

П. М. РАФЕС

**ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ КОНКУРИРУЮЩИХ  
ВИДОВ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ ВРЕДИТЕЛЕЙ БЕРЕЗЫ**

(Представлено академиком С. С. Шварцем 30 X 1973)

Объектом исследования \* была летне-осенняя группа вредителей березы, в которую входили 5 видов: 1) березовая пяденица (*Biston betularia* L.); 2) хохлатка-верблюдка (*Lophopteryx camelina* L.); 3) зеленая члнчница (*Hylophila prasinana* L.); 4) стрельчатка-зайчик (*Acronicta leporina* L.); 5) стрельчатка-пси (*A. psi* L.). Все они характеризуются одновременным вылуплением гусениц в середине июля, одновременным использованием корма, одинаковым числом возрастов гусениц у большинства видов с одновременным окукливанием в конце августа. По Де-Баку (°), такое сходство видов позволяет считать их экологическими аналогами; это предопределяет их конкуренцию за корм и место обитания.

В двух березовых колках (№№ 20 и 56) Брединского лесхоза Челябинской обл. с весны 1970 г. проводили учеты плотности популяций по куколкам, бабочкам и гусеницам; расчетные данные перечисляли на 1 дерево

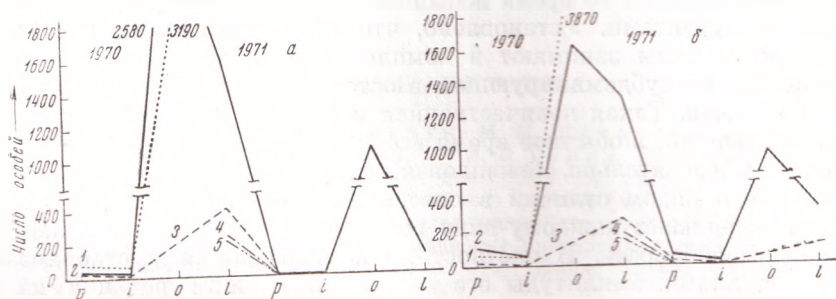


Рис. 1. Динамика численности ценопопуляций, обитающих в колке № 20 (а) и № 56 (б). 1-5 - см. текст; р - куколки, i - гусеницы, o - яйца, l - гусеницы

(рис. 1). Таблицы выживания показали, что заметного увеличения энтомофагов не было. Решающим фактором этого было воздействие голода и эпизоотий на гусеничной стадии всех видов. К середине августа 1970 г. начались миграции гусениц в поисках корма; наблюдалась массовая гибель гусениц березовой пяденицы от полиэдроза (*Borrelinavirus*). Некоторые гусеницы других видов оказались зараженными бактериозом (*Bacillus thuringiensis*), в большинстве трупов гусениц болезнетворные организмы отсутствовали, т. е. они погибли от голода. Недостаток корма в 1970 г. значительно снизил жизнеспособность всех видов: например, средний вес куколок самок хохлатки-верблюдки уменьшился в 298,5 до 232,4 мг; многие гусеницы не докормились и не смогли окуклиться; из многих куколок весной 1971 г. не вышли бабочки; отмечена малочисленность потомства, а затем - высокая поражаемость гусениц бактериозом. В начале августа

\* В исследовании участвовали Ю. И. Гниненко, В. К. Соколов и Е. Г. Хорхордин.

1971 г., несмотря на полную обеспеченность кормом, начались миграции гусениц; развилась новая эпизоотия — бактериоз (*B. thuringiensis*).

Весной 1972 г. плотность всех популяций в колке № 20 снизилась до 1,1 куколки на 1 м<sup>2</sup> подстилки, а в колке № 56 куколки не обнаружены. В 1972 г. обследование нескольких колков подтвердило депрессию; в колке № 20 в среднем оказалось 4,1 гусеницы на крону. Осенние учеты по выборкам со 100 м<sup>2</sup> выявили единичных зимующих куколок, т. е. вспышка массового размножения затухла. Такой же характер размножения и гибели видов паблюдался и в других местах Зауралья.

