

УДК 577.4

ЭНДО- И ЭПИСУБСТРАТНЫЕ СВЯЗИ СТЕБЛЕ-ЛИСТОВОЙ МЕРОКОНСОРЦИИ *LAMIUM MACULATUM L*

© 2003 г. С.Ф. Стебунова, Л.Н.Хицова

Воронежский государственный университет

Установлены эндосубстратные и эписубстратные связи стебле-лиственной мероконсорции яснотки крапчатой. Они имеют прямой (с фитофагами–эндобионтами) и опосредованный характер (с паразитическими перепончатокрылыми). По отношению к детерминантному растению их можно определить как трофические, топические и фензивные (для эндобионтов–фитофагов, прямых биотрофов); паразитические насекомые используют стебель яснотки как пространство для развития личинки, защиты от внешних неблагоприятных факторов (топическая и фензивная типы связи). Эписубстратные связи носят нестабильный характер и меняются в хроно-хорологическом аспекте.

Изучение биоразнообразия экосистем органично связано с выявлением функциональных “узлов жизни”, которыми являются определенные сообщества, включающие детерминирующий (эдификаторный) вид растения и группирующиеся вокруг него виды животных, совокупно приуроченные к условиям конкретной среды (склоновый тип местности в пределах конкретного ландшафта, парцеллы и т.д.).

Такой подход к изучению биоразнообразия получил название консортивного, позволяющего выявить внутрибиотопическое разнообразие и тип структуры сообщества детерминанта, влияние его фитогенного поля на связанных с ним консортов.

Мы разделяем представления ряда авторов [1,3] о консорции как “эволюционно сложившемся структурно-функциональном единстве детерминанта и консортов, основанном на специфических взаимодействиях (консортивных связях)”. В качестве детерминанта (ядра) консорции рассматривают автотрофные, гетеротрофные и сапротрофные организмы, имеющие определённый запас биомассы и более или менее сложную морфолого-анатомическую структуру. Это дает основание выделять фито-, зоо- и микоконсорции [11]. Нами в качестве детерминанта фитоконсорции (как модельный объект) выбран вид *Lamium maculatum L.*

Критерии значимости указанного объекта: 1) использование в медицине и в декоративной селекции; 2) обширность ареала и заметное региональное распространение; 3) длительность вегетации; 4) анатомо-морфологические особенности, определяющие уровень напряженности взаимоотношений с животной биотой (кормовые качества листьев, стеблей, аттрактивность цветков, характер ризосферы) и т.д.

Вокруг яснотки крапчатой как детерминанта (центрального вида) консорции формируются разные уровни консортов, различающиеся по расположению (эпи-, экзо-, эндоконсорты) и направлению вещественно-энергетического потока (биотрофы, сапротрофы, эккрисотрофы, и т.д.).

В Центральном Черноземье выполнен ряд работ по изучению консортивных связей холоконсортов, например, кувшинковых (водные) и толстянковых (наземные). Однако в них не рассматривались динамика эндоконсортов стебле-лиственной мероконсорции, что было выполнено нами на модельном объекте - яснотка крапчатая с привлечением для сравнения других видов растений этого рода (*L. amplexicaule L.*, *L. Paczoskianum* Worosch.). Так как вид-детерминант (яснотка крапчатая) обладает субстратно-фензивной особенностью, представляется актуальным выявление хронологической пролонгации и хронохорологического постоянства трофических связей фитофагов, адаптированных к ней.

Цель работы заключалась в оценке структуры консортивных связей стебле-лиственной мероконсорции модельного холоконсорта – яснотки крапчатой. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи: 1) выявление эндосубстратных групп (на уровне семейства) - эндоконсортов (внутристеблевых обитателей яснотки); 2) выяснение сезонного аспекта развития эндоконсортов; 3) установление характера связи эндоконсортов с ясноткой и эндоконсортов между собой; 4) выявление эписубстратных групп стебле-лиственной мероконсорции.

Анатомо-морфологическая характеристика и сведения о ризосферной мероконсорции *Lamium maculatum L.* приведены авторами данной публикации в ряде работ [6 – 10].

