

УДК 595.7:591.5

К ВОПРОСУ О СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ УКРАИНЫ

Л. Г. Апостолов

(Днепропетровский государственный университет)

Каждый вид насекомого в биогеоценозе представлен обычно многими особями, совокупность которых образует популяцию (Фридерикс, 1932; Гиляров, 1954; Арнольди, 1957; Беклемишев, 1960 и др.).

По изучению популяций насекомых — компонентов биогеоценозов отечественные энтомологи проделали значительную работу, в результате которой представилась возможность сделать ряд существенных теоретических и практических выводов (Гиляров, 1954; Арнольди, 1957).

Для характеристики положения вида насекомого в биогеоценозе важно знать не только занимаемое им там место и оказываемое на среду воздействие, но и его способность к воспроизведению и поддержанию определенной численности в данных условиях. С этой точки зрения наиболее полное представление о роли насекомого в ценозе и его устойчивости в нем может дать изучение состава популяций. Наличие яйцекладок, личиночных и имагинальных стадий насекомого в данном конкретном биогеоценозе может служить доказательством нормального хода развития его популяции в нем и, наоборот, отсутствие любой из указанных стадий сигнализирует о нарушении нормального хода развития вида в биогеоценозе.

Определение полного состава популяций всех видов насекомых, входящих в биогеоценоз, и установление их возрастного состава представляет значительные трудности и осуществимо лишь при длительных стационарных исследованиях. Поэтому приходится довольствоваться определением возрастной структуры популяций наиболее массовых и более-менее легко учитываемых видов. Исходя из сказанного, нам представляется возможным использовать учение Т. А. Работнова (1945, 1950) о типах популяций для характеристики энтомонаселения искусственных лесных биогеоценозов.

Т. А. Работнов выделяет следующие три типа популяций: 1) популяции инвазионного типа — организм находится в процессе обоснования и цикл его развития в ценозе полностью не завершается; 2) популяции нормально типа — жизненный цикл организмов полностью заканчивается в ценозе; 3) популяции регрессивного типа. Последний тип популяции для целей энтомологии можно в свою очередь разбить на два подтипа: кратковременно регрессирующие популяции, в которых численность насекомых циклично (по годам) уменьшается под влиянием тех или иных внешних факторов. Например, уменьшение численности дубовой листовертки зеленой (*Tortrix viridana* L.) от сильных февральских морозов, когда гибнет большая часть яйцекладок, или златогузки (*Euproctis chrysorrhoea* L.) под влиянием эпизоотий и паразитов; длительно регрессирующие популяции, в которых численность насекомых уменьшается под влиянием закономерно изменяющихся условий экосреды.

Такое деление популяций на типы согласуется с учением А. Л. Бельгарда (1950) о моноценозах и амфиценозах. Под последними подразумевают такие группировки растений, в которых нарушается ценоморфическое единство и наблюдается смешение видов, принадлежащих к разным типам растительности. Для моноценоза характерны относительная стабильность и однообразие его компонентов.

Лесные энтомологи нередко находят в лесонасаждениях не только дендрофильные виды насекомых, но и большое количество сорно-полевых, степных, луговых и пр. Энтомокомплексы таких насаждений теряют свою строго выдержанную структуру и превращаются в сообщества, в которых сосуществуют виды различных экологических групп, т. е. амфиценозы. Последние весьма широко распространены в искусственных насаждениях степной зоны, т. к. здесь географические и очень часто экологические условия не соответствуют таковым для леса.

Примером амфиценоза может служить остепненный участок леса, выморочное изреженное насаждение в условиях острого дефицита влаги и т. д. В таких нарушенных насаждениях наблюдается смешение популяций двух типов: регрессивного (к нему относятся северные и лесные виды, более мезофильные и тенелюбивые, которые из-за увеличения сухости и повышения освещенности под пологом леса не находят здесь благоприятных условий для своего развития) и инвазионного (к нему относятся степные и сорно-полевые ксерофилы, которые благодаря изменившимся условиям начинают все больше проникать под полог леса).

Зачастую как амфиценозы, так и моноценозы в искусственных лесонасаждениях не являются постоянными, стабильными. По мере роста и развития древостоя населяющая его энтомофауна претерпевает ряд последовательных изменений, что в конечном счете полностью меняет облик биогеоценоза.

