

УДК 595.793

О. И. БОРОДИН

ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ЦИКАДОВЫХ БЕЛАРУСИ

Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, e-mail: borodinoi_zoo@mail.ru

(Поступила в редакцию 13.02.2014)

Введение. Установление трофической специализации фитофагов, определение особенностей структуры фауны с учетом широты пищевых предпочтений входящих в ее состав видов важны для понимания общих закономерностей функционирования региональных экосистем. В свою очередь, эта информация является основой для определения возможного пути генезиса рассматриваемой фауны, который она прошла в отдельно взятом регионе, и какие возможные изменения могут произойти с ней в будущем. Последний момент особенно важен, так как способствует принятию верных прогнозных решений, в том числе корректирующих антропогенный вектор воздействия на окружающую среду.

Одной из наиболее удобных для анализа групп насекомых фитофагов являются цикадовые. Данные насекомые напрямую утилизируют первичное вещество, не прибегая к помощи симбиотических организмов, которые нередко в массе развиваются в пищеварительных трактах фитофагов других таксономических групп. Кроме того, цикадовые относительно маломобильны и не способны длительное время обходиться без пищи.

Исследование трофической специализации цикадовых нередко является ключевым вопросом при изучении группы в масштабах какого-либо региона, в то же время известны работы, посвященные выявлению общих закономерностей, например [1–4]. Наряду с установленными и общепризнанными закономерностями до сих пор существуют открытые вопросы, посвященные, в первую очередь, трофической специализации отдельных видов. Кроме того, есть некоторые разногласия в выделении границ трофических группировок.

В Беларуси целенаправленных изучений данного вопроса в масштабах всей страны ранее не проводилось. Относительно подробно изучена трофическая специализация цикадовых Западной Беларуси [5]. Для остальной территории приводятся лишь фрагментарные указания, прежде всего, касающиеся цикадовых-вредителей [6–9], а также известны отдельные сведения в работах более частного характера [10].

Цель данной работы – уточнить и обосновать границы трофических групп цикадовых с учетом наших собственных наблюдений, актуализировать принадлежность отдельных видов цикадовых к выделяемым трофическим группам и охарактеризовать трофическую структуру рассматриваемой фауны.

Материалы и методы исследования. В основу работы положены материалы по всем видам цикадовых, отмеченным в настоящее время на территории Беларуси, а также наблюдения за их трофическим поведением, накопленные начиная с 1997. Сборами и наблюдениями охвачена вся территория Беларуси. Определение пищевой специализации отдельных видов цикадовых осуществлялось с использованием учетных окашиваний конкретных экземпляров растений или ассоциаций, с преобладанием того или иного вида растения. В последнем случае определение кормового растения для данного вида насекомого осуществлялось методом исключения потенциальных при окашивании ассоциаций с иными видами-доминантами. Определение растений проводили по «Определителю высших растений Беларуси» [11]. Для ряда видов цикадовых уточ-

нение пищевой специализации проводилось в лабораторных условиях в процессе их культивирования. Также учитывались особенности трофической специализации каждого вида в пределах границ его ареала, для чего к анализу были привлечены данные из многочисленных источников.

В обобщенном виде при разграничении цикадовых по трофическим группам нами принят традиционный в русскоязычной литературе подход – взаимосвязь цикадовых с конкретными таксономическими группами кормовых растений. Данный подход был обоснован и детально разработан еще в 1960-х годах А. Ф. Емельяновым [1]. Суть его заключается в том, что границы многих таксонов растений, особенно уровня семейства, являются давно устоявшимися и во многих случаях общепризнаны. В связи с этим данный критерий очень удобен для разграничения двух основных трофических групп цикадовых – полифагов и олигофагов. Первые питаются на растениях, относящихся к различным семействам, вторые развиваются и питаются на растениях какого-либо одного семейства. Монофаг трактуется нами как вид, связанный с одним видом растения, узкий олигофаг – как вид, питающийся на различных видах одного рода, широкий олигофаг – на разных видах, относящихся к различным родам одного семейства. Более детально принципы разграничения с нашими корректировками рассматриваются ниже.

Результаты и их обсуждение. В настоящее время на территории Беларуси зарегистрировано 417 видов цикадовых, относящихся к 173 родам, 11 семействам, 4 надсемействам и 2 подотрядам (*Fulgoromorpha* и *Cicadomorpha*). Более 75 % всех видов относятся к семейству *Cicadellidae*, главным образом к подсемействам *Typhlocybinae* (106 видов, 25,4 %) и *Deltocephalinae* (149 видов, 36,6 %). Все зарегистрированные виды являются облигатными фитофагами.

