

УДК [632.654+632.7]:[630*.453+592.547]

(с) 1994г. С. Г. ГАМАЮНОВА, М. Ю. ПОПКОВ, А. Е. ХАРЧЕНКО

К ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ ВРЕДИТЕЛЕЙ ЛЕСА

Ниже мы помещаем текст, который может, как нам кажется, иллюстрировать возможности применения концепции экологических ниш (см. Харченко, Гамаюнова, Попков, 1993) для прояснения взаимосвязей различных механизмов адаптации объектов популяционной природы в неоднородной случайной среде и анализа этих механизмов для определения стратегии хозяйственной деятельности. Вопрос о механизмах всплеск массового размножения вредителей леса интересен своей многоплановостью, благодаря чему вокруг него накопилась масса идейно разнобразной литературы и множество хозяйственных решений, часто противоречивых. Этот вопрос во все времена оставался предметом интереса и обсуждения широкого круга лесных ученых.

Обычные в наших местах массовые филлофаги - это листовертки (*Tortricidae*), со второй половины 80-х годов получили распространение смородиновая кривоусая (*Pandemis ribeana* Hb.) и боярышниковая (*Archips crataegana* Hb.) листовертки, увеличившие численность с наступлением депрессии зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.). Кроме того, довольно обычны зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L., пяденицы-обдирала (г. *Erannis*), огневки рода *Acrobasis*. Эти насекомые обладают рядом характерных особенностей. К ним можно отнести склонность к образованию комплексных очагов массового размножения, динамичность пространственной локализации как очагов, так и резерваций, способность длительное время поддерживать на обширных площадях плотность, граничащую с порогом экономической вредности. С одной стороны, эти особенности вредителей делают их более удобными для экологических исследований, с другой - подчеркивают актуальность таких исследований, так как они могут дать отправные точки для разработки лесоводственных методов повышения устойчивости и снижения восприимчивости насаждений к повреждениям массовыми листогрызающими вредителями.

Перечисленные виды участвуют в весьма разнообразных экологических процессах, рассредоточенных в пространстве и во времени. Чередуемость воздействий различных факторов происходит случайно для особи - субъекта, к значительной части изменений среды она оказывается неготова. Кроме того, насаждение, да и отдельное дерево существенно сложны и гетерогенны для филлофагов, вследствие чего среда этих вредителей представляет собой сложную суперпозицию раз-

личных градиентов, каждый из которых непосредственно влияет на отдельные функции особи (Баранчиков, 1983; Whitham et al., 1984; Barbosa, Martinat, 1987). Случайный характер неоднородной среды может компенсироваться двумя путями: 1) за счет повышения универсальности утилизации среды особями, иными словами, расширения индивидуальных ниш; 2) за счет увеличения неоднородности состава популяции, увеличения разнообразия этих ниш и увеличения емкости каждой из них.

Выбор варианта стратегии адаптации происходит при решении конкретной экологической проблемы; с которой столкнулась особь. Особи автономны в своем выборе, иными словами, индивидуальный выбор между универсальностью и специализацией определяется ее возможностями и обстоятельствами. Первый вариант имеет естественные ограничения в виде системы различных физиологических и генетических корреляций. В условиях большого ареала, сложной, вместительной и, в то же время, относительно стабильной экологической ниши выбор второго варианта становится неизбежным для части особей. Состав популяций наших объектов отражает сочетание обоих вариантов, они весьма неоднородны по различным экологически значимым признакам, в то же время индивидуальные ниши особей видов - вредителей шире, чем у фоновых видов, что проявляется в большем разнообразии и протяженности занимаемых ими стаций (Гамаюнова, Харченко, 1983).

Взаимодействие неоднородностей среды и популяции приводят к нестабильной и труднопредсказуемой динамике последней. Экологические взаимодействия популяции в целом приобретают сильно нелинейные черты. В такой ситуации удобнее рассматривать не всю популяцию, а отдельные группы особей, сходных по экологически значимым признакам, т.е. разделить популяцию на подмножества из элементов со сходными наборами адаптаций, оптимизированных по отношению к определенным состояниям среды в результате отбора (см. множества Мэтью - Кермака в работе: Семевский, Семенов, 1982). Масштаб или разрешающая способность различения наборов адаптаций определяется чувствительностью интересующих исследователя экологических процессов. Соответственно определяется и масштаб несходства условий среды. Важно то, что для разных наборов адаптаций одна и та же область среды может быть как однородной, так и неоднородной. Успех особи определяется степенью соответствия между структурой ее набора адаптаций и условиями среды, в которых она развивается. При прочих равных обстоятельствах, репродуктивное преимущество получают особи тех подмножеств, стратегия адаптации которых настроена на условия среды, обладающие высокой экологической емкостью и обладают достаточными протяженностью и непрерывностью во времени и в пространстве ареала.