Между моно- и амфиценозами могут существовать промежуточные типы. Так, например, энтомокомплекс кажется моноценозом, но при более тщательном обследовании в нем можно обнаружить примесь других экологических групп насекомых. Такие сообщества можно назвать псевдомоноценозами.

В соответствующих условиях местообитания при условии прогрессивного развития одной какой-либо группы насекомых и регресса другой амфиценоз может стать моноценозом и наоборот. Так, порослевое насаждение первой генерации по вырубке в первые годы своего существования по составу вредной энтомофауны является амфиценозом. При благоприятных условиях в дальнейшем в таком амфиценозе степные и сорно-полевые виды будут регрессировать, а численность дендрофильных возрастать до тех пор, пока не произойдет замена амфиценоза лесным моноценозом.

Весьма интересна замена степного моноценоза лесным. Представим себе участок целинной степи (они еще кое-где сохранились по склонам балок) с ее характерным энтомонаселением из ксерофильных и светолюбивых видов прямокрылых, жуков, полужесткокрылых и др. Вмешательство человека в такой моноценоз (частичная распашка с целью посадки противоэрозионных насаждений и пр.) нарушает целостность его структуры и ведет к возникновению вместо него сначала степного псевдомоноценоза, а затем амфиценоза. Развитие посаженного леса в дальнейшем приведет к постепенному регрессу исконных обитателей данного биотипа, а лесные дендрофильные виды будут усиленно здесь поселаться, что в конечном счете приведет к замене амфиценоза лесным моноценозом. В рассматриваемом примере замена степного моноценоза лесным происходит в следующей последовательности: степ-

ной моноценоз→степной псевдомоноценоз→амфиценоз→лесной псевдомоноценоз→лесной моноценоз. В некоторых случаях этот процесс может идти в обратном направлении, но в таком случае он обычно заканчивается на стадии амфиценоза и, реже, степного псевдомоноценоза.

Из изложенного выше следует, что в искусственных лесонасаждениях можно наблюдать смесь популяций разных типов — от инвазионного до регрессивного. Особенно наглядно это видно при изучении динамики формирования энтомофауны в искусственных лесонасаждениях различных возрастов. В данном случае по мере роста насаждения увеличивается экологическая неоднородность местообитания и, следовательно, энтомофауна обогащается видами различных жизненных форм.

В качестве примера можно взять четыре участка чистых насаждений дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях суховатых суглинков (Комиссаровский лесной массив на Днепропетровщине): 1) насаждения до смыкания крон, 2) чаща и жердняк, 3) средневозрастные насаждения, 4) насаждения на стадии заметного изреживания — и проследить изменение состава и численности листогрызущих вредителей дуба.

Энтомонаселение насаждений до смыкания крон складывается в основном из светолюбивых форм, среди которых значительный процент составляют многоядные степные виды, не связанные трофически только лишь с эдификатором данного сообщества, в нашем случае с дубом. Здесь массово встречаются кузнечики, саранчовые, некоторые чернотелки, шелкоуны и др., для которых нормальной стадией обитания являются степные и отчасти полевые биотипы. Дендрофильная энтомофауна крайне обеднена и представлена незначительным числом видов, которые и во взрослых насаждениях заселяют хорошо освещенные места — опушки, прогалины, сильно расстроенные и изреженные древостои (*Luperus xanthopoda* Schrnk., *Phyllolius oblongus* L., *Eusomus ovulum* Germ., *Macrodiplosis volvens* Kieff., *Operophtera brumata* L., *Ocneria dispar* L. и некоторыми др.).

Анализ энтомофауны несомкнувшихся насаждений дуба показывает, что здесь имеется типичный амфиценоз, где сосуществуют степные, сорно-полевые и лесные виды. Однако будущее всех этих популяций неравнозначно. В процессе роста и развития древостоя популяции кузнечиков, саранчевых и других степных видов в связи с несоответствием данного местообитания их экологическим требованиям постепенно затухают, о чем свидетельствует наличие в ценозе только имагинальных и личиночных стадий этих видов и отсутствие яйцекладок. Иными словами, популяции степняков заметно регрессируют по мере развития древостоя.

С другой стороны, как видно из приведенного выше примера, в молодые насаждения начинают постепенно проникать лесные виды. Часть из них, например *Ph. oblongus* L., *E. ovulum* Germ. и некоторые другие, прочно обосновываются в молодых насаждениях, найдя здесь все необходимые для своего развития гидротермические и экологические условия. Другая же часть (*O. dispar* L., *O. brumata* L.) только лишь обосновывается, приживается. Так, гусеницы непарного шелкопряда, занесенные в насаждение ветром, успешно здесь развиваются, но бабочки откладывают яйца за его пределами. Очевидно популяцию непарного шелкопряда можно рассматривать как инвазионную, стремящуюся обосноваться в данном насаждении. Это до некоторой степени относится и к златогузке, пяденице зимней и другим дендрофильным видам.