Эндоконсорты стеблевой мероконсорции изучались методом вскрытия собранных со стационарных парцелл с ясноткой крапчатой стеблей в разные периоды вегетации (перезимовавшие стебли, молодые побеги, побеги в стадии бутонизации, цветения, плодоношения) и анализа заселенности листьев (снаружи, во внутренних структурах). Первые вскрытия начаты в июле 2002 г., последние - в сентябре 2003 г.

Живые ткани растений широко используются на личиночной стадии двукрылыми насекомыми для питания и развития, нередко образующими галлы, мины, ходы в сердцевине побегов травянистых растений, древесине древесных растений. В результате формируются прочные экологические связи, без которых развитие многих видов насекомых было бы невозможным. Наиболее изученными являются виды (личинки) тех двукрылых, которые используют для питания культурные растения (плодово-ягодные кустарники, злаки, овощные культуры).

Наши собственные исследования позволили установить, что стебель яснотки привлекателен для представителей таких семейств как сциариды и агромизиды (личинки определялись по Тескею, 1976 [12]; Цалолыхину, 1999 [5] и Определителю насекомых Европейской части СССР[4]). В 2002 г. личинки сциарид обнаружены в июле-ноябре в 9 пробах со стационарных площадок, расположенных в парке «Динамо», окрестностях Ботанического сада им. Козо-Полянского и дендрария ЛТА (территориально и в физико-географическом плане единый комплекс, но с разными зонами лесостепной катены). Личинки и куколки сциарид выявлены при вскры-

тии стеблей яснотки также из 9 проб, взятых на уже указанных стационарных площадках, а также в условиях 9-го км трассы Воронеж - Москва, что позволяет предполагать более широкую дисперсию видов названного семейства как внутрестеблевых консортов. Добавим, что список внутрестеблевых консортов яснотки оказался более широким, так как помимо личинок названных семейств в него должны быть включены личинки паразитических перепончатокрылых. В условиях Усманского бора (биологический учебно-научный центр «Веневитиново») и дендрария ЛТА в стеблях яснотки в 2002 г. (июль-ноябрь) в 7 пробах нами обнаружены, кроме того, скрытноживущие виды гусениц. По предварительному определению они относятся к своеобразному роду Стигия (коSSIDы), развивающемуся в личиночной стадии в травянистых растениях.

Выявление эндоконсортов на тех же стационарных парцеллах в 2003 началось с апреля, что позволило расширить представление о заселенности ими стеблей яснотки крапчатой в разных местах обитания, а лабораторный эксперимент (выведение имаго) подтвердил наши определения внутрестеблевых обитателей холоконсорта, выполненные по личиночной стадии. Таким образом удалось установить жизненные циклы представителей двух семейств двукрылых (сциарид и агромизид). Кроме того, выведение имаго сциарид в лабораторных условиях дало возможность обнаружить паразитирующих на них перепончатокрылых и понять присутствие личинок паразитических перепончатокрылых внутри стеблей яснотки, обнаруженных при их вскрытии. Всего

Таблица 1

Распределение эндоконсортов яснотки крапчатой по стационарным парцеллам (абсолютные результаты вскрытия побегов, 2002-2003 гг.)

Стационарные парцеллы	Годы и месяцы									
	2002					2003				
	7	8	9	10	11	4	5	6	7	
ЦПКиО «Динамо»	1С*	1Ал	2С 7А л+п	-	1Ап	1Сл	5п3С 1Чг	22 Сл +п	4Ал +п 4Сл	
9-й км трассы Воронеж – Москва			1Чг 1Сл	2Сл 1Ап	1Чг 5 Сл 1Ап	1 Чг 1Ал			25Сл 12Сп 2Ал	
Ботанический сад ВГУ				1Чг	2Сл 1Ал	2Ал			1Сл 1п	
Дендрарий ЛТА				1Чг	1Сл 2Ал	1Чг 2 Мн.	1 Чг	2Ап	2Алп	
Усманский бор (уч.-науч. центр «Веневитиново»)	3С	1Чг						30 Сл 1Ап	29Слп	
Итого всех эндоконсортов	4	2	12	5	14	6	10	56	64	

*: С – сциариды; А – агромизиды; л – личинки; п – пупарии; Чг – гусеницы чешуекрылых; Мн – многоножки.

