

1993, том I, вып. 2

УДК 630\*.182.54 + 630\*.416.1

(с) 1993г. С.Г.Гамаюнова, А.Е.Харченко  
 ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ НЕКОТОРЫХ АДАПТАЦИЙ ГУСЕНИЦ ЛИСТОВЕРТОК  
 - ФИЛЛОФАГОВ ДУБА

#### ВВЕДЕНИЕ

Слежение за состоянием природных сообществ становится все более актуальным по многим причинам. Во-первых, масштабы антропогенного воздействия на природу и связанные с этим опасности все лучше осознаются как обществом так и правительствами и различными организациями, финансирующими научные исследования. Во-вторых, технологическая экспансия приводит к вовлечению в хозяйственную деятельность все новых сообществ, которые ранее не исследовались в сугубо прикладном плане. В-третьих, повышение эффективности эксплуатации сообществ, традиционно используемых человеком, наталкивается на трудности, вызванные недостаточным или неадекватным пониманием экологических механизмов их функционирования. Последнее касается как искусственных сообществ, создаваемых и поддерживаемых человеком, так и естественных, т.е. способных воспроизводиться без вмешательства хозяйства. Опыт, накопленный в исследованиях так или иначе связанных со слежением за состоянием экосистем, позволяет сделать выводы о невероятной сложности этого дела и о невозможности его полноценной технологизации при нынешнем уровне развития прикладной экологии без существенной потери качества получаемых результатов. Как показывает практика, успешные исследования в области надзора и контроля состояния природных сообществ предваряются добротным изучением экологических механизмов, лежащих в основе их жизни, механизмов, достаточно мощных, массовых и распространенных, чтобы формировать и воспроизводить структуру этих сообществ.

Исследования, описанные ниже, преследовали цель выделить такие механизмы для лесного энтомоценоза и, по-возможности, представить качественный характер их действия. Они были проведены в нагорной

кленово - липовой дубраве, в которой длительное время не было нарушений, связанных с хозяйственной деятельностью. Исследования были сосредоточены вокруг наиболее массовых первичных консументов - листоверток ранне-весеннего комплекса. Эти насекомые являются ядром местного комплекса насекомых, связанных с пологом леса.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Большинство исследований проводилось в 20 квартале урочища "Большой лес" Октябрьского л-ва Волчанского ГЛХ (стационар лаборатории защиты леса УкрНИИЛХА, наблюдения ведутся с начала 70-х годов). Состав насаждения 5дч 3Яо 1Ко 1Лм, тип Д2 КЛД, бонитет 3, происхождение порослевое, возраст 70 лет. Санитарное состояние типичное для этих условий: на 10 деревьев основной породы в среднем 4 - 5 здоровых, 3 - 4 ослабленных, 1 - 2 усыхающих и 0 - 1 усохшее. Лесохозяйственные мероприятия, не считая прочистки просек и дорог, не проводились, по крайней мере, с начала 70 годов. Динамика филофагов в насаждении за последние 10 лет характеризуется 1) отсутствием вспышек массового размножения, требующих проведения истребительных мероприятий (назначаемых при угрозе объедания более 50% листвы в среднем по пробной площади), 2) ежегодным 25 - 75% объеданием крон отдельных деревьев, состав которых меняется от года к году (в среднем по кварталу 25 - 50% объедания) за исключением 1989 - 1990 гг., когда дождливая погода пришлась на особо чувствительный период развития личинок филофагов: младшие возраста и вызвала вспышку высоковирулентных эпизодов различной этиологии, 3) преобладанием в комплексе ранне-весенних филофагов листоверток (доминанты: зеленая дубовая, боярышниковая и смородинная кривоусая листовертки), заметным участием пядениц (в основном зимняя пяденица и разные виды пядениц - обдирал) и огневков рода *Acrobasis*, и единичным присутствием молей; интересно отметить, что за весь период наблюдений не удалось обнаружить ни одного очага или хотя бы локального поселения непарного шелкопряда, даже когда этот вид давал вспышки массового размножения в соседних урочищах. Из изучавшихся видов к массовым и опасным вредителям относятся зеленая дубовая и боярышниковая листовертки. Зеленая дубовая листовертка - монофаг дуба, вспышки ее численности характеризуются большой длительностью и прерываются обычно сильными зимними заморозками, вызывающими высокую смертность яиц. Зимует, как и боярышниковая листовертка, в стадии