Несколько иной характер энтомофауны в насаждениях на стадии чащи и жердняка, в которых резко изменен фитоклимат в сторону большего затенения. Прежде всего следует отметить, что здесь совершенно нет насекомых, приуроченных к открытым местообитаниям. Основная масса повреждений приходится на долю вредителей, тесно связанных с дубом. Из жуков-листоедов ведущее положение занимает такой тенелюбивый вид, как дубовый блошак (*Haltica quercetorum* W s.), который составляет 82,3% всех наружных фитофагов. Появляется и ряд видов, характерных для средневозрастных насаждений: *T. viridana* L., *Ancylis mitterbacheriana* Schiff., *Chimabacche fagella* Schiff. Максимальной численности достигает тенелюбивая *A. mitterbacheriana* Schiff. (9% всех свободных листогрызов), в то время как светлолюбивая *T. viridana* L. встречается в несколько меньших количествах.

Формирование фауны вредителей в основном идет за счет специализированных видов. Определенный процент составляют и многоядные светолюбы, но количество их сравнительно невелико и не может в какой-то степени отразиться на состоянии насаждений. С точки зрения состава популяций вредных насекомых насаждения на стадии чащи занимают промежуточное положение. Здесь уже не встречаются имагинальные стадии степных и сорно-полевых видов, но еще некоторое время сохраняются их личинки. Это прежде всего относится к тем видам, циклы развития которых растянуты на несколько лет (хрущи, чернотелки, проволочники). В данном случае наблюдается явный регресс популяций указанных групп вредителей в связи с изменившейся экологической обстановкой под пологом насаждения (гораздо меньшая освещенность, повышенная относительная влажность, постепенное изменение травяного покрова и т. д.). Но и не все дендрофильные виды имеют возможность успешно развиваться. Поэтому в насаждениях на стадии чащи видовой набор энтомофауны сравнительно невелик и доминирующими оказываются лишь немногие тенелюбивые формы. Таким образом, структура энтомокомплексов таких насаждений еще носит явный характер амфиценоза с заметным уклоном в сторону лесного моноценоза.

При рассмотрении энтомофауны вредителей средневозрастного насаждения можно заметить, что происходит все большее смещение ее в сторону дендрофильности. Вместе с тем значительно увеличивается и количество видов насекомых. Энтомофауна вредителей средневозрастных насаждений слагается из специализированных видов, однако здесь уже большее значение приобретают некоторые многоядные формы. Заметно уменьшается численность *H. quercetorum* W s. и *Tischeria complanella* H b., что объясняется некоторым увеличением освещенности под пологом. В связи с этим появляется ряд видов, ранее здесь не встречавшихся: *Lycia hirtaria* Cl., *Polyploca ridens* F., *Coleophora luti-penella* Z. и др. Обнаружены галлы 10 видов насекомых, среди них наиболее многочисленны (89,9%) галлы *Neuroterus geurcus-baccarum* L. Увеличивается количество *Andricus curvator* Hart., *N. numismalis* F o u r c. Среди насекомых, образующих мины, наблюдается аналогичная картина — наиболее многочисленными становятся такие виды, как: *Gracilaria alchimiella* S c., *Profenusia pygmaea* Kl., *Rhynchaenus subfaciatus* G y l l. (их мины составляли соответственно 36,6%, 26,8% и 4,3% всего количества мин в насаждении). Полное отсутствие степных и сорно-полевых видов и исключительное господство лесных говорит о моноценотичности данного местообитания по составу вредной энтомофауны. Цикл развития популяций всех видов происходит в ценозе.

