АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ СУБАРКТИКИ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1986

УДК 591.5+574.3

Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

В книге приведены результаты многолетних исследований сотрудников лаборатории энергетики биогеоценотических процессов по динамике численности отдельных групп и видов животных в северной тайге, лесотундре и тундре. На доминантных видах насекомых разных экологических групп (почвообитающие и листогрызущие насекомые, кровососущие комары) показана ведущая роль абиотических факторов в динамике их численности, в первую очередь температуры вегетационного сезона. Выделены факторы, специфичные для каждой из указанных групп. Цикл статей по мелким воробьиным птицам посвящен в основном популяционным процессам и вскрывает механизмы их действия на динамику численности массовых видов. Показано отсутствие связи в изменениях численности северных видов консументов с запасами корма, давлением хищников и паразитов.

Сборник предназначен для зоологов и экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов университетов и пединститутов.

Ответственный редактор
доктор биологических наук **Н. Н. Данилов**

Рецензент
доктор биологических наук **Ю. И. Новоженов**

Р $\frac{21008-1357-22(84)}{055(02)7}$ 26—1986

© УНЦ АН СССР, 1986

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ СУБАРКТИКИ • 1986

И. А. БОГАЧЕВА

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ НАСЕКОМЫХ СУБАРКТИКИ

Тундра и лесотундра, занимающие обширные пространства территории Советского Союза, отличаются суровыми климатическими условиями. Как области обитания насекомых, они характеризуются низкими температурами в период развития и зимой, отсутствием фотопериодических сигналов, частыми и сильными ветрами [29, 30]. Фауне Севера свойственно общее обеднение, не одинаковое, однако, в разных систематических и экологических группах [29]. При продвижении к Северу в первую очередь оскудевает группа насекомых-фитофагов, в связи с чем доля сапрофагов и зоофагов в биогеоценозах повышается [29, 45]. Отдельные биогеоценозы лесотундры и южной тундры — березовые редколесья, пойменные леса, кустарниковые сообщества — это самые северные биогеоценозы, в которых фитофаги еще сохраняют свою роль, свойственную им в лесных биогеоценозах. Однако и здесь они характеризуются низкой численностью большинства видов и (или) резкими колебаниями [35].

Что определяет динамику численности насекомых-фитофагов на северном пределе распространения древесной растительности? Одни авторы [22] считают, что в таких условиях резко возрастает роль непосредственного воздействия климатических факторов, велико значение популяционных, а роль биоценотических факторов, наоборот, незначительна. Другие [30, 35] основное значение придают биоценотическим факторам. Для обсуждения этого вопроса необходимы данные по численности растительноядных насекомых, собранные в одном месте в течение ряда лет.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили результаты исследования, проведенного в 1977—1983 гг., группировок насекомых, связанных с наиболее распространенными древесными растениями Приобского Севера: березой извилистой *Betula tortuosa*, карликовой березкой *Betula nana*, ивами филиколист-

ной *Salix phylicifolia*, мохнатой *S. lanata* и шерстистопобегой *S. dasyclados*, ольхой кустарниковой *Alnus fruticosa*. Основным методом исследования было стандартное энтомологическое кошение, проводимое три раза в сезон: в первой половине июля, в конце июля — начале августа и во второй половине августа. В 1979 г. было выполнено лишь первое из трех кошений. Общий объем проб, взятых на одном растении за один раз, составил 100—150 взмахов сачка.

Работа была выполнена на базе Салехардского стационара Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Для исследований использовали четыре площадки:

1. Участок березового редколесья на территории стационара, где проводили кошения по березе извилистой.

2. Пологий склон долины небольшого ручья в окрестностях г. Лабытнанги, примерно в 1,5 км от города. Пробы на ивах филиколистной и мохнатой брали вдоль ручья, на карликовой березке и березе извилистой — выше по склону.

3. Полярный Урал, станция Красный Камень, долина р. Соби, где обследованы все перечисленные выше виды родов *Betula* и *Salix*.

4. Полярный Урал, станция Красный Камень, горы. Здесь проводилось кошение по четырем видам древесных растений на верхнем пределе их распространения: для березы извилистой и ольхи — в кустарниковом поясе, для березки карликовой и ивы мохнатой — на участке горной кустарниковой тундры.

Рельеф и растительность площадок подробно описаны ранее [3].