Здесь уместно вспомнить теорию Читти (Chitty, 1960; Chitty, 1967; Chitty, Phipps, 1966), связывающую колебания численности с

изменениями генофонда в результате отбора, действие которого обусловлено экологическими последствиями самих этих колебаний. В случае, когда речь идет о листогрызающих вредителях леса, большое влияние на протекание этого процесса оказывает характер неоднородности среды, особенно же такие объекты, как очаги, резервации, а также протяженные участки насаждений, где в течение длительного времени наблюдается существенное, но не достигающее порога экономической вредности (как правило, мозаичное) повреждение фотосинтетического аппарата. Интересно попытаться представить, как связана динамика численности популяции с характером ее взаимодействия со средой, учитывая организацию последней.

На стадии депрессии численности плотность поддерживается низкой вследствие ухудшения абиотических и трофических условий среды, восстановления защитных систем дерева-хозяина, давления естественных врагов, болезней и других причин. Изменяется и пространственное распределение популяции. Как правило, на значительной части ареала многие местобитания становятся слабозаселенными, в других вредитель встречается единично или отсутствует. В некоторых местобитаниях плотность вредителей остается достаточно высокой, хотя и недостаточной для экономически ощутимых повреждений. В литературе компактные участки повышенной плотности депрессирующей популяции называют резервациями.

Поскольку в целом по ареалу условия довольно жестки, вид сохраняется в значительной мере за счет резерваций. Если они поддерживаются достаточно долго, то за счет отбора, направленность которого отражает специфику местных условий, и за счет случайных эффектов малой численности могут сформироваться устойчивые в ряду поколений фенотипы, толерантные к неблагоприятным трофическим, климатическим и другим условиям данной резервации за счет специализации (Campbell, 1979; Lorimer, 1982; Mattson, Lorimer, 1982; Мамонтова и др. 1983; Mattson, Koller, 1983). Распределение емкости популяционной ниши становится полимодальным, если между разными резервациями поддерживаются устойчивые различия или заостренным, если таких различий нет или недостаточно. Если резервации неустойчивы и между ними есть существенные миграционные потоки, или если резервации достаточно сложно устроены и условия в них варьируют во времени, то могут сформироваться фракции особей, умеющих "незамечать" неоднородность среды, или, лучше сказать, видящие ее более грубо (следует заметить, что сочетание резистентности к неблагоприятным факторам и экологической универсальности встречается во многих описаниях вспышечных фенотипов и их отдельных черт, Dingle, 1972; Wallner, 1987). Мера грубости восприятия среды особью или популяцией - это интегральный показатель, отражающий величину объема фундаментальной ниши в пространстве параметров среды, относительно меньший эксцесс распределения емкости по этому объему и

значительную величину самой емкости. Естественно, что хотя в такой нише эффекты оптимума и пессимума могут быть и сглажены, они, все же, не могут не проявляться. Так что наиболее корректно различать грубо взаимодействующие со средой объекты не по форме распределения емкости, а по его высоте, абсолютной или относенной к размеру минимальной поддерживающей себя популяции, и по объему той области пространства параметров среды, для которой емкость определена и достаточна для воспроизводства. Как конкретно может быть реализована такая ниша?

Экологическая универсальность может выражаться в различных чертах: в сочетании высокой скорости потребления пищи, равнообразия пищи по качеству и составу при относительно невысокой эффективности ее усвоения (Nanski, Otronen, 1985), наличии механизмов детоксикации защитных веществ растений - хояев (Krieger et al., 1971; Приставка, 1979; см. также Martin et al., 1985); в фенологической приуроченности к наиболее восприимчивым и трофически выгодным стадиям сезонного развития растений - хояев (Богачева, 1983; Witter, 1983); в откладывании потенциально большого и широко варьирующего количества яиц, в которых, в свою очередь, варьирует количество желтка (Carinera, Barbosa, 1977; Campbell, 1981; Barbosa, Martinat, 1987); в широкой непрерывной изменчивости темпов и количественных результатов развития, связанных с его условиями (Ликвентов, 1954; Ликвентов, 1957; Эдельман, 1954; Drooz, 1966; Schroeder, 1986); в канализации развития, индукции, обуславливающей переключение изменчивой стратегии в ответ на определенные воздействия среды в критические моменты развития особи (Leonard D. E. 1968; Campbell, 1978); в высокой миграционной активности (Southwood, 1971; Wellington, 1980); в способности тем или иным способом переживать кратковременные ухудшения условий за счет избегания прямого действия этих условий, образовывать и постоянно поддерживать резерв из особей, находящихся в неактивном состоянии, и иных приспособлениях (см., например, Wellington, 1980; Wallner, 1987). Не менее важно для этого свойства и наличие высокой пластичности всех упомянутых свойств, позволяющей индивидуальной нише как широко перемещаться внутри популяционной ниши, так и иметь значительную протяженность, так как большая экологическая валентность дает существенные преимущества своим обладателям не только в условиях, когда доступные станции редкие, мелкие и малоемкие, но и когда они оказываются переполненными (хотя эти две причины формируют два экологически различных типа особей (Wellington, 1982; Baltensweiler, 1984)). В понятиях $r - K$ отбора динамику параметров популяций насекомых хорошо иллюстрирует синоптическая модель Саусзуда и Коминса (Southwood, Comins, 1976; Southwood, 1977).