Для насаждений стадии заметного изреживания в условиях суховатых суглинков характерна повышенная освещенность в связи с суховершинностью и усыханием отдельных деревьев. Наиболее массовыми в данном насаждении оказались различные листовертки и в первую очередь листовертка зеленая дубовая, которая составляет 42,7% всех свободных листогрызов. Также увеличивается численность *O. dispar* L., *Telphusa triparella* Z. Появляются гусеницы и личинки пилильщиков *Zephyrus quercus* L., *Monima munda* Es p., *Pereclista albida* Kl. Наряду с этим уменьшается численность некоторых тенелюбивых видов. Так, например, мины *T. complanella* H b. в молодых насаждениях составляют 55,3%, в средневозрастных — 20,2%, в насаждениях на стадии заметного изреживания — 4% всего количества мин в данном насаждении. В более старых насаждениях сильно уменьшается численность дубового блохака (16,3% против 82,3% в молодых насаждениях). Названные виды в таких насаждениях встречаются только в нижних, более затененных частях кроны. Весьма характерно проникновение под полог леса некоторых степняков в связи с повышением освещенности. Они мигрируют в лесные насаждения через сравнительно хорошо освещенную приопушечную зону.

Значительное уменьшение в искусственных насаждениях численности популяций лесных более мезофильных видов и проникновение в них степных ксерофильных указывает на нарушение целостности данного биогеоценоза. При этом популяции степняков развиваются по типу инвазионных, с каждым годом увеличивая свою численность. Среди лесных форм можно отметить две группы популяций: первая включает в себя более свето-сухлюбимые виды, которые полностью завершают в ценозе свое развитие; вторая — популяцию лесных тенелюбов, постепенно регрессирующую по мере увеличения освещенности и сухости в лесонасаждении.

Таким образом, при переходе древостоя из одной возрастной стадии в другую наблюдается закономерная смена популяций разных видов, принадлежащих к различным экологическим группам. Динамика этого процесса изображена в таблице. Приведенная схема не претендует на большую точность, а отражает лишь общую тенденцию развития популяции листогрызущих вредителей дуба в насаждениях различного возраста.

На основании анализа смен популяции вредной листогрызущей энтомофауны дуба в насаждениях различных возрастных ступеней мож-

Типы популяций вредителей различных экологических групп, заселяющих лесные насаждения разного возраста

Лесонасаждение	Экологическая группа вредителей и тип популяции			Структура биогеоценоза
	степные виды	сорно-полевые виды	лесные дендрофильные виды	
До смыкания крон	Регрессивный	Сильно инвазионный	Слабо инвазионный	Сорно-степной и лесной амфиценоз
Чаща и жердняк	Сильно регрессивный	Регрессивный	Сильно инвазионный	Лесной псевдомоценоз с изъятием степной и сорно-полевой фауны
Средневозрастные	—	—	Нормальный	Лесной моноценоз
На стадии изреживания	Слабо инвазионный	Слабо инвазионный	Нормальный с заметной регрессией лесных тенелюбивых видов	Лесной псевдомоценоз

но заключить, что с изменением возраста насаждения фауна вредителей изменяется не только количественно, но и качественно: меняется соотношение видов, их численность и вредоносность. Все это дает нам право говорить о различных комплексах вредителей, различных биоценологических группировках, значительно отличающихся друг от друга.

Изучение популяционной структуры энтомофауны искусственных лесонасаждений очень важно не только с теоретической, но и с практической точки зрения, поскольку дает возможность установить пути формирования энтомокомплексов конкретных биогеоценозов и пути их дальнейшего развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К. В. 1957. О теории ареала в связи с происхождением видовых популяций. Зоол. журн., т. 36, в. 11.
- Беклемишев В. Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюлл. Московск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 65, в. 2.
- Бельгард А. Л. 1950. Лесная растительность юго-востока Украины. К.
- Гиляров М. С. 1954. Вид, популяция и биоценоз. Зоол. журн., т. 33, в. 4.
- Работнов Т. А. 1945. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. журн. СССР, т. 30, в. 4.
- Его же. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В кн.: «Проблемы ботаники», т. I. М.—Л.
- Фридерикс К. 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.—Л.

Поступила 4.I 1967 г.

ON THE PROBLEM OF STRUCTURE OF THE DESTRUCTIVE INSECT POPULATION OF SOUTHERN-EAST UKRAINE

L. G. Apostolov

(State University, Dnepropetrovsk)

Summary

The analysis of leaf-oak insects eater's population structure in different age stages of the artificial plantings had been made on the basis of T. A. Rabotnov study (1950) on types of populations and A. L. Belghard (1950) on mono- and amphicenoses.

The population structure of destructive entomofauna is qualitatively changed with change of plantings age, that permits discussing different biocenotical groupings. The study of destructive entomofauna population structure of artificial forest plantings makes it possible to determine the ways of its formations and further development.