Для анализа динамики численности были подобраны виды и группы насекомых-дендрофагов, имеющие южное происхождение и более требовательные к температурным условиям: отряды Lepidoptera, Hemiptera, надсемейство Cicadoidea, листоед *Phytodecta viminalis* L., а также виды и группы, адаптированные к условиям Субарктики: пилильщики Tenthredinoidea, пяденица *Oporinia autumnata* Bkh., листоед *Phytodecta pallidus* L. При характеристике численности группы или вида пользовались относительной численностью (числом насекомых на 100 взмахов сачка), которую рассчитывали путем усреднения результатов всех проб, взятых во время развития насекомых данного вида или группы (для весенне-летних видов — проб первого и второго укосов, для летне-осенних видов — второго и третьего). Пробы, взятые на тех растениях и площадках, где данный вид (или группа) в течение этих лет не были встречены ни разу, в подсчеты не входили. Например, пяденица *Oporinia autumnata* не найдена в горах, в связи с чем пробы с четвертой площадки при подсчетах не использовали. Листоед *Phytodecta viminalis* встречался лишь на ивах, поэтому при расчетах его численности использовали данные только ивовых проб.

Все данные по температуре и влажности, использованные в статье, получены на метеостанции г. Салехарда. Приемы обработки этих данных описываются в каждом случае отдельно.

Результаты исследований

Роль абиотических факторов

На млекопитающих [21], птицах [13], земноводных [23], насекомых [29, 30] показаны приспособления животных к условиям Севера — в первую очередь к низким температурам. Они включают ряд морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций, направленных как на возможность существования при низких температурах, так и в условиях относительно благоприятных температур. При этом для насекомых ведущим фактором являются, по-видимому, низкие температуры в период развития, так как в это время именно они вызывают целый комплекс самых разнообразных адаптаций. Адаптации к низким зимним температурам ограничиваются по существу поведенческими, обеспечивающими выбор наиболее благоприятного места для зимовки, и физиологическими, устраняющими возможность внутриклеточного замерзания [30].

Температура вегетационного сезона в 1977—1983 гг. не была стабильной. Этому периоду предшествовал теплый 1976 г. (табл. 1). Теплым был и 1977 г., за которым последовал год с ровными низкими температурами августа. После небольшого повышения температуры в 1979 г. вновь последовал самый холодный год за изучаемый период. С 1981 г. температура вновь повысилась.

Нами были рассмотрены корреляции численности насекомых со средними температурами в период их развития. Эти температуры подсчитывались как средние по четырем декадам (для весенне-летних насекомых — с 21 июня по 31 июля, для летне-осенних — с 21 июля по 31 августа). Годичные изменения этих температур приведены на рис. 1.

При подсчете корреляций численности видов и групп с температурой периода их развития в текущем вегетационном сезоне ни в одном случае не выявлено достоверной зависимости. Действительно, логично предположить, что численность фитофагов на растениях должна в большей степени зависеть от уровня численности предыдущего года (т. е. от погодных условий), нежели текущего. Проверяя это предположение, мы подсчитали корреляцию фитофагов в текущем году с температурой периода их развития в предыдущем году. Оказалось, однако, что лишь чешуекрылые имеют достаточно высокую корреляцию с температурой предыдущего сезона: $r = +0{,}50 \pm 0{,}28$. Когда же мы использовали температуру двух предыдущих сезонов (в виде их суммы), то было обнаружено, что все виды и группы насекомых,

Таблица 1

Среднедекадные (I, II, III) температуры вегетационного сезона в 1975—1983 гг., °С

Год	Июнь	Июль			Август		
	III	I	II	III	I	II	III
1975	8,7	10,4	11,7	16,1	13,1	10,9	7,5
1976	14,5	16,3	11,6	15,5	17,2	12,7	10,8
1977	15,0	12,6	13,4	17,8	14,6	9,0	10,4
1978	7,1	17,6	13,8	11,6	8,9	8,8	7,9
1979	9,1	9,6	16,6	14,0	12,7	12,6	8.6
1980	10,2	12,3	9,3	11,2	8,0	7,9	9,0
1981	12,8	10,4	11,8	15,3	17,5	14,9	12,4
1982	16,5	16,1	11,6	19,8	10,0	7,6	10,0
1983	10,7	16,1	13,3	14,4	8,5	12,1	9,4

выбранные нами как «южные», имеют достаточно высокую корреляцию с этой величиной: Hemiptera $+0{,}60\pm0{,}26$; Cicadoidea $+0{,}75\pm0{,}18$; Lepidoptera $+0{,}67\pm0{,}21$; *Ph. viminalis* $+0{,}43\pm0{,}31$.