Возможность наследования изменений экологической стратегии или, иными словами, величины и формы распределения емкости внутри фун-

даментальной ниши, проявляющегося за небольшое число генераций, установлена для многих животных. Как правило, им свойственна высокая потенциальная плодовитость и недолгий жизненный цикл, плотность их популяций неустойчива и колеблется, достигая высоких значений. Известно несколько механизмов, обеспечивающих влияние адаптации родителей на адаптацию потомков: 1) передача генов и их систем, частоты которых коррелируют с фазой цикла численности (Tamarin, Krebs, 1963), с плотностью содержания (лабораторные опыты с гетерозиготными популяциями, Mueller, Ayala, 1974), с экологически значимыми свойствами особей (Bryant, Turner, 1972), с быстрыми колебаниями условий среды (Band, 1963); 2) материнский эффект, т.е. влияние качества родительского поколения на дочернее (Leonard, 1970; Wallner, Walton, 1979), реализующееся, как предполагают, через нехромосомные и вообще неядерные компоненты яйца; 3) влияние родительского поколения на среду, в которой развивается потомство (Morris, 1967; Wallner, Walton, 1979); 4) трансвариальная передача латентной или низковирулентной вирусной инфекции (Wellington, 1962; Бахвалов, Бахвалова, 1990), которая заметно влияет на плодовитость, выживаемость и миграционную активность.

По мере восстановления нарушенного предыдущей вспышкой ресурса и глобального по отношению к данной резервации улучшения других условий обитания, качественная неоднородность среды для данной популяции сглаживается, возрастает емкость и расширяются границы реализованных стадий, резервации увеличиваются в размерах. За счет потока мигрантов возникает новые локальные поселения, в которых повторяется динамика первоначальной резервации, и в плане территория в окрестности резервации представляет собой растущую мозаику из пятен, расширяющихся и порождающих новые пятна. Рост численности и облегчение контактов между особями из разных резерваций, а также повышение разнообразия условий вследствие экспансии популяции создают условия для роста доли вспышечных фенотипов (Namkoong, 1979; Lorimer, 1982; Mattson, Lorimer, 1982; Йонайтис, 1988). Экспансия популяции происходит прежде всего благодаря вспышечным особям, менее требовательным к качеству корма, подвижным и плодовитым. Популяция становится экологически однородной, хотя уровень ее генетического разнообразия должен быть выше, чем в отдельных резервациях, в том числе и за счет ослабления отбора, характерного для фазы депрессии, а уровень гетерозиготности - благодаря облегчению половых контактов выходцев из разных резерваций. Этот процесс идет по - равному у видов с равной биологией, которая определяет соотношение и роль в этом процессе миграции, многолетней диалаузы, особенностей трофических взаимодействий и т.п. Если плотность популяции, кормовая норма и фитомасса насаждения соотносятся должным образом, можно говорить о наступлении вспышки массового размножения.

Динамика частоты вспышечного фенотипа в ходе вспышки будет зависеть от того, как будет изменяться адаптивное значение его экологических особенностей. Общая закономерность определяется изменениями условий среды достаточно универсального характера: возрастает в общем и в отдельности заселенность местообитаний, как характерных для вида, так и доступных для его миграции и кратковременного обитания; усиливается конкуренция особей; истощаются ресурсы; распространяются высоковирулентные эпизootии. Вспышечный фенотип в таких условиях уже не поддерживается отбором (Wellington, 1962, 1963). Падение его частоты может быть обусловлено двумя процессами: разрушением, т. е. резким снижением уровня интеграции системы адаптаций у отдельных особей, и ослаблением или переориентацией отдельных адаптаций. Эти процессы приводят к снижению приспособленности из-за сокращения протяженности фундаментальных ниш и уменьшения эксцесса распределения емкости в них. Новый высокоинтегрированный фенотип, соответствующий условиям вспышки, у большинства вредителей - филофагов сформироваться не успевает вследствие быстрого изменения условий среды (исключения - виды, способные давать затяжные вспышки, прерываемые экстремальными погодными условиями, например, зеленая дубовая листовертка).

