнечную погоду, а в пасмурную погоду и дождь прятались под листьями кормового растения, и что все выборки были взяты с 11.00 до 14.00 ч, для дальнейшего анализа мы выбрали условия безоблачного неба и указанный промежуток времени.

Усиление солнечного УФ-излучения с высотой над уровнем моря называется высотным эффектом (altitude effect). При безоблачном небе в Альпах высотный эффект полного дневного (прямого и рассеянного) излучения летом составляет $9 \pm 2\%$ на 1000 м (УФ-А) и $18 \pm 2\%$ на 1000 м (УФ-В) [8]. На Рудном Алтае высотный эффект солнечного излучения (УФ-А+В) составил 23,6 % на 1000 м, что близко к данным для Альп. Облачность уменьшает не только интенсивность УФ-излучения, но также и высотный эффект.

Обсуждение результатов. Первоначальное заключение о высотной изменчивости в окраске покровов ореины царской [2] сделано при сравнении выборок из трех точек на северо-восточном и центральном Алтае, находящихся на расстоянии 75 ... 200 км друг от друга. Эти данные не позволили получить точные выводы, но удалось уловить тенденцию, что синяя и фиолетовая цветоморфы более обычны в субальпийских популяциях, зеленая – в горно-лесных [2].

Результаты наших исследований позволяют выявить достоверное влияние различных факторов среды на спектр цветоморф с учетом полового диморфизма по данному признаку, что никогда не изучалось ранее [2, 5].

По данным с Рудного Алтая, численность синей цветоморфы возрастает с увеличением высоты над уровнем моря ($r = 0,48$), интенсивности УФ-излучения ($r = 0,48$) и от нижнего горно-лесного пояса к горно-тундровому ($r = 0,55$) (везде $P < 0,05$). Это вполне логично, так как все три фактора взаимосвязаны. Встречаемость зеленой цветоморфы уменьшается от горно-лесного пояса к горно-тундровому ($r = -0,43$), тогда как следующая в спектре – голубовато-зеленая – цветоморфа демонстрирует противоположную тенденцию ($r = 0,39$) (везде $P < 0,05$).

Цветоморфы оранжевой части спектра отличаются реакцией на сезон. Численность оранжево-красных жуков заметно ($r = -0,74$, $P < 0,01$), а

Таблица 3

Корреляции встречаемости цветоморф с факторами среды

Фактор среды	Встречаемость цветоморф							
	oR	yO	Y	G	bG	gB	B	vB
Экспозиция						-0,61		
Высота над уровнем моря		-0,63				0,56	0,61	
Интенсивность УФ-излучения		-0,67					0,59	
Высотная поясность					0,56	0,75*	<u>0,64</u>	
Сезон	<u>-0,82*</u>	-0,70*					0,55	
	-0,85*							

желтовато-оранжевых в меньшей степени ($r = -0,49$, $P < 0,05$) уменьшается от начала к концу лета. Это можно объяснить лучшей выживаемостью данных цветоморф во время зимовки, так как июньские выборки сделаны непосредственно после зимовки листоедов, а позднелетние жуки еще не пережили ее.

Дополнительную информацию дают корреляции у самок и самцов отдельно (табл. 3, в числителе данные для самцов, в знаменателе для самок; $N = 13$; показаны только корреляции, значимые при $P < 0,05$; цифры со звездочкой – в том числе при $P < 0,01$). Численность оранжево-красной цветоморфы одинаково сильно уменьшается от начала к концу сезона и у самок, и у самцов, тогда как желтовато-оранжевой – в основном у самцов, негативно коррелируя с высотой и интенсивностью УФ-излучения, что противоположно тенденции синей. Только вклад самцов в высотную тенденцию синей цветоморфы достоверен и поддерживается сходной тенденцией соседней в спектре зеленовато-синей цветоморфы (табл. 3).

У самок только зеленая цветоморфа демонстрирует достоверную негативную корреляцию с высотой и интенсивностью УФ-излучения, а зеленовато-синяя – единственная, которая реагирует на экспозицию, т. е. ее встречаемость уменьшается от западных склонов через северные к восточным (табл. 3).

Указанные корреляции, особенно материалы о половом диморфизме в этих тенденциях, говорят о наличии двухуровневой модели популяционной структуры [6] в данном случае. Это значит, что исследованные группировки подразделяются на генералистов и специалистов – две группы фенотипов с разными стратегиями и локальными нишами. В случае с орейной царской доминирующая группа, включающая зеленую и желтую цветоморфы, представляет генералистов. Они почти не реагируют на изменение факторов среды от биотопа к биотопу и представляют стабильную или консервативную часть популяции. Эту же роль в популяции играют самки [1], поэтому только у них проявляется тенденция к уменьшению численности зе-

ленной цветоморфы с высотой. Синяя и желтовато-оранжевая цветоморфы представляют специалистов. Они, наоборот, реагируют на изменение факторов среды, и, соответственно, эти корреляции более выражены у самцов, представляющих изменчивую часть популяции.