Таким образом, численность «южных» видов насекомых в Субарктике прямо зависит от температуры, повышаясь в течение ряда благоприятных лет и резко снижаясь после первого же неблагоприятного сезона (рис. 1, *а*, *б*, *в*). Именно поэтому в 1977—1978 и 1983 гг. мы наблюдали обогащение фауны Субарктики южными видами и в то же время подъем численности многих «северных» видов.

На взаимосвязь теплых лет и фаунистического богатства Субарктики мы уже обращали внимание ранее [6]. К настоящему времени накопилось много данных, подтверждающих наше предположение. Так, в 1977—1978 гг. единично были встречены жуки *Melasoma lapponicum* L., *M. tremulae* F., *Lochmaea* sp. Листоед *Cercionops caraganae* Gelb. был отмечен на Красном Камне в 1977 г.; в 1983 г. этот вид был очень многочисленным на мышином горошке *Vicia cracca*. В 1982—1983 гг. находили гусениц металловидки *Plusia festucae* L., в 1983 г. была найдена также куколка, из которой вывели имаго. В 1983 г. нередки были и гусеницы другого вида совки, видимо, рода *Agrotis*. В 1977—1978 и 1983 гг. были отловлены бабочки *Caloplusia hochenwarthi* Hochenw. В эти же годы на иве филиколистной и иван-чае встречались гусеницы пяденицы *Eulithis populata* L. В 1978 г. на смородине шершавой *Ribes hispidulum* были собраны гусеницы *E. prunata* L. этого же рода. В 1978 и 1983 гг. на ивах и карликовой березке единично встречались гусеницы волнянки; имаго вывести не удалось. В 1977 г. на Хадыте [15], а в 1981 и 1983 гг. в окрестностях г. Лабытнанги и на Красном Камне неоднократно находили гусениц подмаренникового бражника *Celerio gallii* Rott.; встречали и имаго. В 1978 и 1983 гг. на Красном Камне были добыты имаго авроры *Anthocharis carda-*

Рис. 1. Годичные изменения численности некоторых групп насекомых и температуры в период их развития.

а — чешуекрылые, *б* — клопы, *в* — цикадки.

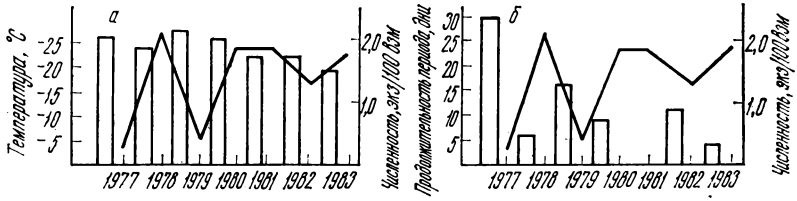

Рис. 2. Годичные изменения численности пяденицы *O. autumnata* и температурных условий ее зимовки.

а — средняя температура трех зимних месяцев, *б* — продолжительность наиболее холодного периода.

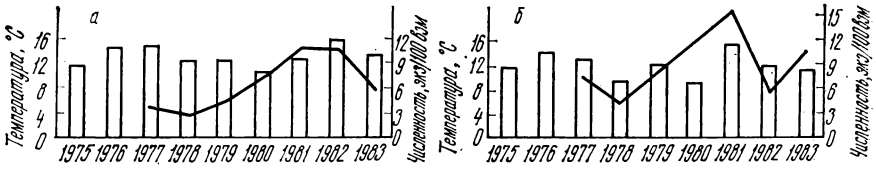

Рис. 3. Годичные изменения численности пилильщиков и температуры в период их развития.

а — весенне-летние виды, *б* — летне-осенние виды.

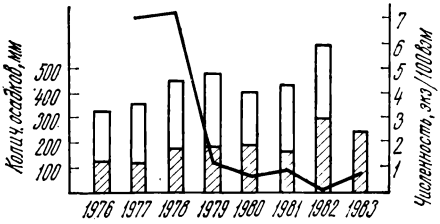

Рис. 4. Годичные изменения численности листоеда *Ph. viminalis* и количества осадков.

Общая высота столбика — осадки за год; заштрихованная часть — за летний период.

mines L. В 1977 и 1983 гг. в окрестностях г. Лабытнанги и на Красном Камне неоднократно находили траурницу *Nymphalis antiopae* L. В 1983 г. в г. Лабытнанги были встречены малинница *Callophrys rubi* L., махаон *Papilio machaon* L., в 1978 г.— серпокрылка *Drepana lacertinaria* L.

В 1979—1981 гг. такие «южные» виды практически не встречались.