Когда численность популяции стремительно падает, кризис сменяется депрессией. Популяция снова оказывается сосредоточенной в редких небольших по объему резервациях, которые могут возникать уже в других местах с другими особенностями условий. Выживают в резервациях особи, у которых вспышечные черты выражены слабее, стресс - толерантные или специализированно адаптированные к условиям конкретной резервации, особенно к тем из неблагоприятных факторов, которые обуславливают массовую гибель. Заселенность достаточного для сохранения популяции числа резерваций гарантируется тем, что во время вспышки практически все местообитания на огромных территориях бываю освоены вспышечным фенотипом, плотность популяции достаточно велика, чтобы обеспечить существенную абсолютную численность особей, способных пережить депрессию в резервациях, даже если таких особей, как и резерваций, в процентном отношении очень мало.

Какие черты организации среды обуславливают вспышечный тип динамики популяции? По - видимому, одной из важных таких черт должна быть относительная однородность как трофических, так и абиотических условий при благоприятности или приемлемости этих условий в ненарушенной среде, т. е. до вспышки численности, в сочетании с нестабильностью этих условий. Изменчивость условий должна быть достаточной, чтобы в противовес специализации могла оформиться универсалистская направленность стратегии адаптации и в популяции могла возникнуть и поддерживаться заметная фракция реализующих ее особей. В то же время, она не должна существенно нарушать непре-

рывность благоприятного характера условий хотя бы в течение промежутков времени порядка нескольких поколений, чтобы проявился эффект отбора по генетическим или наследуемым другим путем факторам в пользу вспышечного фенотипа. В ответ на перенасыщение среда должна становиться отчетливо неблагоприятной для большинства особей, именно обладающих выраженным вспышечным фенотипом, исключая возможность иной адаптации к ухудшению условий, нежелезистой диаллауа, обильное размножение и широкое распространение яиц по микроместообитаниям и территории в целом. Возможно, вспышечный тип биологии популяций является частным вариантом стратегии "распределения риска" (den Boer, 1971; den Boer, 1981; см. также: Morrison, Barbosa, 1987) пригодным для случаев, когда в целом переменная среда более или менее регулярно, с частотой порядка десятков поколений, бывает исключительно стабильной и однородной, при этом попадая в область наибольшей емкости фундаментальной ниши популяции. Это предположение подкрепляется результатами теоретических исследований циклической и зависимой от плотности селекции в контексте r - K континуума экологических стратегий (Foughgarden, 1971; Charlesworth, 1971; Hoekstra, 1975; см. также Southwood et al., 1974) и, хотя и косвенно, долгосрочными исследованиями биологии некоторых вредителей (Wellington, 1968; Baltensweiler, 1977).

Существует мнение, что сообщества, включающие консументов первого порядка, проявляющих вспышечную динамику, являются эволюционно молодыми, их коэволюция снижает восприимчивость хозяина к паразиту и вредоносность паразита по отношению к хозяину (Pimentel, 1968). Известно, однако, что с более древними лесобразующими породами связано больше видов насекомых - дендрофагов, в том числе и вредителей (Southwood, 1961; Kennedy, Southwood, 1984), что, если учесть неспецифический характер защиты дерева от объедания (Courtney, 1985), говорит об относительности такого предположения. По - видимому, вспышечная динамика популяций в ребрах любой трофической сети определяется событиями в этих ребрах, происходящими скорее в экологическом, чем в эволюционном масштабе времени, а уровень и форма проявления коадаптации партнеров в экологическом взаимодействии зависят от значения для них этого взаимодействия и от их биологии.

Очаги и резервации в контексте такого механизма оказываются совершенно различными объектами. Очаги - это однородные участки среды, где в течение ряда генераций вредителя сохраняются благоприятные для него условия. Это вызывает последствия, качественно родственные последствиям эвтрофикации: по трофической сети проходит волна вспышечного увеличения численности (Freedman, 1975; Стадницкий, Рябинин, 1983). В очагах индивидуальные и популяционные реализованные ниши достигают наибольшего объема и емкости, соответственно растут размеры и разнообразие занятых стаций, отбор

обуславливает сдвиг жизненной стратегии в сторону большей ее выпуклости. Резервации - участки высокого разнообразия и неоднородности (Йонайтис, 1988; Edmunds, Alstad, 1978; Thompson et al., 1981), где отбор поддерживает баланс специализации и универсализации в адаптации к сложной среде во время депрессии численности, что обеспечивает сохранение популяции при глобальном ухудшении условий. В резервациях индивидуальные ниши и станции сокращаются, хотя их емкость и остается достаточной для воспроизводства. Распределение емкости по объему реализованной популяционной ниши становится либо уплощенным, либо полимодальным, если в разных резервациях формируются экологически различные фенотипы, и сама она смещается от оптимума соответствующей фундаментальной ниши к ее периферии. От резерваций следует отличать убежища, в которых условия просто не ухудшаются до такой степени, как в посткризисных очагах. Здесь прои ходит, по - видимому, только задержка общего хода процесса. Роль неоднородности условий в резервациях состоит в том, что она размывает направленность отбора и, таким образом, смягчает колебания его вектора, происходящие в ходе вспышки, не давая сформироваться крайним, ригидным по жизненной стратегии и своим требованиям к среде фенотипам с узкими индивидуальными нишами, чувствительным к глобальным переменам в среде. Надо отметить, что в то же время в резервациях действие генного дрейфа на гетерозиготность особей может отчетливо проявиться вследствие относительно малой первоначальной численности их населения. Это может приводить к существенным экологическим последствиям, в том числе и к образованию выпуклых генотипов при скрещивании особей из определенных, комплементарных друг другу в этом смысле резерваций (Namkoong, 1979).