яйца. Палевая листовертка - фоновый вид, олигофаг, предпочитающий дуб как кормовую породу, встречается на груше и боярышнике, зимует в стадии яйца, спутник зеленой дубовой листовертки, никогда не указывалась как вредитель - объект истребительных мероприятий. Боярышниковая листовертка - полифаг, питается в нашем насаждении кроме дуба на груше, яблоне, боярышнике, встречается на липе и кленах, зимует в стадии яйца. Вспышки численности происходят реже, чем у зеленой дубовой листовертки, прерываются эпизоотией вирусной природы (*Vaculovirus crataegana*). Пестрозолотистая листовертка - спутник боярышниковой листовертки, фоновый вид, полифаг, зимует в стадии яйца. Смородинная кривоусая листовертка - широкий полифаг, зимует в первом личиночном возрасте, как вредитель леса на Украине не отмечалась.

Для сбора данных применяли принятые в лесозащите методики или их модификации. Исползованные методики приведены, в основном, далее в тексте. Плотность гусениц листоверток определялась следующим образом. В пределах одного выдела выбирали группу модельных деревьев, причем критерий отбора определялся задачей конкретного исследования. На модельных деревьях, если было необходимо, устанавливали веревочные лестницы. С периодичностью, соответствовавшей задачам исследования, из разных по высоте частей кроны выбирали по несколько модельных ветвей (обычно 4 - 5 порядка), на которые надевались полиэтиленовые мешки, после чего ветви срезались и переносились в лабораторию, где отбирались, определялись и взвешивались обитатели листы и подсчитывались листья. Таким образом получали плотность гусениц на 1000 листьев. Оценка количества гусениц на дереве получалась пересчетом плотности на 1000 листьев на 50 тыс. листьев условного среднего дерева дуба низкостовольного 50 лет. На некоторых деревьях, если было необходимо, листву подсчитывали визуально, от ствола к побегам последнего года по (или против) часовой стрелке. Работы проведены в 1986 - 1991 годах.

Для контроля развития конкретных групп особей в естественных условиях их изолировали на пригодных для питания ветвях в мешках из капрона или мельничного газа, регулярно проводили нужные измерения и удаляли экскременты. Если близость условий к естественным не требовалась, гусениц держали в лаборатории в пробирках или чашках Петри и кормили свежей листвой один раз в 3 - 4 дня.

Взвешивания насекомых проводили на торсионных весах с точностью до 1 мг, средний вес листьев получали взвешивая по 200 - 300

штук на электрических весах с точностью до 1 г. Насекомых при необходимости фиксировали в спирте 97%.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние размещения яйцекладок в кроне на успех начала питания гусениц. Яйцекладки листоверток распределяются в кроне весьма видоспецифично и гигротермический режим в период отрождения гусениц может благоприятствовать развитию того или иного вида вредителя. Так, зеленая дубовая листовертка предпочитает откладывать яйца на тонкие ветви верхней части кроны. При быстром прогревании верхушек деревьев гусеницы этого вида раньше отрождаются и приступают к питанию, чем гусеницы других видов. Раннее начало питания гусениц способствует и быстрому его окончанию, по сравнению с гусеницами боярышниковой, пестро-золотистой и смородинной кривоусой листоверток. Завершение питания раньше других видов особенно важно для гусениц зеленой дубовой листовертки, так как этот вид — монофаг не может даже в старших возрастах перейти питаться на другие породы, как это делают при недостатке или снижении качества корма другие листовертки.

При сильных холодных ветрах, охлаждающих верхушки крон, отрождение гусениц зеленой дубовой листовертки задерживается, в среднем, на 4-5 дней по сравнению с гусеницами пестро-золотистой, палевой и розанной листоверток, бабочки которых откладывают яйца на скелетные или боковые ветви. В условиях высокой суммарной плотности комплекса филофагов раннее начало питания может существенно повлиять на выживаемость, и состояние гусениц, так, в 1986 году в лесах Коломакского лесничества Харьковской области из-за неблагоприятных погодных условий в начале весны отрождение гусениц зеленой дубовой листовертки наблюдалось даже позже, чем у непарного шелкопряда, что привело к нарушению нормального хода развития, выразившемуся в значительной (до 50%) смертности гусениц зеленой дубовой листовертки последних возрастов и снижении веса куколок до 25 - 27 мг.

Привязанность зеленой дубовой листовертки к дубу обуславливает и краткость промежутка времени, в течение которого происходит выход личинок из яиц. Момент начала этого промежутка и его величина находятся в связи с периодом раскрытия почек дуба ранней формы. Несовпадение выхода из яиц и раскрытия почек приводит к депривации от корма, ослаблению и гибели личинок (Сиренко, 1989).