Таким образом, после ряда теплых лет численность «южных» видов в Субарктике заметно возрастает. Возможно, что ряд видов только в такие годы и имеет возможность существовать здесь, совершенно исчезая после первого же неблагоприятного сезона и затем в течение ряда лет снова восстанавливая свою численность за счет иммигрантов. На грани такого «прерывистого существования» стоят и многие более обычные для Севера виды. В 1978 г. мы имели возможность наблюдать это на примере брюквенницы *Pieris napi* L. Бабочки *P. napi* были в этом году очень многочисленны: в середине июля на цветущем лугу можно было одновременно видеть десятки экземпляров. Яйца были отложены на многие крестоцветные растения. Однако гусеницы, достигшие к началу августа IV—V возраста, практически не питались при низких температурах, наблюдавшихся в течение всего месяца, и, видимо, погибли во время зимовки. Во всяком случае в течение следующих двух лет бабочки совсем не встречались, и вид снова стал здесь обычным лишь к 1983 г. Осталось неизвестным, восстановился ли он за счет мигрировавших особей, или отдельные (самые ранние) гусеницы в 1978 г. все же смогли окуклиться.

Рассмотрим теперь виды и группы, более адаптированные к условиям Севера. Листоед *Phytodecta pallidus* в 1977—1983 гг. неизменно поддерживал высокую численность на отдельных площадях. Численность *Oporinia autumnata* была невысокой, но довольно стабильной, а колебания ее не обнаружили связи с температурой. Наконец, пилильщики показали корреляцию с температурой предшествующего сезона (рис. 3), но совсем иную, чем «южные» виды: группа весенне-летних видов имела корреляцию —0,58±0,25, а летне-осенних —0,66±0,23.

Как известно, пилильщики характеризуются длительной диапаузой на стадии эонимфы. Только часть особей превращается в имаго на следующий год, остальные зимуют два раза и более, причем этот процесс контролируется, в частности, температурой. Если предыдущий год был теплым, то к текущему году в почве остается невысокий запас эонимф. Если же предыдущий год был холодным, то значительная часть особей зимует дважды. Эти особенности биологии пилильщиков дают им возможность не только избегать катастрофических снижений численности, но и использовать для развития первый же теплый год. Однако резких подъемов численности в такие годы не наблюдается. Возможно, причиной этого являтся низкая плодовитость имаго, которая

у северных видов пилильщиков почти полностью зависит от ресурсов, накопленных личинкой. Эти ресурсы истощаются во время длительных периодов покоя.

Температура зимовки. Большинство насекомых, распространенных в Субарктике, зимуют в почве, моховой дернине или подстилке. Случаи зимовки на растениях весьма редки. Так, пяденица *O. autumnata* зимует на ветвях березы в стадии яиц. Обнаружено, что в условиях стационара Кево [42] ее яйца вымерзают при температуре ниже —37 ° С.

Подсчитав корреляцию численности *O. autumnata* со средней температурой трех зимних месяцев предшествующей зимовки (рис. 2), обнаружили, что она довольно высока и составила —0,54±0,27.

Значение коэффициента корреляции еще выше, если численность *O. autumnata* сравнить с продолжительностью периода самых низких температур. Нами было взято количество дней со среднесуточной температурой ниже —35 ° С, которое хотя и коррелирует со средней температурой зимовки, однако варьирует гораздо выше. Численность *O. autumnata* обнаружила тесную зависимость от продолжительности наиболее холодного периода зимовки, которая составила —0,74±0,19.

Для остальных видов и групп фитофагов корреляции численности с температурой зимовки не обнаружено.

Осадки. Этот фактор также может оказывать воздействие на численность насекомых. Нами подсчитаны корреляции численности видов и групп с осадками, выпавшими в течение периода их развития (для весенне-летних видов — июнь — июль, для летне-осенних видов — июль — август) в текущем (r_1) и предшествующим (r_2), а также в течение всего предшествующего года (r_3). Высокие корреляции были обнаружены лишь для листоеда *Ph. viminalis* (рис. 4): $r_1 = -0{,}61 \pm 0{,}26$; $r_2 = -0{,}63 \pm 0{,}25$; $r_3 = -0{,}63 \pm 0{,}25$.

Корреляция численности с осадками в течение текущего сезона была продемонстрирована также для клопов: $r_1 = -0{,}61 \pm 0{,}26$.

Взаимосвязь численности насекомых и осадков, выпадающих в течение сезона развития этих насекомых, вероятно, следует приписать непосредственному воздействию сильных затяжных дождей, во время которых наблюдается гибель насекомых-дендрофагов, особенно открытоживущих и малоподвижных. Корреляции с осадками предшествующего года, наблюдающиеся у *Ph. viminalis,* видимо, являются отражением этого же обстоятельства.