В качестве кормовых растений для цикадовых Беларуси в Европе зарегистрировано 448 видов, относящихся к 65 семействам, 38 порядкам, 4 классам и 3 отделам. Из них 306 видов произрастают на территории Беларуси, 270 видов представляют аборигенный комплекс, 45 видов имеют статус редких или охраняемых, 91 вид является практически значимым.

На растениях из 24 семейств было зарегистрировано питание только полифагов либо зафиксированы факты добавочного или случайного питания со стороны цикадовых, специализированно связанных с другими семействами растений: *Amaranthaceae* (1 вид растения/1 вид *Auchenorrhyncha*), *Anacardiaceae* (1/1), *Ariaceae* (7/9), *Aprocynaceae* (1/1), *Araliaceae* (1/2), *Boraginaceae* (1/1), *Brassicaceae* (1/1), *Cannabaceae* (1/1), *Cistaceae* (1/3), *Cornaceae* (3/3), *Dipsacaceae* (1/1), *Euphorbiaceae* (1/1), *Grossulariaceae* (3/3), *Hippocastanaceae* (1/1), *Hippuridaceae* (1/7), *Juglandaceae* (1/2), *Potamogetonaceae* (1/1), *Rubiaceae* (3/3), *Scrophulariaceae* (4/5), *Solanaceae* (3/6), *Trapaceae* (1/1), *Valerianaceae* (2/3), *Violaceae* (1/1), *Vitaceae* (1/2).

На растениях остальных 32 семейств в фауне Беларуси наряду с полифагами отмечены олигофаги (табл. 1). Из таблицы видно, что наибольшее число видов цикадовых (от 25 до 146) трофически связано с 9 семействами растений, виды которых играют значительную роль в формировании региональных фитоценозов, нередко выступая в качестве эдификаторов в различных сообществах.

При выделении трофических групп на уровне олигофагов мы предлагаем строго придерживаться границ таксонов растений и первоочередное внимание придать факту питания личинки, а не имаго. Для полифагов в ряде случаев предлагается допустить выделение групп, в том числе по экологическому принципу. С использованием рассмотренных ниже подходов нами и было выполнено распределение цикадовых по трофическим группам.

В частности, олигофагов в рамках традиционной схемы, мы предлагаем разделить на три подгруппы:

1. Монофаги – виды, развивающиеся только на одном виде растения. Нередко в литературе можно столкнуться с более широким пониманием этого термина, когда к монофагам относят и цикадовых, питающихся на близкородственных видах одного рода растений. Безусловно, логика в данных подходах тоже присутствует, однако для унификации методики предлагается отказаться от этого. Следует еще раз отметить, что ключевым фактором включения нами конкретного вида *Auchenorrhyncha* в группу монофагов является именно факт развития на одном виде растения его личинки. Если имаго в последующем питается и на других видах растений, то нами это явление расценивается как добавочное питание. Этот подход не касается тех случаев, когда имаго регулярно регистрируется на иных видах растений, а растение, на котором развивается

Т а б л и ц а 1. Связь цикадовых Беларуси с различными семействами растений и их распределение по трофическим группам