Относительная заселенность личинками и куколками стеблей *L. maculatum* (индекс отношения всех личинок и куколок к общему количеству вскрытых побегов в период цветения и плодоношения) по трем основным стационарным парцеллам (2003 г)

Эндоконсорт	Уч. - науч. центр «Веневитиново»	9-й км трассы Воронеж – Москва	ЦПКиО «Динамо»
Сциариды (личинки и куколки)	39/72; индекс=0,541	21/15; индекс=1,4	49/35; индекс=1,4

вскрыто 170 побегов на разных этапах развития (перезимовавшей, вегетативной, в стадии бутонизации, цветения и плодоношения), максимальное количество личинок двукрылых, их куколок в стеблях яснотки со всех стационарных парцелл обнаружено в стадии цветения и плодоношения *L. maculatum*. Соответственно по сезону наибольшее число обнаруженных личинок и куколок эндоконсортов приходится на июнь-июль (табл.1).

Так как наиболее многочисленными среди эндоконсортов оказались личинки и куколки сциарид, мы выявили относительную заселенность ими стеблей яснотки по трем основным парцеллам: «Веневитиново», 9-й км трассы Воронеж – Москва, ЦПКиО «Динамо».

Парцеллы на 9-м км трассы Воронеж – Москва и в парке «Динамо» расположены в пределах одной лесной катены, простирающей с юга на Север и находящейся в зоне рекреационного воздействия. Разнообразие растений значительно уступает таковому на парцелле, расположенной в Усманском бору (биологический учебно-научный центр «Веневитиново»).

В полости стебля формируется сообщество организмов, своеобразных по связям и взаимоотношению с мероконсорцией. «Первопроходчиками» являются гусеницы чешуекрылых (топическая, трофическая связь с мероконсорцией»). Гусеницы встречаются по всей полости стебля, но наибольшее скопление их экскрементов обнаружено в его нижней части. Готовые к окукливанию гусеницы покидают растение, о чем свидетельствуют обнаруженные нами отверстия в гранях стебля. Как правило, позже в полости появляются личинки сциарид, вышедшие из яиц, отложенных на молодые ткани вегетирующих побегов яснотки. Личинки сциарид имеют мандибулы, снабженные зубчиками, позволяющими выгрызть нетронутые ткани растения.

В эксперименте личинки сциарид, помещенные в чашку Петри с фрагментом стебля (24.06.03), через три дня приступили к образованию паутиной сети, а 28.06.03 – окуклились. Развитие куколки длилось 4 дня. 2.07.03 вылетели взрослые особи имаго. Личинки сциарид, согласно сведениям из литературы,

развиваются в тыквенных и пасленовых растениях и шампиньонах. Регистрация их в качестве эндоконсортов яснотки крапчатой является новым фактом, который можно рассматривать как «апробирование» сциаридами этого растения в качестве новой экологической ниши (напомним, что модельный холоконсорт – нитрофильное растение, что привлекает к нему многих беспозвоночных). Допустимо и другое толкование указанного факта: бифуркация на определенном этапе эволюции трофической специализации, что также может обеспечить переход от схизофагии (питание перегнивающими остатками стебля) к питанию живыми тканями, но внутри растения. Эндоконсорция дает преимущества ряду видов насекомых: уменьшается конкуренция из-за пищи с другими схизофагами, личинки и куколки (частично) получают закрытое убежище, защищающее от абиотических факторов, повышается надежность реализации жизненного цикла.

Личинки сциарид, проникая в стебель, как правило, распределяются по всему его внутреннему пространству. Интенсивность заселения сциаридами колеблется: от одного до 15 экземпляров на один стебель и более. Более высокой встречаемость личинок сциарид была в полостях (нижний и средний уровень) стеблей тех растений, которые находятся на репродуктивной стадии развития (цветение и плодоношение). Реже личинок обнаруживали в полости оси соцветия. В осенний период личинки сосредотачивались преимущественно около стеблевых узлов яснотки.

Окукливаются обнаруженные в яснотке личинки сциарид чаще всего (летний период) под эпидермой, в воздухоносной полости, образовавшейся в результате отслаивания эпидермы, и прилежащего к ней одного слоя колленхимных клеток), иногда непосредственно в полости стебля или на нем, а также - в почве, что подтверждают обнаружения нами куколок сциарид в области ризосферы.