Роль биоценотических факторов

Наиболее важными биоценотическими связями для любого вида, несомненно, являются трофические. **Корм** как фактор динамики численности можно рассматривать с точки зрения его количества и качества.

Таблица 2

Доля изъятия листовой поверхности у основных древесных пород, %

Порода	№ площадки	Год				
		1977	1980	1981	1982	1983
Береза извилистая	1	4,5	0,5	2,0	3,2	3,8
	2	4,7	2,0	1,7	2,3	3,5
	3	1,2	2,1	1,0	1,0	1,2
	4	2,2	—	—	0,9	3,1
Береза карликовая	2	1,8	0,9	—	1,7	—
	3	2,6	0,6	—	1,6	—
	4	0,7	—	—	1,6	0,8
Ива мохнатая	2	11,5	2,3	—	2,0	—
	3	9,7	5,2	—	7,1	—
	4	5,8	—	—	3,4	3,3
Ива филиколистная	2	5,4	4,6	—	3,3	3,4
	3	9,2	8,4	—	12,2	—
Ива шерстистопобегая	3	2,7	4,9	—	2,9	—
Ольха кустарниковая	4	1,1	2,4	—	1,6	1,5

Количество корма. Запас листьев на деревьях и кустарниках, являющихся кормом для насекомых-дендрофагов, ни разу не был определен. Поэтому вопрос о зависимости насекомых от количества корма не может быть решен вычислением корреляций. Если бы даже и была точно определена существовавшая в течение каждого сезона **потенциальная** кормовая база, то и это мало приблизило бы нас к решению вопроса о роли количества корма в динамике численности насекомых-фитофагов, так как остается еще вопрос о **реальной** кормовой базе.

В настоящий момент мы не видим никаких подходов к решению этого вопроса, т. е. к выделению из потенциальной кормовой базы в каждый данный момент сезона и для каждого данного вида насекомых той доли корма, которая реально пригодна ему в пищу. К таким же выводам приходят и другие авторы, пытаясь оценить роль реальной кормовой базы в динамике численности фитофагов. Так, Демпстер [27, с. 470] пишет: «Флуктуации в доступности ресурсов могут играть большую роль в изменении численности многих Lepidoptera, но в настоящее время очень немногие экологи могут оценить несущую спо-

собность биотопа, занятого видом, который они изучают, чтобы делать подобные обобщения». Поэтому мы считаем достаточным проведение в конце сезона оценки доли корма, потребленного листогрызущими насекомыми. Обычно эта доля мала (табл. 2). Даже у самых повреждаемых растений она не превышает 10—12 %, а у остальных ограничивается несколькими процентами. Исходя из этого, считаем, что запас корма не оказывает на листогрызущих насекомых сдерживающего влияния и не может в условиях Субарктики представлять фактор, определяющий динамику численности листогрызущих насекомых (а также сосущих, галлообразователей и минеров). Однако количество корма может оказаться лимитирующим фактором для карпофагов, так как семенная продукция многих растений на Севере имеет чрезвычайно сильные годичные колебания.

Качество корма. Взгляд на растение как на пассивный объект питания насекомого в 60-х — 70-х годах сменяется представлениями о том, что растение — это живой организм, активно противостоящий атакам насекомых. Как в нашей стране, так и за рубежом возникают теории, пытающиеся объяснить изменение численности фитофагов изменением в химическом составе их кормовых растений. Одна из таких теорий, пожалуй, наиболее развитая и законченная, изложена в статье Хаукиойи и Хакалы [35]. Одним из положений этой теории является идея об ослаблении защитных свойств растений в результате неблагоприятных климатических факторов, что приводит к резкому повышению численности фитофагов в последующие годы.

Ничего подобного, как было показано выше, нами не обнаружено. Напротив, продемонстрированы подъемы численности фитофагов после ряда лет с благоприятными климатическими условиями (высокие температуры вегетационного сезона).

Хищники и паразиты. В настоящее время принято считать их фактором, который не может самостоятельно сдерживать рост численности насекомых-фитофагов, но имеет заметное влияние на фазе затухания вспышки численности [18, 35].

Личинка более уязвима на стадии развития по сравнению с имаго. Однако на Севере личинка, находясь на растении, не подвергается большому риску нападения хищников из-за малочисленности последних. Исключение составляют птицы, которые, однако, также не изымают высокую долю своих жертв [7]. Возможно, большую роль играют хищные насекомые в то время, когда личинка или покоящаяся стадия (эонимфа, куколка) находится в подстилке [2]. Роль хищников в динамике численности фитофагов нами не изучалась.