Яйцекладки боярышниковой листовертки располагаются в основном на стволе и ветвях первого порядка, отрождение гусениц вследствие большой неравномерности прогрева поверхности ствола происходит в течение довольно растянутого промежутка времени. Это может смягчать действие весенних заморозков на популяцию, обеспечив личинкам больше шансов на выживание, по сравнению с личинками других видов листоверток, выходящим более дружно, посредством "распределения риска" (Den Boer, 1981). Подобное явление было отмечено в лесах Волчанского лесхозага в 1983 и 1988 годах, в первом случае похолодание привело к относительно более высокой смертности веле-ной дубовой листовертки, а во втором - смородинной кривоусой листовертки.

Развитие гусениц в первых возрастах зависит преимущественно от абиотических факторов (погодных условий), наличия и качества корма. Значения этих факторы варьируют, иногда достигая достаточно экстремальных значений. Нет сомнения в том, что обстоятельства, в которых происходит начало развития, во многом определяет стратегию всей жизни поколения за счет влияния на темпы роста и развития, миграцию гусениц первых возрастов, закладку половых органов и т.п. Многие авторы предполагают ключевую роль ранних стадий развития в формировании особых состояний популяции, типа вспышки массового размножения. Однако, частота таких событий, которые могли бы вызвать массовую гибель гусениц первых возрастов, невелика. Отклонение от нормы этих факторов может быть как глобальным, так и местным, так как значения, которые они принимают, довольно сильно изменяются в зависимости от локализации в насаждении и на конкретном дереве, породы и состояния кормового дерева. Соответственно, неоднородно ть насаждения как по составу, густоте и ярусности, так и по санитарному состоянию, и миграционная активность филофага добавляет последнему шансов на длительное существование в этом насаждении. Основные приспособления, смягчающие воздействие погоды и корма, в нашем случае следующие: многоядность, способность к активной и пассивной миграции. Последняя служит только что вышедшим из яйца гусеницам не только для поиска подходящего корма, но и позволяет им во время заморозков избегать переохлаждения в вершинах крон дуба, спускаясь в подлесок и подстилку.

Начиная со второго возраста воздействие на развитие гусениц биотических факторов значительно возрастает. Абиотические факторы как правило служат уже не столько прямыми причинами смертности



или ухудшения состояния, сколько опосредовано влияют на эти процессы через биотические факторы. В качестве иллюстрации упомянем различие в предпочитаемых погодных условиях древесных пород и их филлофагов. Как правило, деревья лучше себя чувствуют в более прохладных и влажных условиях, чем насекомые (Яновский, 1987). В частности, в период засухи насекомые получают корм, в котором содержится больше питательных веществ в мобильных, легкоусваиваемых формах и меньше защитных веществ (Rhoades, 1983; White, 1984). Во влажные прохладные годы, когда развитие гусениц удлиняется, они дольше подвергаются нападению паразитов и хищников. Кроме того, высокая влажность способствует развитию вирусных (Гулии, 1972) и других (Штейнхауз, 1950) эпизоотий, которые развиваются преимущественно, на гусеницах старших возрастов. Перейдем к рассмотрению воздействия на развитие популяций листоверток таких биотических факторов, как конкуренция, паразитизм, хищничество и болезни.

Конкуренция гусениц листоверток - филлофагов. Сосуществование в один период времени на одном пищевом субстрате (дубе черешчатом) популяций нескольких видов листоверток - филлофагов приводит к возникновению межвидовой конкуренции, влияние которой на динамику и состояние этих популяций увеличивается по мере нарастания их суммарной плотности (с учетом экологического объема особей участвующих видов).

Когда плотность комплекса филлофагов не достигает высоких значений, преобладает этологическая (интерференционная по Одуму, 1986) конкуренция, проявляющаяся в прямом воздействии частоты столкновений гусениц на их развитие. При этом, по нашим данным, не существенно, к одному или разным видам относятся сталкивающиеся гусеницы. Этологическая конкуренция приводит к нарушению нормального хода питания, что приводит прежде всего к уменьшению выживаемости и плодовитости. У гусениц I - III возрастов, в случае незначительного напряжения конкуренции за корм, одним из факторов, лимитирующих развитие, является физическое беспокойство. Одной из особенностей биологии листоверток является необходимость перед началом питания приготовить домик из одного или нескольких листьев, т.е. свернуть листья, стянув их выделениями паутинных желез, на что уходит значительное время, иногда до 10 часов. При плотности гусениц порядка единицы на лист они часто тревожат друг друга, часть потревоженных гусениц покидает прежнее место питания и вынуждена начинать сначала сооружение домика, что

неблагоприятно сказывается на бюджете времени и метаболитов. Чересчур частое повторение строительства домика, как показвали наши наблюдения, вызывает миграцию на другие ветви и деревья. На стационарных участках в Харьковской области при плотности до 30 тыс. гусениц на дерево и наличии значительного количества неповрежденной листвы, наблюдалась миграция около 60% гусениц второго возраста, причем 70% мигрантов относились к многоядным видам листоверток. При плотности комплекса 15 тыс. гусениц на дерево долевой процент миграции многоядных видов был значительно ниже (Табл. 1).