Двукрылые, относящиеся к семейству Agromyzidae (агромизиды), известны более как минеры листьев (75% от всех известных видов) [2]. Но среди них нема-

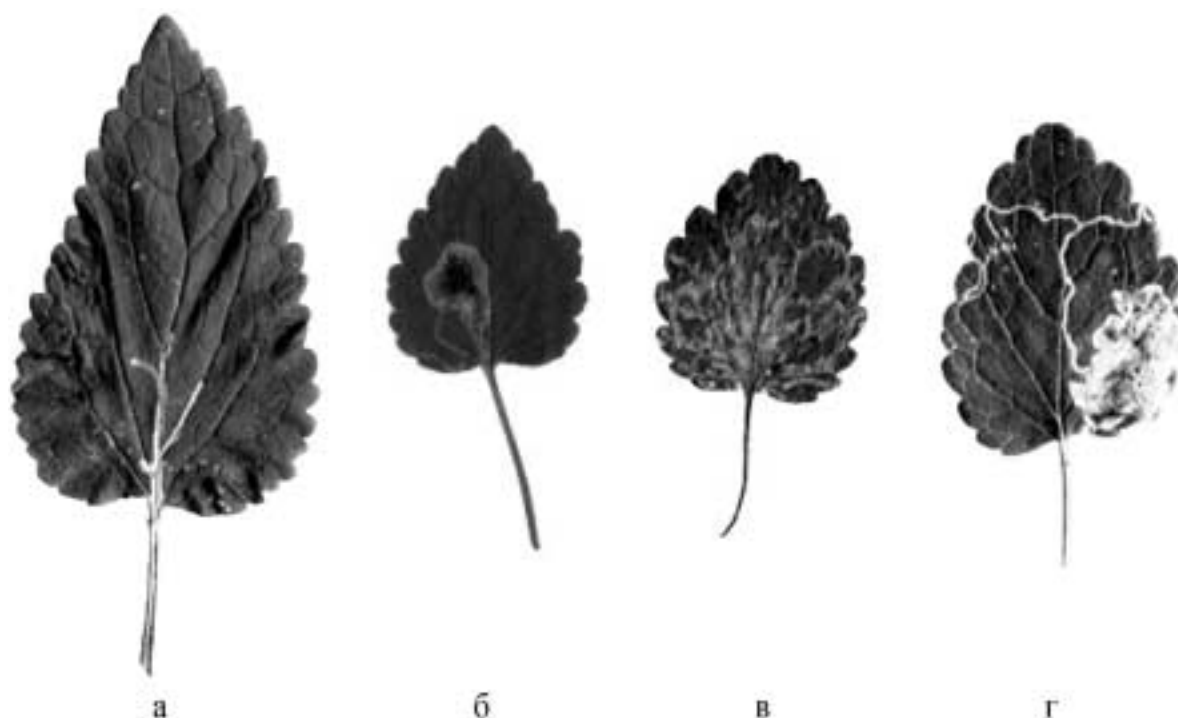


Рис. 1. Минирование листьев яснотки крапчатой агромизидами (а – черешковая мина, б - лентовидная мина, в – многоветвистая мина, г - широкая мина)

ло и тех видов, личинки которых развиваются в стеблях травянистых растений, плодах, под корой деревьев, способны делать галлы или жить в корнях.

По результатам наших исследований личинки агромизид развиваются как в листьях яснотки крапчатой, так и ее стеблях. Присутствие личинок агромизид в листовой пластинке обнаруживается по длинным ходам (минам), имеющим разную форму (лентовидную, почти нитевидную, широкую, сочетающие второй и третий признак (рис. 1). Характерным является также прокладывание ходов как по жилкам и межжилковому пространству, так и в черешках. Личинки агромизид, минирующие листья яснотки, могут окукливаться, не покидая мины, но иногда их куколки обнаруживали на поверхности листа.

Пораженность агромизидами листьев в пробах со стационарных парцелл различна, имеет достаточно явно выраженный сезонный характер. Заселенность листовых пластинок яснотки личинками агромизид нарастает к концу июля-августа, а затем снижается, хотя в некотором количестве они могут встречаться и поздней осенью (даже в ноябре, данные 2002 г.).