Характер динамики среды, способствующий формированию перичных очагов массового размножения, имеет место в насаждениях, включающих большую долю ослабленных деревьев. Это ослабление может быть как хроническим, выраженным в форме, размерах и облиственности кроны, величине и структуре прироста ствола, так и кратковременным, внешне еще не проявившемся. Так или иначе, действие стресс-факторов на древесные растения приводит в том числе и к изменению химического состава листьев в сторону повышения концентрации легко усваиваемых насекомыми форм питательных веществ (White, 1984; Larsson, Tenow, 1983), а при длительном действии и к снижению содержания в целом дереве запасных форм как основных метаболитов, так и вторичных. Многие из последних выполняют функции защиты от объедания (Rhoades, 1983; Mead et al., 1985), мобилизуются при повреждении листьев (Green, Ryan, 1972). Увеличение их концентрации и в целом физио - химическая реакция дерева на объедание существенно влияет на многие аспекты развития текущего и нескольких следующих поколений его филофагов (Моисеева, 1972; Valentine et al.,

1983; Hough, Pimentel, 1978; Haukioja, 1980; Schultz, Baldwin, 1982; Morris, 1967; Edwards, Wratten, 1985). Таким образом, пищевая ценность для насекомых листвы умеренно стрессированного дерева повышается (Danell, Huss-Danell, 1985), а защитная реакция дерева ослабляется, оно становится восприимчивым и неустойчивым к размножению вредителей. Практически в любом насаждении всегда есть некоторое количество таких деревьев, ослабление которых вызвано либо конкуренцией с соседями, либо повреждением или болезнью и носит хронический характер. Расположение таких деревьев, при их незначительном проценте, обычно диффузное, пищевое качество листвы ограничено слабой ассимиляцией. Массовые вредители - филлофаги не образуют на таких деревьях устойчивых скоплений. Группы ослабленных деревьев возникают вследствие несоответствия породы и применявшихся технологий ухода условиям местопроизрастания, неблагоприятного изменения уровня грунтовых вод, местных особенностей рельефа и почвы (Kemp, Moody, 1984), возрастных изменений и множества других причин, каждая из которых имеет свои масштаб и глубину действия на насаждение (Hardy et al., 1983; Houston, Valentine, 1977). В таких группах за счет индивидуальной variability состояния отдельных деревьев может быть некоторое количество умеренно стрессированных деревьев, листва которых сочетает еще высокое пищевое качество и ослабленные защитные свойства. Если пропорция таких деревьев не слишком мала, в группе может сформироваться либо очаг, либо резервация, в зависимости от разнообразия деревьев по состоянию и направления глобальной тенденции в изменении условий роста насаждения. Наряду с локальным ухудшением состояния деревьев в насаждении может происходить и глобальное, часто вследствие засухи, во время которой наблюдается иногда повсеместное ослабление насаждений и после которых следует периоды высокой вспышечной активности вредителей - филлофагов. Примечательно, что древесные породы более гигрофильны, нежели их насекомые - вредители (Яновский, 1987), что усиливает эффект засухи в их взаимоотношениях.

Список литературы

- Баранчиков Ю. Н. Экологическая неоднородность побегов древесных растений и их освоение насекомыми - филлофагами // Роль ... (см. ниже) - С. 49 - 72.
- Бахвалов С. А., Бахвалова В. И. Экология бакуловируса шелкопряда - монашенки (*Ospesia popalpa* L.), Персистенция вируса в популяциях насекомого // Экология. - 1990. - №. - С. 53 - 59.
- Богачева И. А. Сезонные изменения листьев древесных растений и проблемы динамики численности листогрызущих насекомых субарктики / // Роль - С. 84 - 100.
- Гамаюнова С. Г., Харченко А. Е. Популяционные аспекты некоторых адаптаций гусениц листверток-филлофагов дуба // Изв. Харьк. энтомологического общества. - 1993. - Т. 1, Вып. 2. - С. 18-33.

Ионайтис В. - А. П. Ресурсы, формирование и функционирование хояино - паразитарных энтомокомплексов в экосистемах : Автореф. дис... докт. биол. наук. - Ленинград, 1988. - 34 с.

Ликвентов А. В. Влияние режима питания на рост и развитие непарного шелкопряда // Труды ВИЭР. - 1954. - Вып. 6. - С. 65 - 74.