Таблица 1. Интенсивность миграции гусениц 2-го возраста листоверток - филофагов дуба разных видов в связи с долей вида в комплексе при плотности 15 тыс. особей на дерево 60 лет в 1987 году.

Вид листовертки	Доля вида в комплексе	Процент мигрировавших особей от их общего количества на дереве
Зеленая дубовая	10	2
Боярышниковая	42	30
Палевая	18	8
Пестро-золотистая	7	48
Смородинная кривоусая	23	40

По данным таблицы можно составить представление о соотношении чувствительности к беспокойству и склонности к миграции у разных видов, заметим, что виды - монофаги мигрируют меньше, чем виды - полифаги. В пределах этих групп виды вспышечной динамики (зеленая дубовая и боярышниковая листовертки) мигрируют меньше, чем фоновые виды. Относительно низкая чувствительность вспышечных видов к фактору беспокойства объясняется большей агрессивностью их гусениц, что коррелирует с присущей им высокой активностью питания.

Для определения чувствительности к фактору беспокойства у гусениц младших возрастов был проведен эксперимент. Гусеницы зеленой дубовой и боярышниковой листовертки в количестве 150 особей помещались индивидуально в пробирки, в которых корм менялся через 1 или через 3 дня (в первом случае беспокойство было выше). О чувствительности судили по весу образовавшихся куколок и плодовитости бабочек (считали только хорошо оформленные яйца). Анализ результатов показал, что средний вес зеленой дубовой листовертки при смене корма через каждые 3 дня равнялся  $28 \pm 2.2$  мг, а средняя плодовитость составляла  $22 \pm 1.7$  яиц на самку (выжило 88% особей). При смене корма каждый день вес куколок равнялся

22+-1.8 мг, а плодовитость составила, в среднем, 15+-1.3 яиц (выжило 74% особей). У боярышниковой листовертки отмечена та же тенденция уменьшения веса и плодовитости при более частой смене корма (при смене корма каждый день вес куколок 35+-3.4 мг, плодовитость 20+-1.9 яиц, при смене корма через 3 дня вес 43+-3.9 мг, плодовитость 30+-2.2 яйца, в каждом варианте анализировалось по 50 самок).

Трофическая конкуренция возникает в случае нехватки листвы для развития гусениц (поиск неповрежденного и незаселенного листа занимает слишком много времени). Преимущество имеют виды, ранее приступившие к питанию и интенсивнее развивающиеся. У гусениц таких видов больше шансов закончить питание до полного оголения крон. При недостатке листвы гусеницы задерживаются в развитии, образуют куколки меньшего веса, погибают или мигрируют на соседние деревья. По отношению к питанию на дубе виды изучавшегося комплекса сильно различаются. Зеленая дубовая листовертка, являясь специализированным видом, имеет более высокий коэффициент усвоения корма, чем виды - полифаги (Страхов, 1982), в связи с чем скорость ее роста при равном количестве потребленной листвы будет выше, что и отмечено при фенологических наблюдениях. Палевая листовертка имеет меньшие размеры, чем у остальных видов, ее кормовая норма ниже, чем у других листоверток и по нашим данным равняется приблизительно 0.5 г, что позволяет ей раньше других видов закончить питание. Боярышниковая, пестро-золотистая листовертки и некоторые другие виды могут развиваться на целом ряде древесных и кустарниковых пород в течение нескольких поколений, что дает им возможность при значительном объедании дуба завершить питание на деревьях 2 яруса и подлеске. По нашим наблюдениям, до 30 % гусениц многоядных листоверток и 10 % гусениц зеленой дубовой листовертки при значительной плотности комплекса филофагов (угроза объедания более 75%) мигрируют на деревья 2 яруса и подлесок для окончания питания и окукливания. Наибольший процент гусениц, мигрирующих в старших возрастах, наблюдается в популяциях пестро-золотистой листовертки. Гусеницы этого вида имеют самые растянутые сроки развития (до 43 - 46 дней), в связи с чем, при высокой степени дефолиации дуба они вынуждены переходить на питание другими породами.

