

А. С. ИСАЕВ, Р. Г. ХЛЕБОПРОС

ПРИНЦИП СТАБИЛЬНОСТИ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

(Представлено академиком А. Б. Жуковым 14 IV 1972)

Влияние плотности популяции на темпы размножения насекомых неоднократно обсуждалось в экологической литературе (¹⁻⁵). Предлагаемый метод анализа динамики численности лесных насекомых основан на принципах стабильности (устойчивости) подвижных экологических систем (^{6, 7}). В рамках этого метода рассматриваются механизмы возникновения «критической» численности, при которой популяции насекомых в процессе потребления фитомассы нарушают устойчивость лесного биогеоценоза. Исследования выполнены на примере насекомых-ксилофагов, поселяющихся под корой ослабленных деревьев.

Изменение численности популяции за репродуктивный цикл можно определить выражением

$$x_{n+1} = y_n x_n, \quad (1)$$

где x — плотность популяции в определенный период; n — поколение; y — коэффициент размножения.

Рассмотрим коэффициент размножения как функцию факторов, зависящих от плотности популяции $f(x)$, количества и качества корма A , факторов, не зависящих от плотности популяции P , и некоторой величины τ , характеризующей запаздывание регулирующих факторов биологической системы относительно численности данного вида:

$$y = y[f(x), A, P, \tau]. \quad (2)$$

Для упрощения анализа исключим из рассмотрения предельно разреженные популяции и допустим, что $\tau = 0$, т. е. что система лишена явления запаздывания. Тогда в первом приближении

$$y = APf(x). \quad (3)$$

Функция $f(x)$ здесь монотонно убывает и может быть выбрана таким образом, что ее максимальное значение равно единице. Аппроксимируем функцию $f(x)$ выражением

$$y = APe^{-\alpha x} \quad (4)$$

(α — показатель обратной связи), приемлемым в случае, когда движение плотности популяции в биологической системе регулируется преимущественно одним механизмом.

В ненарушенном (устойчивом) биогеоценозе популяции насекомых-ксилофагов существуют в разреженном состоянии, обеспечивающем их стабильность. Коэффициент размножения разреженной популяции близок к единице, а плотность — к x_1 (рис. 1). При любом случайном воздействии на плотность и на коэффициент размножения со стороны внешней среды популяция после временного отклонения возвращается к стабильному состоянию.

Для индифферентных видов, неспособных в обычных условиях к массовому размножению (группа первая), характерны небольшие флуктуации

численности и коэффициента размножения, что обусловлено высоким значением показателя отрицательной обратной связи α . Ко второй группе насекомых относятся виды, численность которых колеблется в более широких пределах. В период массового размножения эти виды могут рассматриваться как «вредители», поскольку наносимые ими повреждения ощутимо сказываются на продуктивности лесных биоценозов. Большая амплитуда колебания численности у этих видов обусловлена малой отрицательной обратной связью ($\alpha \ll 1$) и, как следствие этого, значительным запаздыванием регулирующей реакции биогеоценоза. Последнее означает, что при из-

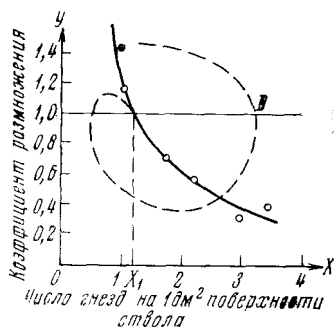


Рис. 1

Рис. 1. Зависимость коэффициента размножения от плотности популяции короледа *Ips subelongatus* Motsch. 1 — без учета запаздывания системы ($\tau = 0$) при $A = 4$, $P = 0,6$, $\alpha = 0,7$; 2 — фазовая траектория вспышки численности

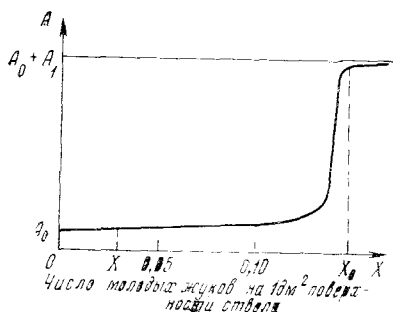


Рис. 2

Рис. 2. Диапазон использования корма усачом *Monochamus urussovi* Fisch. в зависимости от плотности популяции

бытке корма плотность популяции возрастает с определенным ускорением, опережающим реакцию регулирующих биотических факторов среды (фаза нарастания численности). Возникающий в дальнейшем недостаток корма или воздействие иного фактора замедляет рост численности (фаза максимума) и снижает коэффициент размножения до единицы (точка D на рис. 1). После прохождения точки D коэффициент размножения становится меньше единицы, а плотность быстро возвращается к уровню разреженной популяции (фаза разреживания).

Рассмотренные примеры характеризуют динамику численности тех видов насекомых, которые обладают только одной точкой стабильности x_1 , соответствующей уровню разреженной популяции. Для видов, способных влиять на темпы пополнения своих кормовых ресурсов, возможна иная ситуация.