Паразиты могут играть более заметную роль, чем хищники. В 1980 и 1981 гг. была отмечена высокая зараженность наездниками гусениц пяденицы. *O. autumnata*, доходящая у поздних особей до 70—80 %. По этой причине мы выбрали *O. autumnata* как эталонный объект для выяснения роли паразитов в дина-

мике численности растительноядных насекомых. Были подсчитаны корреляции численности гусениц пяденицы на березе извилистой и карликовой березке (в начале сезона эта гусеница является доминирующим фитофагом) и численности наездников в тех же пробах. Взаимосвязи численности гусениц с численностью наездников не обнаружено.

Обсуждение результатов

Обзор литературы по динамике численности отдельных видов и групп насекомых и зависимости ее от конкретных факторов среды [12, 14, 27, 31, 32, 35, 40, 43, 46], а также общих теорий динамики численности насекомых, в первую очередь растительноядных [8—11, 16—19, 20, 28, 35], привел нас к следующим представлениям относительно факторов динамики численности растительноядных насекомых.

На любой вид в любой точке его ареала действует вся совокупность факторов динамики численности — абиотических, популяционных, биоценотических. Однако в тех частях ареала, где лимитирующими факторами являются абиотические, динамика численности определяется прежде всего этими факторами. Так, в местах с суровыми температурными условиями (Север, горы) динамика численности видов складывается в первую очередь под влиянием температурного фактора, хотя механизмы его воздействия могут быть различными в разных конкретных случаях [25, 31, 42]. В местах с благоприятными температурными условиями, но недостаточным увлажнением именно фактор влажности может оказаться лимитирующим. Например, в широколиственных лесах Иллинойса (США) динамика численности большинства видов и групп фитофагов зависит в основном от выпадения осадков и в меньшей степени — от температуры зимовки [40]. Неблагоприятное влияние недостаточного увлажнения на численность многих видов лесных насекомых в лесной и лесостепной зоне Европы также неоднократно обсуждалось [26, 41]. На каком-то участке ареала ведущим фактором динамики численности может стать антропогенное воздействие.

Лимитирующим фактором для Приобской лесотундры, как и для Субарктики в целом, являются короткий и холодный вегетационный сезон и низкие зимние температуры. Естественно предположить, что температура в таких условиях должна быть и одним из ведущих фактаров динамики численности насекомых. Вместе с тем неодинаковость экологических требований видов, слагающих фауну данного региона, и разнородность биотопов внутри региона создают достаточно пеструю картину, которую трудно характеризовать однозначно.

Для большой части видов растительноядных насекомых Приобская лесотундра представляет северную границу ареала. Динамика численности таких видов определяется, как было пока-

зано выше, температурой вегетационного сезона: численность их увеличивается в течение ряда теплых лет и резко уменьшается после первого же холодного вегетационного сезона. Причины такого резкого спада численности, видимо, могут быть очень различными. У клопа *Nysius groenlandicus* в Гренландии причиной этого является замедленное созревание яиц после многоснежных зим и невозможность в этом случае завершить цикл развития в течение короткого вегетационного сезона [25]; у нескольких видов чешуекрылых в субальпийской зоне Колорадо — гибель отложенных яиц вследствие поздней снежной бури [31]; у гусениц брюквенницы в окрестностях Лабытнанги в 1978 г. — невозможность питания гусениц из-за низкой температуры и последующая их гибель. Таким образом, численность этих видов обнаруживает сильную коррелятивную связь с температурами вегетационного сезона. Хотя на их численность одновременно действует и множество других факторов, однако на фоне влияния температуры их обнаружить невозможно.

Сложнее обстоит дело у тех видов, которые имеют какие-то механизмы, уменьшающие их зависимость от температуры вегетационного сезона. Это виды с весенней фенологией развития личиночной фазы, у которых высокие темпы роста обеспечиваются высоким коэффициентом использования съеденной пищи [5]; мелкие виды, способные завершить свое развитие в течение одного вегетационного сезона даже при неблагоприятных температурных условиях; виды, способные зимовать в фазе личинки и продолжать питание на следующий год; виды с покоящейся стадией, которая может зимовать два раза и более, что представляет резерв, страхующий вид от резкого падения численности после холодного лета. У таких видов динамика численности в относительно благоприятных биотопах не зависит от температуры вегетационного сезона, но обнаруживает эту зависимость в биотопах с наиболее суровыми климатическими условиями. Так, листоед *Ph. pallidus* ежегодно достигал высокой численности на ивах в долине р. Соби; в горах, на верхнем пределе распространения ивы мохнатой, он также встречался ежегодно, но многочисленным был лишь в 1978 г.