Смена кормовой породы приводит к снижению веса и плодовитости особей, особенно заметному у боярышниковой листовертки. Об этом говорят данные таблицы 2, данные для которой получены следующим



образом: куколки собирались из крон деревьев дуба и кленов полевого и татарского, взвешивались на торсионных весах с точностью до 1 мг и раскладывались сообразно виду и весу в пробирки. Бабочек самок, при выходе из куколок, фиксировали в спирте и препарировали для определения плодовитости. В овариолах присутствовали яйца разных стадий зрелости. Таких стадий по внешнему виду можно выделить 3: сформировавшиеся яйца одинакового размера с заметным хорионом, зачатки яиц прямоугольной формы без различного покровного слоя, формирующиеся яйца округлой, постепенно увеличивающиеся по направлению к концу овариолы. У зеленой дубовой и палевой листоверток преобладают яйца 1 - го типа, у боярышниковой и смородинной кривоусой - 3 - го, что можно объяснить облигатностью дополнительного питания перед спариванием и высокой миграционной активностью двух последних видов. Видно, что в физиологии формирования яиц у листоверток заложена возможность широкого варьирования реальной плодовитости в зависимости от условия питания, миграционной активности гусениц, дополнительного питания бабочек, их миграции и промежутка времени между выходом из куколки и откладкой яиц.

Таблица 2. Вес куколок и плодовитость бабочек самок листоверток - филлофагов дуба. Числитель - при питании на дубе черешчатом, знаменатель - при питании в старших (IV - V) возрастах гусениц на кленах татарском и полевом. Зеленая дубовая и палевая листовертки - монофаги, питаются только на дубе.

Вид листовертки	Вес, мг		Плодовитость		N
	Среднее	ср. кв. откл.	Среднее	ср. кв. откл.	
Зеленая дубовая	42.0	9.21	34.8	18.4	145
Боярышниковая	57.1	15.4	64.9	55.4	60
	41.7	16.4	43.0	61.1	42
Смородинная кривоусая	39.6	8.97	41.0	21.7	252
	34.2	8.35	36.3	34.4	120
Палевая	20.5	4.17	25.7	12.2	55

Вышеприведенные сведения играют, на наш взгляд, принципиальную роль в определении "вспышечности" вида филлофага. В целом же, конкуренция, как внутривидовая и межвидовая, может при достаточной плотности комплекса видов приводить к заметному ухудшению состояния популяций вплоть до массовой гибели.

Влияние неоднородности насаждения. Другое исследование показало, что на развитии листоверток могут сказываться и различия между деревьями одной породы, а именно основной кормовой породы - дуба черешчатого ранней формы. В качестве модельных были выбраны 6 деревьев 3 - х категорий санитарного состояния и 3 - х классов Крафта (1 - 3-го), далее обозначенные NN 11, 12, 21, 22, 23, 33, где первая цифра отражает класс Крафта, а вторая - категорию состояния (здоровые, ослабленные и усыхающие). По окончании периода развития гусениц и восстановления листвы визуально из центра кроны определили количество листьев на деревьях с точностью до 1 тыс. (Табл. 3).

Таблица 3. Параметры состояния модельных деревьев.

номер	обозначение	класс Крафта	категория санитарного состояния	кол-во листьев (тыс.)	степень объедания 28.V
1	11	1	1	83	10
2	12	1	2	43	20
3	21	2	1	69	40
4	22	2	2	38	20
5	23	2	3	11	60
6	33	3	3	25	60

Таблица 4. Плотность (количества особей на 1000 листьев) филлофагов на модельных деревьях. Числитель - плотность, знаменатель - количество собранных особей пяти модельных видов (см. текст).

Дерево	Дата учета							Среднее с.к.о.
	18.5	19.5	21.5	24.5	28.5	1.6	6.6	
11	227,7 123	--	189,7 96	113,2 73	163,9 67	198,9 189	175,1 152	178,08 38,60
12	239,1 138	--	204,1 65	161 94	231,1 144	132,6 1	129,1 179	182,83 48,65
21	--	255,2 172	307,9 237	248,4 134	--	263,8 92	234,6 126	261,98 27,80
22	128,2 89	110,7 74	114,5 75	231,4 121	216,3 208	173,1 116	183,9 164	174,65 46,61
23	244,3 113	--	366,7 176	--	173,9 120	274,0 96	218,8 88	255,54 72,18
33	--	234,5 131	--	--	377,5 131	220,2 75	221,1 145	235,55 80,56
Средн с.к.о	209,8 54,86	200,1 78,141	218,3 00,24	197,5 58,01	232,6 85,75	210,4 53,98	193,8 39,16	