Ликвентов А. В. Влияние смены пищи в поколениях на развитие непарного шелкопряда // Труды ВИЭР. - 1957. - Вып. 8. - С. 89 - 98.

Мамонтова В. А., Деревянко Н. М., Никитенко Г. Н., Галанова Т. Ф. Структурно - функциональные особенности популяций непарного шелкопряда на разных кормовых растениях // Роль - С. 112 - 25.

Моисеева Т. С. О влиянии некоторых условий развития насекомых из сряда чешуекрылых на иммунитет к паразитическим перепончатокрылым // Вопросы экологии паразитических организмов и энтомофагов. - 1972. Т. 8. - С. 83 - 84.

Приставко В. П. Принципы и методы экспериментальной энтомологии. - Минск: Наука и техника, 1979. - 136 с.

Роль взаимоотношений растение - насекомое в динамике численности лесных вредителей: Мат. межд. симп. ИЮЭРО/МАВ, 1981. - Красноярск, 1983.

Семевский Ф. Н., Семенов С. М. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеоиздат, 1982.

Стадницкий Г. В., Рябинин А. Г. Динамика компонентов лесного биогеоценоза в зависимости от их места и роли в пищевой цепи // Роль - С. 33 - 46.

Харченко А. Е., Гамаюнова С. Г., Попков М. Ю. Экологические ниши и популяционная экология насекомых // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. - 1993. - Т. 1, Вып. 2. - С. 5-17.

Эдельман Н. М. Влияние режима питания на обмен веществ непарного шелкопряда и зимней пяденицы // Труды ВИЭР. - 1954. - Вып. 6. - С. 75 - 90.

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.

Baltensweiler W. The role of environment and reproduction in the population dynamics of the larch bud moth, *Zeiraphera diniana* Gn. (Lepidoptera, Tortricidae) // Advances in invertebrate reproduction. 3. / Ed's: W. Engels et al. - Amsterdam, 1984. - P. 291 - 302.

Baltensweiler W., Benz G., Bovey P., Delucchi V. Dynamics of larch bud moth populations // Ann. Rev. of Entomol. - 1977. - V. 22. - P. -79 - 100.

Band H.T. Genetic structure of populations. II. Viabilities and variances of heterozygotes in constant and fluctuating environments // Evolution. - 1963. - V. 17, N3. - P. 307 - 319.

Barbosa P., Martinat P. Causes and ecological implications of egg - retention in the gypsy moth // Can. Entomol. 1987. - V. - 119. N9. - P. 765 - 71.

Bryant E.N., Turner C.R. Rapid evolution of competitive ability in larval mixtures of the house fly // Evolution. - 1972. - V. 26. N2. -P. 161 -170.

Campbell R.W. Some effects of gypsy moth density on rate of development, population time and fecundity // Annals of Entom. Soc. of America. - 1978. - V. 71, N3. - P. 442 -448.

Campbell R.W. Studies of sparse populations of gypsy moth // Popul. dynam. of forest insects at low levels, /Ed. F.P. Hain. - 1979. -P. 4 - 5.

Campbell R.W. Evidence for high fecundity among certain North American gypsy moth populations // Environ. Entomol. - 1981. - V. 10, N5. - P. 663 - 667.

Capinera J.L., Barbosa P. Influence of natural diets and larval density on gypsy moth *Lymantria dispar* egg mass characteristics // Canad. Entomol. - 1977. - V. 109. - P. 1313 -1318.

Charlesworth B. Selection in density - regulated populations // Ecology. - 1971. - V. 52, N3. - P. 469 -474.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. - 1960. - V. 38. - P. 99 - 113.

Chitty D. What regulates bird populations? // Ecology. -1967. - V. 48. - P. 698 - 701.

Chitty D., Phipps E. Seasonal changes in survival in mixed populations of two species of vole // J. Anim. Ecol. -1966. -V. 35, N 2. -P. 313 - 331.

Courtney S.P. Apparency in coevolving relationships / Ed's: P. H. Enckell, L. M. Nilsson. // Plant - animal interactions; Proc. of the Third Europ. Ecol. Symp., Lund, 1983. -Oikos, 1985. -V. 44, N. 1. -P. 91 - 98.

Danell K., Huss - Danell K. Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing / Ed's: P. H. Enokell, L. M. Nilsson. // Plant - animal interactions; Proc. of the Third Europ. Ecol. Symp., Lund, 1983. -Oikos. 1985. -V. 44, N. 1. -P. 75 - 81.

Den Boer P.J. Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment: The problem of the persistence of sparse populations // Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. -(Oosterbeek, 1970), 1971. - P. 77 - 97.

Den Boer P.J. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment // Oecologia. -1981. -V. 50. -P. 39 - 53.

Dingle H. Migration strategies of insect // Science. -1972. -V. 175, N 4028. -P. 1327 - 1335.

Drooz A.T. Some effects of rearing density on the biology of the elm spanworm // Can. Entomol. -1966. -V. 98, N 1. -P. 83 - 87.