Семейство растений	Виды растений			Монофаги		Узкие олигофаги		Широкие олигофаги			Полифаги			Сумма	
	N1	N2	N1-2 %	M	M%	O1	O1 %	O2	O2 %	P	P%	N	N%		
Рoaceae	159	56	35,2	32	31,4	30	22,7	64	59,3	22	29,3	146	35,0		
Salicaceae	22	17	77,3	16	15,7	27	20,5	-	0,0	24	32,0	67	16,1		
Сурегaceae	92	35	38,0	5	4,9	36	27,3	8	7,4	9	12,0	58	13,9		
Betulaceae	7	6	85,7	4	3,9	11	8,3	1	0,9	39	52,0	55	13,2		
Rosaceae	104	31	29,8	4	3,9	3	2,3	11	10,2	28	37,3	46	11,0		
Asteraceae	240	33	13,8	10	9,8	2	1,5	7	6,5	18	24,0	37	8,9		
Fagaceae	2	2	100,0	3	2,9	6	4,5	-	0,0	24	32,0	33	7,9		
Ulmaceae	4	4	100,0	-	0,0	5	3,8	-	0,0	21	28,0	26	6,2		
Corylaceae	2	2	100,0	5	4,9	1	0,8	-	0,0	19	25,3	25	6,0		
Fabaceae	94	26	27,7	-	0,0	-	0,0	7	6,5	14	18,7	21	5,0		
Tiliaceae	3	2	66,7	1	1,0	-	0,0	-	0,0	17	22,7	18	4,3		
Aceraceae	9	3	33,3	2	2,0	1	0,8	-	0,0	13	17,3	16	3,8		
Urticaceae	5	1	20,0	6	5,9	-	0,0	-	0,0	8	10,7	14	3,4		
Lamiaceae	53	15	28,3	2	2,0	1	0,8	3	2,8	6	8,0	12	2,9		
Ericaceae	6	1	16,7	4	3,9	-	0,0	1	0,9	5	6,7	10	2,4		
Pinaceae	10	2	20,0	3	2,9	2	1,5	-	0,0	3	4,0	8	1,9		
Ranunculaceae	54	2	3,7	-	0,0	1	0,8	-	0,0	7	9,3	8	1,9		
Vacciniaceae	5	3	60,0	1	1,0	-	0,0	1	0,9	5	6,7	7	1,7		
Caprifoliaceae	7	5	71,4	-	0,0	-	0,0	1	0,9	6	8,0	7	1,7		
Juncaceae	22	8	36,4	-	0,0	2	1,5	-	0,0	5	6,7	7	1,7		
Polygonaceae	47	2	4,3	-	0,0	-	0,0	1	0,9	5	6,7	6	1,4		
Chenopodiaceae	39	2	5,1	-	0,0	-	0,0	1	0,9	4	5,3	5	1,2		
Plantaginaceae	6	2	33,3	-	0,0	1	0,8	-	0,0	4	5,3	5	1,2		
Onagraceae	17	2	11,8	1	1,0	-	0,0	-	0,0	3	4,0	4	1,0		
Rhamnaceae	2	2	100,0	-	0,0	-	0,0	1	0,9	3	4,0	4	1,0		
Equisetaceae	8	4	50,0	-	0,0	2	1,5	-	0,0	1	1,3	3	0,7		
Hypericaceae	6	2	33,3	1	1,0	-	0,0	-	0,0	2	2,7	3	0,7		
Geraniaceae	18	2	11,1	1	1,0	-	0,0	-	0,0	1	1,3	2	0,5		
Oleaceae	6	2	33,3	-	0,0	1	0,8	-	0,0	1	1,3	2	0,5		
Nymphaeaceae	6	2	33,3	-	0,0	-	0,0	1	0,9	-	0,0	1	0,2		
Menyanthaceae	2	1	50,0	1	1,0	-	0,0	-	0,0	-	0,0	1	0,2		
Итого	1057	277	26,2	102	100,0	132	100,0	108	100,0	75	100,0	417	100,0		

П р и м е ч а н и е. N1 – число видов во флоре Беларуси по [11]; N2 – число видов-хозяев; N1-2 % – доля кормовых видов от общего числа видов семейства во флоре Беларуси; M – число видов монофагов; M % – доля от общего числа видов монофагов; O1 % – число видов узких олигофагов; O1 % – доля от общего числа видов узких олигофагов; O2 – число видов широких олигофагов; O2 % – доля от общего числа видов широких олигофагов; P – число видов полифагов; P% – доля от общего числа видов полифагов; N – число видов цикадовых, для которых зарегистрировано питание на растениях данного семейства; N% – доля от общего числа видов цикадовых фауны Беларуси

личинка, не входит в список его хозяев. В таком случае вид нами включается в группу полифагов, меняющих свою трофическую специализацию на имагинальной стадии. Такое явление нередко наблюдается, например, у представителей трибы *Athysanini*, подсемейства *Deltosephalinae* семейства *Cicadellidae*. Вполне возможно, что при более детальном изучении особенностей физиологии цикадовых будет установлено, что некоторые из дополнительных кормовых растений являются обязательными и такие насекомые по аналогии с прочими группами, со сходной трофоэкологической стратегией (как, например, тли), могут рассматриваться как виды с обязательной сменой кормовых растений. На момент подготовки рукописи к монофагам отнесены 102 вида (табл. 2), что составляет 24,5 % от общего списка цикадовых и 29,8 % от олигофагов.