В течение периода развития насекомых через каждые 2 - 4 дня из

крон деревьев брали пробы листвы для определения плотности, возрастного и видового состава вредителей следующим образом: в средней части кроны выбирали несколько веток приблизительно на 100 листьев, на ветки одевали полиэтиленовые мешки и, срезав, опускали на землю. Собранный материал обрабатывали в лаборатории, при необходимости хранили в погребе при температуре 5 - 10 градусов.

Постоянно на всех деревьях встречались гусеницы пяти видов листоверток (Tortricidae): смородинная кривоусая (*Pandemis cerasana*), палевая (*Aleimma loeflingiana*), боярышниковая (*Archips crataegana*), зеленая дубовая (*Tortrix viridana*) и пестрозолотистая (*A. xylosteana*). Ниже мы ограничимся рассмотрением этих пяти видов. Кроме того, единично встречались свинцовополосая листовертка, всеядная листовертка - толстуха, почковая вертунья, зимняя пяденица и ряд видов пядениц, листоверток, огневков и молей.

Результаты учетов плотности пяти модельных видов филофагов на модельных деревьях приведены в таблице 4. Сразу обращает на себя внимание то, что разброс средних по датам меньше, чем по отдельным деревьям. Достоверная средняя разность плотностей, оценивавшихся в один день учета, обнаружена между деревом 21 и каждым из деревьев 11, 12 и 22 при вероятности ошибки менее 5%.

На отдельных деревьях существенно различной было и соотношение рассматриваемых видов. Видовой состав собранного материала определялся начиная с 28.5, так как уверенно визуальным различать наши объекты можно только с 3 личиночного возраста, а без этого трудно обрабатывать массовый материал. Соотношение модельных видов, занимающих сходные ниши и станции и встречающихся в экологически существенных количествах, представлены в таблице 5.

Таблица 5. Среднее процентное соотношение модельных видов филофагов на модельных деревьях.

Вид	Дерево						Среднее
	11	12	21	22	23	33	
<i>Pandemis cerasana</i>	45,8	26,1	37,6	53,6	32,3	39,8	39,6
<i>Aleimma loeflingiana</i>	34,4	40,5	17,5	23,5	12,6	24,5	27,7
<i>Archips crataegana</i>	7,6	20,9	24,4	13,7	32,0	20,2	18,7
<i>Tortrix viridana</i>	8,6	4,2	11,4	7,1	15,6	4,5	7,4
<i>Archips xylosteana</i>	3,7	8,3	9,1	2,2	7,5	10,9	6,7
Итого :	100	100	100	100	100	100	100
Коэффициент выровненности	0,778	0,860	0,912	0,757	0,916	0,880	0,875

В комплексе преобладала смородинная кривоусая листовертка.

Субдоминантом была палевая листовертка. Для этих видов не характерны вспышки численности, вызывавшие объедание более половины листвы дуба, и в энтомоценозе дубравы, они играли роль распространенных и довольно обильных фоновых видов как до 1986 года, когда окрестные леса поразила вспышка зеленой дубовой листовертки, так и после, когда наблюдалась вспышка боярышниковой листовертки. Из данных таблицы видно, что иерархичность в комплексе видов лучше выражена на деревьях, которые имели самую низкую среднюю плотность (11 и 22), в то время как на деревьях, поддерживавших наибольшую плотность (21 и 23) соотношение видов более равномерное. Коэффициент выровненности характеризует равномерность представленности отдельных видов в их комплексе и применяется при изучении экологии видов, сосуществующих в сильно пересекающихся стациях. Он определяется по формуле

$$E = - \frac{\sum_{j=1}^s (P_j \cdot \ln(P_j))}{\ln(s)}$$

где  $P_j$  - доля  $j$ -го вида в комплексе,  $s$  - число видов.  $E = 1$  соответствует равномерному распределению долей,  $E = 0$  соответствует наличию только одного вида из  $s$ , если  $s > 1$ .

Между средней плотностью листоверток на дереве и коэффициентом выровненности обнаружена положительная корреляция,  $r = 0,89$  при вероятности ошибки менее 5%. Интересно, что по мере ослабления иерархичности соотношения видов в комплексе растет доля вспышечных видов за счет уменьшения доли фоновых (невспышечных).