Edmunds G.F., Alstad D.N. Coevolution in insect herbivores and conifers // Science. - 1979. - V.199, N. 4332. - P.941 -946.

Edwards P.J., Wratten S.D. Induced plant defences against insect grazing: fact or artefact ? / Ed's: P.H. Enokell, L.M.Nilsson.//Plant - animal interactions, Proc. of the Third Europ. Ecol. Symp.-1983,Lund.: Oikos,1985. - V. 44,N.1. - P. 70-74.

Freedman H.I. Graphical stability, enrichment, and pest control by a natural enemy // Math. Biosci..- 1976. - V.31. - P.207 -225.

Green T.R., Ryan C.A. Wound induced proteinase inhibitors in plant leaves: a possible defence mechanism against insects // Science. - 1972. - V.175, N4023. - P.776 -777.

Hanski I., Otonen M. Food quality induced variance in larval performance: comparison between rare and common pine - feeding sawflies (*Diprionidae*) / Ed's: P.H.Enokell, L.M.Nilsson.// Plant - animal interactions Proc. of the Third Europ.Ecol.Symp.-1983,Lund: Oikos, 1985. - V.44, N1. - P. 155 - 174.

Hardy Y.J., Lafond A., Hamel L. The epidemiology of the current Spruce budworm outbreak in Quebec // Forest Sci.- 1983. - V.29, N4. -P. 715 -725.

Haukioja E. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations // Oikos. - 1980. - V.35, N2. - P.202 -213.

Hoekstra R.F. A deterministic model of cyclical selection // Genetical research. - 1975. - V.25, N 1. - P. 1 - 15.

Hough J.A., Pimentel D. Influence of host foliage on development, survival and fecundity of gypsy moth // Environ. Entomol.- 1978. - V.7, N 1. - P. 97 - 102.

Houston D.R., Valentine H.T. Comparing and predicting forest stand susceptibility to gypsy moth // Can. J. of Forest Res.-1977. -V. 7, N 2. - P. 447 - 468.

Kemp W.P., Moody U.L. Relationships between regional soils and foliage characteristics and western spruce budworm (*Lepidoptera, Tortricidae*) outbreak frequency // Environ.Entomol..- 1984. - V.13. -N 5. - P. 1291 -1297.

Kennedy C.E.J., Southwood T.R.E. The number of species of insects associated with british trees: a re - analysis // J. of Anim. Ecol.- 1984. - V. 53, N 2. - P.455 -478.

Krieger R.L., Feeny P.P., Wilkinson C.F. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses ? // Science. - 1971. -V. 171, N 3983. - P. 579 -581.

Larsson S., Tenow O. Relations between drought stress in pine and outbreaks of needle - eating insects. A survey of hypotheses / / Pom. ... - C. 101 -111.

Leonard D.E. Effect of density of larvae on the biology of the gypsy moth // Entom. Exper. and Appl.- 1968. - V.11, N3. - P.291 - 304.

Leonard D.E. Intrinsic factors causing qualitative changes in populations of *Porthetria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) // Can. Entomol. - 1970. - V. 102, N 2. - P. 239 - 249.

Lorimer N. Pest outbreaks as a function of variability in pest and plants // Resistance to diseases and pests in forest trees / Proc. of the Third Intern. Workshop on the genetic of host - parasite interactions in forestry, Wageningen, the Netherlands, 14 - 21 sept. 1980/ Ed's H.M.Heybroek, B.R.Stephan, K. von Weissenberg. - Wageningen, 1982. - P. 287 -293.

Martin M.M., Rookholm D.C., Martin J.S. Effect of surfactants, pH, and certain cations on precipitation of protein by tannins // J. of Chem. Ecol. - 1985. - V 11, N 4. - P. 485 -494.

Mattson W.J., Koller C.N. Spruce budworm performance in relation to matching selected chemical traits of its hosts // Пож ... С. 138 -149.

Mattson W.J., Lorimer N., Leary R.A. Role of plant variability (trait vector dynamics and diversity) in plant / herbivore interactions // Resistance to diseases and pests in forest trees / Proc. of the Third Intern. Workshop on the genetic of host - parasite interactions in forestry, Wageningen, the Netherlands, 14 - 21 sept. 1980/ Ed's H.M.Heybroek, B.R.Stephan, K. von Weissenberg. - Wageningen, 1982. - P. 295 - 303.

Mead R.J., Oliver A.J., King D.R., Hubach P.H. The co - evolutionary role of fluoracetate in plant - animal interactions in Australia // Oikos. - 1985. - V. 44, N 1. - P. 55 - 60.

Morris R.F. Influence of parental food quality on the survival of *Hyphantria cunea* // Canad. Entom. - 1967. - V. 99, N1. - P. 24 - 33.