Т а б л и ц а 2. Представленность отдельных трофических групп в таксономической структуре цикадовых Беларуси

Семейство	Виды цикадовых								Итого
	Монофаги		Узкие олигофаги		Широкие олигофаги		Полифаги		
	число	доля, %	число	доля, %	число	доля, %	число	доля, %	
Cixiidae	1	1,0	1	0,8	–	0,0	7	9,3	9
Delphacidae	18	17,6	27	20,5	17	15,7	2	2,7	64
Caliscelidae	–	0,0	1	0,8	–	0,0	–	0,0	1
Tettigometridae	–	0,0	–	0,0	–	0,0	3	4,0	3
Dictyopharidae	–	0,0	–	0,0	–	0,0	1	1,3	1
Cercopidae	–	0,0	–	0,0	–	0,0	1	1,3	1
Aphrophoridae	1	1,0	3	2,3	2	1,9	6	8,0	12
Tibicinidae	–	0,0	–	0,0	–	0,0	1	1,3	1
Membracidae	–	0,0	–	0,0	1	0,9	2	2,7	3
Ulopidae	1	1,0	–	0,0	–	0,0	1	1,3	2
Cicadellidae	81	79,4	100	75,8	88	81,5	51	68,0	320
Итого	102	100,0	132	100,0	108	100,0	75	100,0	417

2. Узкие олигофаги – виды, питающиеся на различных видах растений одного рода. Во многих случаях включение видов в данную категорию не составляет труда (например, цикадовые, питающиеся на различных видах ив, тополей, берез и пр.). Сложнее ситуация с цикадовыми, питающимися в Беларуси на одном виде растения, которое представляет в нашей региональной флоре целый род, в то время как в других частях своего ареала насекомое может питаться и на других видах этого рода. По формальным признакам вид должен быть отнесен к монофагам, однако такие виды мы относили к узким олигофагам. Иная ситуация в случае, когда в Беларуси конкретный род растений представлен несколькими видами, которые являются кормовыми для насекомого в других частях его ареала, а в регионе исследований цикадка питается только на одном виде растения. Не исключая возможности недостаточной изученности вопроса в Беларуси, либо низкой численности таких проблемных видов, мы также помещаем их в группу узких олигофагов. Каждый такой случай рассматривался в индивидуальном порядке. Иногда в группу включают виды, питающиеся на растениях близкородственных родов одного семейства. Такая переходная между узкими и широкими олигофагами категория в настоящей работе не вводится. В состав данной группы нами включены 132 вида цикадовых (табл. 2), что составляет 31,7 % всех цикадовых и 38,6 % олигофагов.

3. Широкие олигофаги – группа, объединяющая цикадовых, питающихся на растениях, относящихся к различным родам одного семейства. Иногда сюда включают виды, трофически связанные с немногими видами растений, относящихся к близкородственным семействам. Нами такая промежуточная категория из анализа исключается. В Беларуси группа представлена 108 видами (табл. 2).

Значительно более сложной является ситуация с полифагами. В предыдущих обзорах, например [5], мы использовали подходы, согласно которым полифаги подразделяются на 5 подгрупп: широкие и узкие полифаги, полифаги с невыясненной шириной трофической специализации, полифаги, явно предпочитающие какое-либо семейство растений и полифаги с небольшим и вполне определенным кругом кормовых растений, относящихся к филогенетически удаленным семействам.

В настоящее время по ряду позиций мы пересмотрели используемые критерии. При разграничении полифагов, помимо таксономической принадлежности их кормовых растений, мы учли особенности экологии и жизненных форм растений-хозяев, что, на наш взгляд, позволило более обосновано распределить по группам ряд спорных видов и исключить две ранее используемые категории полифагов. В частности, это позволило убрать группу полифагов с невыясненной шириной пищевой специализации, что ранее подразумевало объединение видов, питающихся на различных растениях, неродственных в таксономическом плане, но, как правило, относящихся к сходной жизненной форме и произрастающих в одном биотопе, нередко конспецифично. То же касается группы полифагов с небольшим и вполне определенным кругом кормовых растений, относящихся к филогенетически удаленным семействам. Вполне вероятно, что в данном случае речь идет о комплексе криптических видов, многие из которых, к сожалению, до сих пор не разграничены.

Как следствие, в настоящей работе мы принимаем следующее подразделение полифагов:

1. Широкие полифаги – цикадовые, питающиеся на большом количестве видов растений, без их видимого предпочтения в таксономическом плане. Последняя поправка сделана в связи с тем, что даже среди широких полифагов наблюдается ярусность в распределении. Ряд из них отдает явное предпочтение травянистым растениям, некоторые – древесным либо кустарниковым. Из всего разнообразия цикадовых в данную группу мы включили только 3 вида: *Aphrophora alni*, *Empoasca decipines* и *E. vitis*. Еще два хортобионтных вида – *Lepyronia coleoptrata* и *Philaenus spumarius*, несмотря на значительную широту спектра их кормовых растений, мы отнесли к подгруппе полифагов травянистых растений, учитывая их приуроченность к травянистому ярусу.