Таблица 6. Среднее процентное соотношение модельных видов филофагов в разные дни учета.

Вид	Дата учета		
	28.5	1.6	6.6
<i>Pandemis cerasana</i>	36,1	39,8	37,8
<i>Aleimma loeflingiana</i>	37,0	28,5	19,3
<i>Archips crataegana</i>	14,5	12,2	28,6
<i>Tortrix viridana</i>	6,2	9,0	10,8
<i>Archips xylosteana</i>	6,2	10,4	3,5
Итого :	100	100	100

Динамика состава отражена в таблице 6. Из данных видно, что состав комплекса постепенно изменяется: доля боярышниковой листовертки растет за счет количества палевой листовертки, которая с первых чисел июня начала уходить на ствол для окукливания. Рост



содержания боярышниковой листовертки объясняется тем, что гусеницы листоверток - полифагов в старших возрастах активно мигрируют как в пределах полога, так и между пологом и подлеском, концентрируясь в стациях, условия в которых их в этот момент больше удовлетворяют. Из того, что боярышниковой листовертке удалось удвоить свою долю в комплексе филофагов дуба, следует, что на других породах сохранялся и успешно развивался значительный запас особей этого вида.

Динамика развития листоверток - филофагов на модельных деревьях дуба представлена на табл. 7. Быстрее всего смена возрастов происходила в третьей декаде мая (что примерно соответствует третьему возрасту). До и после этого периода скорость смены возрастов заметно ниже. В это время происходило и заметное отклонение средней плотности филофагов на деревьях. Тогда же увеличилась и доля различий между деревьями в общей дисперсии среднего возраста, причем оба дерева, на которых наблюдалось отклонение от среднего возраста в сторону более быстрого развития, поддерживали относительно высокую суммарную плотность филофагов. Снижение темпов развития в июне частично объясняется уходом на окукливание на ствол и скелетные ветви большей части гусениц палевой листо-

Таблица 7. Динамика развития листоверток - филофагов на модельных деревьях дуба. Числитель - средний возраст личинки, знаменатель - среднее квадратичное отклонение.

Дерево	Дата учета						
	17.5	19.5	21.5	24.5	28.5	1.6	6.6
1.1	1.6 0.28	-	2.0 0.54	3.9 0.58	4.6 1.6	5.2 0.84	5.6 0.70
1.2	1.4 0.27	-	1.7 0.21	3.8 0.63	4.4 0.64	5.3 0.37	5.3 0.59
2.1	-	1.7 0.33	2.6 0.62	3.8 0.41	-	5.3 0.32	5.6 0.68
2.2	1.4 0.44	2.0 0.28	2.0 0.26	3.8 0.43	4.6 0.44	5.3 0.56	5.4 0.54
2.3	1.4 0.23	-	2.8 0.31	-	4.5 0.57	5.1 0.61	5.7 0.29
3.3	-	1.8 0.25	2.0 0.21	3.6 0.42	4.5 0.86	5.3 0.68	5.5 0.74
Итого :	1.4 0.54	1.8 0.55	2.4 0.76	3.8 0.70	4.5 0.85	5.3 0.83	5.5 0.82

вертки - вида, который был достаточно массовым и развивался быстрее смородинной кривоусой и боярышниковой листовертки, последнее видно из данных таблицы 8. Боярышниковая листовертка показала увеличение темпа развития параллельно с увеличением своей доли в комплексе видов, объедающих дуб, что, по - видимому, связано с благоприятными условиями для ее развития, сложившимися на этой породе.

Таблица 8. Динамика развития листоверток - филлофагов на модельных деревьях дуба по видам. Числитель - средний возраст личинки, знаменатель - среднее квадратичное отклонение.

Вид	Дата учета		
	28.5	1.6	6.6
<i>Pandemis cerasana</i>	4,60 0,485	5,10 0,417	5,46 0,679
<i>Aleimma loeflingiana</i>	4,89 0,401	5,48 0,451	5,76 0,450
<i>Archips crataegana</i>	3,39 0,728	5,18 0,710	5,44 0,611

Таким образом, деревья дуба, растущие рядом и сходные по внешним признакам состояния, могут поддерживать различающиеся по составу, динамике развития и суммарной плотности комплексы филлофагов. Мозаичность насаждения, как среды развития гусениц листоверток - филлофагов, обусловлена, по - видимому, текущим физиологическим состоянием отдельных деревьев. Кроме того, соотношение отдельных видов филлофагов на дереве и в среднем на группе деревьев меняется, если не рассматривать дифференциальную смертность, в основном, в связи с миграцией в пологе и с несовпадением фенологии развития разных видов. Методика учета численности отдельных видов для оценки состояния их комплекса и связанной с ними экосистемы должна учитывать эти моменты, особенно в части фенологической привязки.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученная картина страдает заметной неполнотой. Однако представляется возможным оценить качественный характер воздействия учетных факторов на формирование состава комплекса листоверток, питающихся на дубе, через посредство их влияния на состояние слагающих этот комплекс популяций.