Morrison G., Barbosa P. Spatial heterogeneity, population "regulation" and local extinction in simulated host-parasitoid interaction // Oecologia. - 1977. V. 87, N 4. - P. 609 -614.

Mueller L.D., Ayala F.J. Trade - off between r - selection and K - selection in *Drosophila* populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 1974. - V. 78, N 2. - P. 1303 -1305.

Namkoong G. The dynamics of population genetics in forest insects // Population dynamics of forest insects at low levels. /Ed. F.P.Hain. - 1979. - P. 6 - 8.

Pimentel D. Population regulation and genetic feedback // Science. - 1968. - V. 159. - P. 1432 -1437.

Rhoades D.F. Herbivore population dynamics and plant chemistry // Variable plants and herbivores in natural and managed systems/ Ed's: R.F.Denno & M.S.McClure, N.Y. Ao.Press. - 1983. - P.155 - 220.

Roughgarden J. Density dependent natural selection // Ecology. - 1971. - V. 52, N 3. - P. 453 -468.

Schroeder L.A. Changes tree leaf quality and growth performance of lepidopteran larvae //Ecology. - 1986. - V. 67, N6. - P.1628 -1636.

Schultz J.C., Baldwin I.T. Oak quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae // *Science*. - 1982. - V.217, N 4555. -P. 149 -151.

Southwood T.R.E. The number of species of insect associated with various trees // *J. of Anim. Ecol.* - 1961. - V.30, N1. - P.1 - 8.

Southwood T.R.E. The role and measurement of migration in the Population system of an insect pest // *Trop. Sci.* - 1971. - V. 13, N4. -P. 275 -278.

Southwood T.R.E. The relevance of population dynamic theory to pest status // *Origins of pest, parasite, disease, and weed problems/* Ed's: J.M.Oherrett, G.R.Sagar. - Oxford: Blackwell,1977. -P. 35 - 54.

Southwood T.R.E., Comins H.N. A synoptic population model // *J. Anim. Ecol.* - 1976. - V. 45, N 3. - P. 949 -965.

Southwood T.R.E., May R.M., Hassel M.P., Conway G.R. Ecological strategies and population parameters // *Amer.Natur.* 1974. - V. 108, N 964. - P. 791 - 804.

Tamarin R.H., Krebs C.J. *Microtus* population biology. II. Genetic changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species // *Evolution.* - 1969. - V. 23, N 2. - 183-211.

Thompson W.A., Vertinsky I.B., Wellington W.G. Intervening in pest outbreaks: simulation studies with the western tent caterpillar // *Res. Pop. Ecol.* - 1981. - V. 23. - P. 27 - 38.

Valentine H.T., Wallner W.E., Wargo P.M. Nutritional changes in host foliage during and after defoliation, and their relation to the weight of gypsy moth pupae // *Oecologia*. -1983. - V.57. - P.298 - 302.

Wallner W.E. Factors affecting insect population dynamics: differences between outbreak and non - outbreak species // *Ann. Rev. Entomol.* - 1987. - V. 32. - P. 317 -340.

Wallner W.E., Walton G.S. Host defoliation: a possible determinant of gypsy moth Population quality // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* - 1979. - V. 72, N1. - P. 62 - 67.

Wellington W.G. Population quality and the maintenance of nuclear polyhedrosis between outbreaks of *malacosoma pluviale* // *J. Ins. Pathol.* - 1962. - V 4. - P. 285 - 305.

Wellington W.G. Qualitative changes in populations in unstable environment // *Can. Entomol.* - 1963. - V. 96, N 1 - 2. - P.436 -451.

Wellington W.G. Dispersal and population change // *Dispersal of forest insects: evolution, theory and management implications.* /Ed's: A.A.Berryman, L.Safranyik. - Washington. - 1980. - P. 11 - 24.

White T.C.R. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants / *Oecologia*. - 1964. - V. 63. - P. 90 - 105.

Whitham T.G., Williams A.G., Robinson A.M. The variation principle: individual plants as temporal and spatial mosaics of resistance to rapidly evolving pests // A new ecology: novel approaches to interactive systems/ Ed. Price P.W. - 1984. - P. 15 - 51.

Witter J.A. The effect of differential flushing times among trembling aspen clones on lepidopteran caterpillar populations: a review // Роль-С. 150 -161.

Український

научно - дослідницький

інститут лісного господарства

и агролісськелиоразии

S. G. GAMAJUNOVA, M. J. POPKOV, A. E. KHARCHENKO

**ABOUT THE POPULATION BIOLOGY
OF PHYLLOPHAGOUS FOREST PESTS**

Ukrainian forestry institute

S u m m a r y

Ecological mechanisms of phyllophagous pests outbreaks are discussed. It is concluded that characteristics of the dynamics and quality of environmental patchiness is important in determining of foci and refugions localisation and development. Discussed problems are significant for the forestry prophylactic of forest stands for the low susceptibility to damage.