У личинок агромизид не прослеживается то сходство в заселении стеблей яснотки, которое характерно для личинок сциарид на парцеллах Парка “Динамо” и 9 км, что, возможно, объясняется, большим разнообразием растений-хозяев и политопностью их использования агромизидами (как внутренняя полость стебля, так и листья, причем на одном и том же растении).

В рассматриваемой консортивной системе помимо прямых (фитофаг-яснотка) присутствуют опосредованные связи: фитофаги растения (эндоконсортобионты) – их паразиты (перепончатокрылые), последние имеют с ясноткой частично и фензивную связь (развитие личинок перепончатокрылых проходит в полости стебля. Личинки паразитических перепончатокрылых обнаружены в полости стеблей, а куколки – в оси соцветия).

На основании полученных результатов можно сделать следующие выводы, касающиеся связей мероконсорции стеблей и листьев яснотки.

1. Трофические связи в системе листья и полость стебля яснотки – консорты (личинки агромизид);
2. Политопические: яснотка – агромизиды (листья и стебель – не только место для питания, но и для прохождения развития);
3. Учитывая, что личинки-фитофаги двукрылых насекомых, находясь в полости стебля, защищены от прямого воздействия факторов среды, целесообразно выделение фензивной связи в системе стебле-лиственная мероконсорция – личинки-фитофаги.

Схематично выделяемые нами связи эндоконсортов со стебле-лиственной мероконсорцией можно представить на рисунке 2.

Эписубстратные связи стебле-лиственной мероконсорции не являются стабильными (за исключением связей с алейродидами, встречающихся иногда в огромном количестве на листьях яснотки) и меняются по сезону, времени взятия проб, в разные годы.

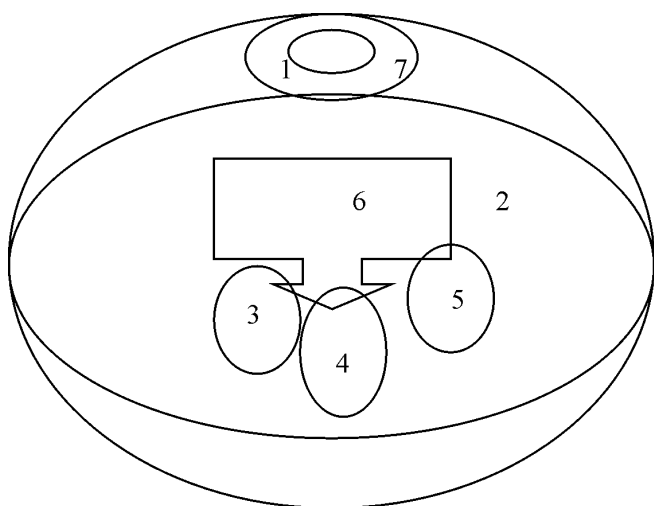


Рис. 2. Взаимосвязи эндоконсортов-фитофагов в стебле-лиственной консорции (1): 2 – полость стебля; 3, 4, 5 – личинки фитофагов; 6- паразитические перепончатокрылые; 7 - листовая пластинка и минеры

Так, в 2002 году на листья и стеблях яснотки по всем парцеллам обнаруживали в массе имаго опомизид (до 50 экземпляров в одной пробе, самки и самки), в 2003 суситинты (посетители) рассматриваемой мероконсорции были представлены самыми разными группами беспозвоночных – от моллюсков (листья) до различных групп членистоногих. Вместе с тем в указанном году четко проявились две тенденции: с одной стороны резкое снижение доли двукрылых (до одиночных особей в одной пробе), с другой - появление в массе на некоторых парцеллах длинноусых двукрылых, в том числе афагов (не питающихся в имагинальной стадии), например, амфибионтных комаров-звонцов (тендепид), регистрацию последних мы связываем с их миграцией и, возможно, роением. Полученные результаты позволяют рассматривать эписубстратную связь стебле-лиственной мероконсорции с консортами как фензивно-временную (использование поверхностей стебля и листа как “посадочных” площадок, места для возможного поиска жертвы или партнера). Большие по площади погрызы листа могут свидетельствовать и о случайном использовании яснотки в качестве пищи некрупными позвоночными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение стебле-лиственной мероконсорции яснотки крапчатой позволило установить ее эндосубстратные и эписубстратные связи. Эндосубстратные связи имеют прямой (с фитофагами–эндобионтами) и опосредованный характер (с паразитическими перепончатокрылыми). Прямая связь фитофагов–эндобионтов, являющихся непосредственными биотрофами, носит трофический, топический и фен-

зивный характер. Паразитические насекомые, жертвой которых являются фитофаги, используют стебель яснотки как пространство для развития личинки (топическая связь), защиты от внешних неблагоприятных факторов (фензивная связь), являясь в то же время вторичными биотрофами.