Установлено, что рост численности насекомых-ксилофагов сопровождается расширением диапазона использования корма ⁽⁸⁾. На фазе максимума вспышки популяция реализует все потенциально возможные кормовые объекты, свойственные виду в пределах его модификационной изменчивости. Изменение качественного состава корма позволяет некоторым видам ксилофагов достичь второго устойчивого состояния численности, которое характеризуется принципиально иными формами освоения кормовых объектов и стабильно сохраняющейся высокой плотностью популяции.

Это означает, что в уравнении (3) величина A становится функцией плотности популяции. Из рис. 2 видно, что при низкой численности популяции ($x < x_0$) насекомые потребляют кормовые ресурсы в пределах, лимитируемых устойчивым биоценозом. После достижения определенной «критической» плотности (x_0) популяция активно воздействует на фитоценоз, многократно увеличивая объем потребляемых кормовых ресурсов ($A_0 + A_1$). В некоторой области значений коэффициент размножения ста-

новится больше единицы и популяция переходит во второе устойчивое состояние (точка x_2 на рис. 3). Точка x_2 в отличие от точки x_1 характеризует метастабильное состояние популяции, поскольку при изменении численности до $x < x_0$ система в точку x_2 больше не возвращается, а переходит к первому устойчивому состоянию x_1 . Если $x_0 > x_2$, то второе устойчивое состояние не реализуется, так как в подобной ситуации коэффициент размножения повышенной плотной популяции не достигает единицы (рис. 3б).

Виды ксилофагов, трансформирующие флуктуацию до второго устойчивого состояния (третья группа), представляют собой опасность для леса,

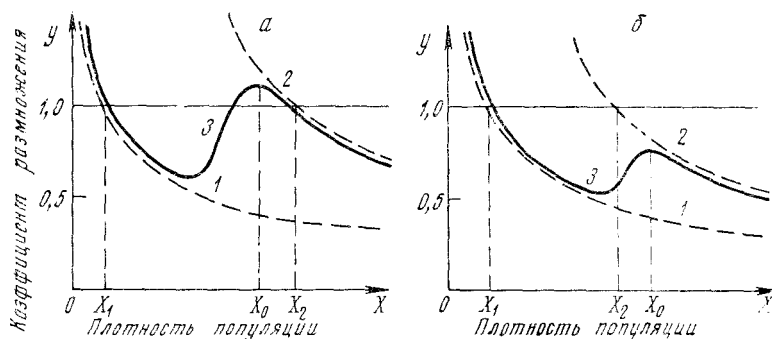


Рис. 3. Зависимость коэффициента размножения от плотности поселения усача *Monochamus urusovi* Fisch. 1 — при кормовых ресурсах A_0 ; 2 — при кормовых ресурсах $A_0 + A_1$; 3 — при изменении кормовых ресурсов в пределах от A_0 до $A_0 + A_1$. а — $x_0 < x_2$ — второе устойчивое состояние реализуется, б — $x_0 > x_2$ — не реализуется

поскольку вспышки их массового размножения не прекращаются без глубокого нарушения лесного биогеоценоза или резкого изменения внешних условий. Примером достижения второго устойчивого состояния численности является многолетнее массовое размножение большого черного усача (*Monochamus urusovi* Fisch.) в пихтовых лесах Средней Сибири (⁹).

Изложенный подход к анализу динамики численности насекомых позволяет по-новому взглянуть на существующие методы защиты леса. Для снижения численности вредителей представляется возможным использовать не только инсектициды, отрицательно влияющие на обитателей леса, но и репелленты, которые в меньшей степени нарушают структуру лесных биогеоценозов. Этот принципиально новый подход позволит не только защитить насаждения, но и рассредоточить популяцию по окружающей территории, т. е. снизить ее плотность ниже «критического» уровня. Последнее обеспечивает возвращение популяции в разреженное состояние под воздействием регулирующих факторов лесного биогеоценоза.

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева

Поступило

Институт физики им. Л. В. Киренского
Сибирского отделения Академии наук СССР
Красноярск

14 IV 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ M. E. Solomon, *Advances Ecol. Res.*, 2, London — N. Y., 1964, p. 1. ² R. S. Morris, *Mem. Entomol. Soc. Canada*, № 32, 16 (1963). ³ R. W. Stark, R. F. Borden, *J. Econ. Entomol.*, 58, № 6 (1965). ⁴ Г. А. Викторov, Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черешанки, М., 1967. ⁵ А. И. Воронцов, *Лесное хозяйство*, № 12, 31 (1967). ⁶ К. Уатт, *Экология и управление природными ресурсами*, М., 1971. ⁷ F. Takachashi, *Res. Population Ecol.*, 6, 28 (1964). ⁸ А. С. Исаев, Е. С. Петренко, *Лесоведение*, № 3, 56 (1968). ⁹ А. С. Исаев, В сборн. Проблемы защиты таежных лесов, Красноярск, 1971, стр. 60.