На основании результатов проведенных исследований можно выделить ряд факторов, определяющих состояние каждой из популяций комплекса в условиях промежуточных значений его суммарной плотности :

1) относительные сроки начала питания особей разных видов и их соответствие фенологии дуба как предпочитаемой кормовой породы.

2) продолжительность голодания после выхода из яиц, будь то вследствие его несовпадения с раскрытием почек кормовых деревьев, либо вследствие заморозков, ветров и дождей;

3) интенсивность миграции, связанной с поиском подходящего корма, при которой расходуются резервные вещества и время;

4) качество корма, которое зависит от породы кормового дерева, его текущего состояния и локализации особи в его кроне;

5) наличие количества корма, достаточного для завершения развития;

6) погодные условия в период питания, влияющие на состояние особи как непосредственно, так и воздействуя на развитие возможных латентных инфекций;

7) беспокойство, приводящее к миграции и подготовке нового места к питанию и вызванное либо нападением других листоверток своего или другого вида, либо нападением паразитов и хищников;

Этот набор факторов является неполным в том смысле, что не охватывает весь жизненный цикл листоверток и в нем не отражены многие существенные экологические взаимодействия (с комплексом паразитов, хищников, патогенов). В то же время, есть все основания считать, что указанные факторы существенно влияют на состояние популяций отдельных видов и состав и состояние комплекса в целом при промежуточных и низких значениях суммарной плотности листоверток - филофагов дуба. Важно отметить, что каждый из указанных факторов является потенциально ключевым в классическом смысле этого термина, то есть может, при определенных условиях, вызвать качественное (хозяйственно значимое) изменение состояния популяций и их роли в экосистеме.

Полученные результаты представляют ценность для анализа функционирования как потенциальных очагов массового размножения листогрызущих вредителей, так и их резервация, где эти виды переживают периоды глобального ухудшения условий развития.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гулии В.В. Экологические аспекты вирусной инфекции у насекомых // Экология. -1972. -Н.4. -С.32-38.
- Страхов В.В. Вопросы прогноза развития вспышек массового размножения хвое- и листогрызущих чешуекрылых // М.: Лесн.пром., 1972.
- Одум Ю. Экология // в 2-х т. -М.:Мир, 1986.
- Сиренко М.Д. Физиолого-экологические аспекты взаимодействия зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) с популяциями видов рода *Quercus* в горных лесах Крыма: Дисс. на соиск. уч.ст. канд. биол. наук / Симферополь, 1989. -164 с.
- Штейнхауз Э. Патология насекомых // М.:Изд-во иност.лит., 1952. -838 с.
- Яновский В.М. Различие в экологической требовательности растений и насекомых дендрофагов как показатель стабильности экосистем // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. -Новосибирск: Наука. -1987. -С.5-16.
- Den Boer P.J. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment // Oecologia, 1981, -V.50, -P.39-53.
- Rhoades D.F. Herbivore population dynamics and plant chemistry // Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Ed. R.F.Denno & M.S.McClure, N.Y. Ac.Press. -1983. -P.155-220.
- White T.C.R. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants // Oecologia. -1984. -V.63, -P.90-105.

Украинский  
научно - исследовательский  
институт лесного хозяйства  
и агролесомелиорации

S.G.Gamajunova, A.E.Kharchenko

### POPULATIONAL SIGNIFICANCE OF SOME LARVAL ADAPTATIONS IN DEFOLIATING OAK TORTRICIDAE.

Ukrainian forestry institute.

#### SUMMARY

Larval development within and between populations of mass and common oak defoliating Tortricidae were studied in field observations and experiments. The ecological factors controlling larval population quality and species ratio on the low and middle densities are 1) relative time of feeding beginning between species and its accordance to foliage development; 2) food deprivation after hatching; 3) after hatching migration; 4) food quality, which reflects current host physiology; 5) food sufficiency; 6) abiotic environmental conditions; 7) disturbances during feeding activity from other larvae or parasitoids and predators. Each of these factors can effect significant qualitative changes in population and multispecies complex. All of them can be involved in studies of pest foci and refugions ecology.