Кроме того, открытозимующие виды, такие как *O. autumnata*, в сильной степени зависят от температуры зимовки. Это наблюдали и в северной части Скандинавии [39, 42], где холодный воздух, скапливающийся зимой в горных долинах, полностью предотвращает здесь массовое размножение *O. autumnata*. В Приобской лесотундре этот вид присутствует постоянно, но высокой численности не достигал ни разу, возможно ввиду низких зимних температур, ежегодно опускающихся в условиях данного региона до значений, которые указывались как летальные для этого вида [42]. Для видов, зимующих в почве и подстилке, зимние температуры не могут иметь такого большого значения.

Для тех видов растительноядных насекомых, динамика чис-

ленности которых, по изложенным выше причинам, не определяется температурным фактором, может быть продемонстрирована роль других абиотических факторов. Маловероятно, чтобы в лесотундре, которая считается зоной избыточного увлажнения, фактор влажности имел большое значение. Однако у малоподвижных и нежных насекомых сильные затяжные дожди могут вызвать значительную гибель личинок.

На динамику численности видов, относительно мало зависящих от температуры, особенно в благоприятных биотопах, может быть показано влияние и других факторов. Однако популяционные механизмы здесь наименее вероятны, так как действие их проявляется при высокой плотности популяций [27], а в Субарктике такие плотности обычно не достигаются. Наиболее вероятно проявление действия некоторых биоценотических механизмов.

Запас корма. Иногда высказывается мнение [30], что в Субарктике динамика популяций у фитофагов приспособлена к низкому уровню продукции растительности. Как было указано выше, для некоторых групп фитофагов, например, для семеедов, подобное утверждение, видимо, справедливо. Однако число видов зеленоядов и динамика их численности в суровых климатических условиях, по мнению других авторов [1, 24], не определяется запасом корма. Ранее мы показали [4], что суммарное потребление грызущими дендрофагами составляет обычно несколько процентов от общей листовой продукции деревьев и кустарников (в несколько раз меньше, чем в лесу). Иначе говоря, в лесотундре продукция древесных и кустарниковых растений недоиспользуется даже по сравнению с лесными биоценозами и, значит, не определяет уровня численности дендрофагов.

Качество корма. Роль этого фактора детально рассматривается группой финских исследователей [36—38, 44]. Ими показано увеличение содержания защитных веществ (фенолов) в листьях березы, подвергшейся нападению пяденицы *O. autumnata*, а также у березы в биотопах, где периодически происходят вспышки массового размножения этого вида (средняя часть склона холмов). Питание листьями с повышенным содержанием фенолов вызывает увеличение смертности гусениц, снижение их плодовитости и увеличение продолжительности развития. Таковы механизмы, через которые осуществляется влияние различных факторов на динамику численности животных.

Не отрицая существования изменений качества корма и действия этих изменений на личинок, мы, однако, не убеждены в том, что эти изменения могут оказывать на динамику численности фитофагов в Субарктике бóльшее воздействие, чем колебания температуры. Во-первых, действие качества корма проявляется только у весенних видов фитофагов и не проявляется у видов, развивающихся в августе [20, 38], тогда как действие температуры универсально. Во-вторых, даже у весенних видов

величина изменения, например, продолжительности развития, во много раз меньше, чем наблюдаемая при обычных природных перепадах температур. В-третьих, изменение химического состава листьев не может предотвратить массовых размножений вредителей, на что указывал и Хаукиойа [33], а температурные различия могут [42]. Нам кажется, что единственным примером воздействия качества корма на динамику численности фитофага на Севере является угасание вспышки *O. autumnata* на следующий год в результате питания гусениц листвой с сильно измененным химическим составом и последующей их гибелью [33, 34]. Однако для фитофагов Севера в целом этот пример выглядит скорее исключением, чем правилом.

Хищники и паразиты, по-видимому, не являются важным фактором динамики численности растительноядных насекомых в Субарктике. Помимо общих представлений о их неспособности контролировать численность своих жертв [18, 35], а также о малом изъятии биомассы всех трофических уровней в Субарктике [22], об этом говорят и результаты наших собственных наблюдений.

Выводы

1. Для растительноядных насекомых Субарктики ведущим фактором динамики численности является температурный, действующий непосредственно на самих насекомых.