Рудный Алтай – оптимум ареала, ореина царская заселяет здесь весь возможный спектр высотных поясов, и именно в подобных градиентах условий популяция наиболее сложно структурируется [6]. По данным, полученным нами в 2004 г. на Южном Алтае (хребет Алатай северо-восточнее оз. Маркаколь), на южном краю видового ареала ореины царской сужается экониша и параллельно исчезает высотная изменчивость. Найденная там популяция заселяет лишь один высотный пояс (1500 ... 1650 м) – поляны в горной тайге и имеет только синюю цветоморфу.

У другого листоеда – *Chrysolina graminis artemisiae* – выделенные цветоморфы вполне сопоставимы с таковыми ореины царской, хотя их спектр оказался уже (см. табл. 2). Доминируют здесь другие цветоморфы – желтовато-оранжевая и желтая, и только оранжеватокрасная имеет значимое уменьшение с высотой ($r = -0,96$, $P < 0,05$).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Геодакян, В.А. Половой диморфизм и «отцовский эффект» [Текст] / В.А. Геодакян // Журн. общ. биол. – 1981. – Т. 42. – С. 657–667.
2. Долгин, М.М. О биологии *Chrysochloa basilea* Gebl. (Coleoptera, Chrysomelidae) на Алтае [Текст] / М.М. Долгин // Насекомые Восточной Сибири: межвуз. сб. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1978. – С. 154–161.
3. Долгин, М.М. Фауна и экология листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Горного Алтая (подсемейства: *Cryptocephalinae*, *Chrysomelidae* и *Galerucinae*) [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.М. Долгин. – Иркутск, 1974. – 22 с.
4. Егорина, А.В. Физическая география Восточного Казахстана. Ч. 1. Восточный субрегион [Текст] / А.В. Егорина, Ю.К. Зинченко, Е.С. Зинченко. – Усть-Каменогорск: Вост. гуманитарн. ин-т, 2000. – 124 с.
5. Креславский, А.Г. Наследственный полиморфизм, наследственный мономорфизм и их роль в эволюции рисунка у жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) [Текст] / А.Г. Креславский // Журн. общ. биол. – 1975. – Т. 36. – С. 878–885.
6. Креславский, А.Г. Экологическая структура популяций и организация изменчивости [Текст] / А.Г. Креславский // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1984. – Т. 89. – С. 50–63.
7. Шванвич, Б.Н. Курс общей энтомологии [Текст] / Б.Н. Шванвич. – М.; Л.: Сов. наука, 1949.
8. Blumthaler, M. Altitude effect of solar UV radiation dependent on albedo, turbidity, and solar elevation [Text] / M. Blumthaler, W. Ambach, M. Huber // Meteorol. Zeitschrift. – 1993. – Vol. 2. – P. 116–120.
9. Kippenberg, H. Familie: *Chrysomelidae* [Text] / H. Kippenberg, M. Doberl // Die Käfer Mitteleuropas. Supplementband 3. Krefeld: Goecke & Evers, 1994. – 142 p.

10. Lopatin, I.K. High altitude fauna of the *Chrysomelidae* of Central Asia: biology and biogeography [Text] / I.K. Lopatin // *Chrysomelidae Biology*. Vol. 3: General Studies. – Amsterdam: SPB Academic Publishing, 1996. – P. 3–12.

11. Mikhailov, Yu.E. Significance of colour polymorphism in mountain populations of abundant leaf beetles (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*) [Text] / Yu.E. Mikhailov // *Pirineos*. – 2001. – Vol. 156. – P. 57–68.

12. Pyšek, P. *Oreina speciosissima* – what is the extent of damage to the host plant? [Text] / P. Pyšek, A. Bezdek // *Chrysomelidae Biology*. Vol. 2: Ecological Studies. – Amsterdam: SPB Academic Publishing, 1996. – P. 365–372.

Уральский государственный
лесотехнический университет

Поступила 10.02.05

Yu.E. Mikhajlov

Population Adaptations of Gold-beetles in Mountain Forests of Ore Altay

The dependence for high variability of metallic colouring of *Oreina sulcata* Gebler on height-belt complexes of forest types and factors of the environment has been studied. The complex structuring of plant-feeder population in the natural habitat optimum in the environment gradient is shown.