2. Узкие полифаги – виды, питающиеся на растениях, близких в таксономическом отношении семейств. Наиболее распространенный вариант комбинации кормовых растений – осоковые, злаковые и ситниковые. Группа представлена в настоящее время 9 видами. Все они являются хортобионтами.

3. Полифаги, предпочитающие определенную таксономическую группу, – виды, питающиеся и развивающиеся на многих видах растений, но отдающие явное предпочтение какому-либо одному семейству либо группе семейств. В настоящее время категория представлена 9 видами, предпочитающими семейства Asteraceae (1 вид), Boraginaceae (1), Fabaceae (2), Lamiaceae (1), Poaceae (1), Rosaceae (3 вида).

4. Полифаги травянистых растений – группа, объединяющая цикадовых, питающихся на различных видах травянистых растений, произрастающих в биотопах, пригодных для обитания вида, при этом виды растений относятся к разным, в том числе неблизкородственным семействам. Следует признать, что при более детальном изучении трофобиологии входящих в данную трофическую группу видов могут произойти изменения, в том числе связанные с корректировкой понимания их таксономического статуса, о чем было сказано выше, что может привести к переводу их в другие группы. В настоящее время в подгруппу отнесено 15 видов.

5. Полифаги древесно-кустарниковых растений – группа, также выделенная по принципу принадлежности кормового растения к определенной жизненной форме. Виды цикадовых, которые входят в ее состав, питаются, например, на любых широколиственных, а зачастую и мелколиственных древесных растениях, произрастающих в биотопе обитания насекомого. В фауне Беларуси представлена 15 видами.

6. Полифаги, меняющие свою трофическую специализацию на имагинальной стадии – общий подход, используемый при выделении данной группы, был рассмотрен выше при описании принципов выделения группы монофагов. Однако следует оговориться, что случаев, указанных при характеристике монофагов, немного, чаще наблюдается ситуация, когда личинки безусловно развиваются на травянистой растительности, а имаго – на древесно-кустарниковой. При этом также может наблюдаться определенная специализация, когда, например, личинка фактически является широким олигофагом злаковых, а имаго – полифагом древесно-кустарниковых и, в частности, широколиственных. Сюда же будут относиться виды со специфическим развитием (например, *Cixiidae*, *Tibicinidae* и пр.), личинки которых ведут иной по сравнению с имагинальной стадией образ жизни, например роющий.

Заклучение. Несмотря на предложенные поправки, направленные на корректировку границ отдельных трофических групп, общая трофическая структура цикадовых Беларуси соответствует таковой центральной полосе Восточной Европы. Отмечается преобладание видов, разивающихся за счет растений одного семейства, представляя группы монофагов, а также широких и узких олигофагов. На их долю приходится до 4/5 всех зарегистрированных в Беларуси видов.

Литература

1. Емельянов А. Ф. // Зоол. журн. 1964. Т. 58, № 7. С. 1000–1009.
2. Емельянов А. Ф. // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 2. С. 221–223.
3. Ануфриев Г. А. // Наземные и водные экосистемы. 1984. Вып. 7. С. 94–104.
4. Nickel H. The leafhoppers and planhoppers of Germany (Hemiptera, Auchenorrhyncha). Patterns and strategies in a highly diverse group of phytophagous insects. Sofia-Moskow, 2003.
5. Бородин О. И. Цикадовые (Homoptera, Auchenorrhyncha) Западной Беларуси. Берлин, 2011.
6. Ковалева К. Е. // Сб. научн. тр. БСХА. 1970. Т. 65. С. 105–108.
7. Самерсов В. Ф., Якимович Л. П. // Защита растений. 1976. Вып. 1. С. 53–58.
8. Якимович Л. П. // Защита растений. 1982. Вып. 7. С. 53–60.
9. Бородин О. И. Цикадовые (Homoptera, Auchenorrhyncha) агроэкосистем Беларуси. Мн., 2012.
10. Бородин О. И. // Особо охраняемые природные территории Беларуси. Исследования. 2010. Вып. 5. С. 128–138.
11. Определитель высших растений Беларуси / Под. ред. В. И. Парфенова. Мн., 1999.

O. I. BORODIN

TROPHIC SPECIALIZATION CICADES OF BELARUS

Summary

The cicadas trophic groups identification was set. The oligophages scale is proposed to be set strictly according to taxonomic affiliation of forage plants. Polyphages' groups are also ranked according to particular life form of a forage plant. In accordance to the proposed approach all 417 cicadas' species registered in Belarus are classified among trophic groups. The predominance of oligophages which comprise 4/5 of all registered in Belarus species is shown.