Радикальное воздействие эпизоотий было обусловлено не только ослаблением, а отсюда и потерей сопротивляемости фитофагов, но и чрезвычайно высокой скоростью размножения вирусов и бактерий. Недостаток корма сделал неэффективными специфические для каждого из видов особенности поведения, обеспечивающего избежание скученности гусениц. При переуплотненности внутри- и межвидовая формы конкуренции стали неразличимыми: недостаток корма вызывал массовые миграции, связанные с излишними затратами энергии, что увеличивало эффект голодания. У экологических аналогов в период питания не отмечено межвидовых конкурентных отношений, отличающихся от внутривидовых. Это подкрепляет представление о видовой консорции березы, в которой взаимно адаптированы не только детерминант (дерево) с консортами первого концентра (в частности листогрызущими насекомыми), но и консорты между собой. Вместе с тем каждый из видов имеет возможность избегать конкуренцию в других фазах развития вследствие различия в поведении бабочек, различия в местах зимовки куколок и откладки яиц. Наступившее крайнее уменьшение плотности популяций пяти массовых видов не вызвало увеличения плотности многих трофически сходных с ними других видов, ничтожная плотность которых во время вспышки могла казаться результатом вытеснения конкурентами. Установлено, что при повышенных плотностях лишь немногие виды занимают в комплексе доминирующее положение, несколько видов — субдоминирующее, а остальные встречаются лишь единичными особями. Такая количественная иерархия проявляется при массовом размножении; в обычное время все они характеризуются ничтожной плотностью. Следовательно, межвидовая конкуренция в гусеничной стадии сопровождается рядом отличий в поведении и особенностях других стадий. Это обеспечивает каждому виду возможность вырабатывать наибольшую приспособленность. В частности, она выражается в стабилизации размера популяции, амплитуды его колебаний и норм реакции на изменение условий. Статистическое сопоставление этих величин создает лишь кажущееся впечатление «иерархии» или «вытеснения конкурентов»<sup>(6)</sup>.

Полученные данные подтверждают следующие представления о динамике популяций. Оптимальный размер популяций (выражаемый численностью и биомассой) со специфической амплитудой колебаний поддерживается гомеостатичностью биогеоценотического процесса, обеспечивающего популяцию жизненными ресурсами и использующего ее как жизненный ресурс для других популяций. Оптимальный для биогеоценоза размер популяции фитофага, при котором она индифферентна, поддерживается спецификой структуры популяции и фенотипом особей: их активностью, прожорливостью, размерами, весом, соотношением полов, плодовитостью.

Положение любой популяции, как функциональной единицы биогеоценоза (т. е. и фактора, и объекта), закреплено механизмами отрицательной обратной связи: повышение или понижение плотности объекта, изменения его количества или качества вызывают соответственно усиление или ослабление воздействия фактора и возвращают систему в гомеостатичное состояние. Скорость и мощность проявления функциональной и количественной реакции зависит от степени сопротивляемости (или поражаемости) объекта и от специфических возможностей действующего фактора<sup>(3, 4)</sup>.

Каждое поколение популяции растет (в биомассе) за счет корма (аддитивный фактор) и убывает (в численности) под влиянием субтрактивных факторов. Корм обеспечивает выживание популяции, а также детерминированные потери при потреблении ее энтомофагами и гибели от прочих факторов. Улучшение питательности корма ведет к повышению биомассы поколения, его жизнеспособности, отсюда и к увеличению числа взрослых особей и их продуктивности. Недостаток или ухудшение питательности корма не покрывает затрат на рост и метаболизм, и это становится фактором, уменьшающим размер популяции. При массовом размножении становятся ключевыми те субтрактивные факторы, которые быстрее и количественно мощнее реагируют на повышение плотности популяции.

Опубликованы исследования, показывающие, что кризис массового размножения связан и с ухудшением кормовых качеств растения-хозяина: по мере усиленного потребления зеленой массы она становится менее питательной для фитофагов и приобретает репеллентные или даже токсические свойства (<sup>1</sup>, <sup>5</sup>). Есть данные о том, что в постэпизоотический период насекомые характеризуются снижением веса, продолжительности жизни имаго, плодовитости и имеют тенденцию к нарушениям физиологической деятельности (<sup>2</sup>).

Поскольку массовые размножения, подобные вспышке 1969—1971 гг., повторяются через 5—10—15 лет, можно предполагать, что за эти периоды ликвидируются и подавленное состояние популяции, и изменения в корме. По всей вероятности, изменение биохимической характеристики листовой массы, повышающее кормовую ценность для ее потребителей, происходит под влиянием теплых и засушливых периодов, которые, по ряду наблюдений, предшествуют вспышкам.

Лаборатория лесоведения  
Академии наук СССР  
с. Успенское Московской обл.

Поступило  
30 X 1973

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Б. Н. Вержуцкий, Т. А. Докийчук, М. М. Животова, Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, в. 2 (1971). <sup>2</sup> В. В. Гулий, Полиэдрозы и гранулезы насекомых сибирской фауны, Автореф. докторской диссертации, Новосибирск, 1973. <sup>3</sup> П. М. Рафес, Сборн. Защита леса от вредных насекомых, М., 3, 1964. <sup>4</sup> П. М. Рафес, Роль и значение растительноядных насекомых в лесу, М., 1968. <sup>5</sup> Анатомические, гистохимические и биохимические преобразования у лиственницы при повреждении насекомыми, А. С. Рожков (ред), Сборн. статей, Иркутск, 1973. <sup>6</sup> P. De Vach, Ann. Rev. Entomol., 11, 183 (1966).