Эписубстратные связи носят нестабильный характер и меняются в хроно-хорологическом аспекте.

Установлен факт потребления живых тканей яснотки личинками длинноусых двукрылых – сциарид, известных до сих пор в качестве фитофагов тыквенных растений. Он может свидетельствовать о тенденции к расширению диеты личинок двукрылых названного семейства (в сторону полифагии) или малой изученности их пищевого спектра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов / В.В. Мазинг // Тр. МОИП, 1996. – Т.27. – С.117-127.
2. Нарчук Э.П. Минирующие мухи – Agromyzidae / Э.П. Нарчук // Определитель вредных и полезных насекомых и клещей зерновых культур в СССР. - Л.: Колос, 1980. - С. 266 - 273
3. Негроров В.В. Консорционный анализ семейства кувшинковых Nymphaeaceae Sab. Бассейна Среднего Дона / В.В. Негроров, К.Ф. Хмелев. - Воронеж, 1999. – 183 с.
4. Определитель насекомых Европейской части СССР: Двукрылые, блохи / под ред. Г.Я. Бей Биенко. – Л.: Наука, 1970. – Т.5., Вторая часть – 944 с.
5. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий: Высшие насекомые / Под ред. С.Я. Цалолыхина. - С-Пб, 1999.- Т.4. – 998 с.
6. Стебунова С.Ф. Изучение мероконсорции ризосферы лекарственного растения *Lamium maculatum* L. в рекреационных зонах / С.Ф. Стебунова, Л.Н. Хицова // Физическая культура как вид культуры. Межвузовский сборник научных трудов. – Воронеж, 2003. - с. 281 - 284
7. Стебунова С.Ф. К познанию сезонной динамики консортивных связей *Lamium maculatum* L. Сообщение 1 / С.Ф. Стебунова., Л.Н. Хицова // Охрана здоровья студентов: опыт работы специалистов. Межвузовский сборник статей. - Воронеж, 2001. - С. 82-85.
8. Стебунова С.Ф. О распространении и фитоценотической характеристике видов рода *Lamium* L. (семейства Lamiales) в связи с лекарственным значением / С.Ф. Стебунова // Физическая культура молодежи в XXI веке: Материалы I научно-практической конференции ВУЗов Центрально-Чернозёмного региона России. - Воронеж, 2001. – с. 336 – 339.

9. *Хицова Л.Н.* К анализу консортивных связей *Lamium maculatum* L. Сообщение 3. / Л.Н. Хицова, С.Ф. Стебунова // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Труды биологического учебно-научного центра “Веневитиново” Воронежского государственного университета. Выпуск XVI – Воронеж, 2003. - с. 81 – 88.
10. *Хицова Л.Н., Стебунова С.Ф., Чекашов К.* О консортивных связях *Lamium maculatum* L. Сообщение 2 / Л.Н. Хицова, С.Ф. Стебунова, К. Чекашов // Генетические основы эволюции и селекции: Материалы межрегиональной конференции, посвященной 90-летию со дня рождения профессора, доктора биологических наук Сергея Ивановича Машкина. - Воронеж, 2002. - С. 229-233.
11. *Хмелев К.Ф.* Детерминирующая роль макромицетов в микоконсорциях экосистем бассейна Среднего Дона / К.Ф. Хмелев, А.А. Афанасьев, В.В. Негроров // Геоботаника XXI века: Материалы Всероссийской научной конференции. – Воронеж, 1999. – с. 45-47.
12. *Teskey H.J.* Diptera larvae associated with trees in North America / H.J. Teskey // Memoirs of the entomological society of Canada, 1976. - N100. - P. 1-53.