2. Виды и группы насекомых, для которых Приобская лесотундра является северным пределом распространения, обнаруживают высокую корреляцию динамики численности с температурой вегетационного сезона двух предшествующих лет. Численность таких видов увеличивается в течение ряда теплых лет и затем резко снижается после первого холодного вегетационного сезона.

3. Те виды фитофагов, которые имеют морфологические, экологические, энергетические и особенно биологические приспособления, обеспечивающие им в Субарктике относительную независимость от температурных условий вегетационного сезона, однако, обнаруживают эту зависимость в биотопах с наиболее суровыми температурными условиями.

4. В наиболее благоприятных биотопах у таких видов может быть показана ведущая роль других факторов динамики численности. Видимо, эти факторы окажутся различными для разных видов и групп; в качестве наиболее вероятных можно назвать некоторые абиотические факторы, например, температуру зимовки для открытозимующих видов (пяденица *O. autumnata*), сильные затяжные дожди для видов с малоподвижной и уязвимой личинкой (листоед *Ph. viminalis*), а также запас корма (для семеедов) и качество корма (для весенних видов филлофагов).

5. Такие факторы, как запас корма (для филлофагов), популяционные взаимоотношения, действия хищников и паразитов, по-видимому, не имеют значения для динамики численности растительноядных насекомых рассматриваемого региона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аммосов Ю. Н. Чешуекрылые — потребители листьев деревьев, кустарников и кустарничков Центральной и Южной Якутии.— В кн.: Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск, 1972, с. 5—51.

2. Богачева И. А. Листогрызущие насекомые ив Приобской лесотундры и их роль в биогеоценозах: Автореф. дис... канд. биол. наук. Свердловск, 1974. 28 с.

3. Богачева И. А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия.— В кн.: Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980, с. 45—68.

4. Богачева И. А. Ущерб, наносимый лиственным породам Приобского Севера насекомыми-дендрофагами.— В кн.: Динамика численности и роль насекомых в биогеоценозах Урала. Свердловск, 1983, с. 11—13.

5. Богачева И. А. Сезонные различия питания и роста личинок северных видов листогрызущих насекомых. Свердловск. (В печати).

6. Богачева И. А., Ольшванг В. Н., О проникновении некоторых южных видов насекомых в лесотундру.— В кн.: Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск, 1978, с. 16—18.

7. Богачева И. А., Рыжановский В. Н. Воздействие воробьиных птиц на личинок пилильщиков в тундрах.— В кн.: Материалы 6-й Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 1. М., 1974, с. 259—260.

8. Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых.— Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 3, с. 361—372.

9. Викторов Г. А. Динамика численности животных и управление ею.— Зоол. ж., 1975, т. 54, вып. 6, с. 804—821.

10. Воронцов А. И. Некоторые вопросы динамики численности лесных насекомых.— Тр. МЛИ, 1974, вып. 65, с. 7—18.

11. Воронцов А. И., Семевский Ф. Н. Некоторые вопросы колебания численности лесных насекомых.— В кн.: Вопросы лесозащиты, т. 2. М., 1963, с. 18—22.

12. Гримальский В. И. О влиянии засух на массовое размножение хвоегрызущих вредителей сосны.— Экология, 1977, № 2, с. 94—96.

13. Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 2. Птицы. Свердловск: УФАН СССР, 1966. 136 с.

14. Наумов Р. В. Влияние климатических факторов на протекание массовых вспышек листогрызущих вредителей леса в Ульяновской области.— Уч. зап. Ульяновского гос. пед. ин-та, 1958, т. 11, вып. 2, с. 108—123.

15. Ольшванг В. Н. Насекомые Полярного Урала и Приобской лесотундры.— В кн.: Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980, с. 3—37.

16. Положенцев П. А., Ханисламов М. Г. История и перспективы изучения зависимости градаций насекомых от физиологического состояния деревьев.— В кн.: Тезисы докладов конференции по вопросам массового размножения вредителей леса. Уфа, 1962, с. 57—59.

17. Рафес П. М. Биогеоценологические принципы защиты леса от вредных насекомых.— Лесоведение, 1968, № 3, с. 43—55.

18. Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968. 233 с.

19. Руднев Д. Ф. Влияние физиологического состояния растений на

массовое размножение вредителей леса.— Зоол. ж., 1962, т. 41, вып. 3, с. 313—329.
20. Хаукиойа Э. Влияние зимних температур на вспышки размножения *Oporinia autumnata* (Lepidoptera, Geometridae). — В кн.: Адаптация животных к зимним условиям. М., 1980, с. 126—132.
21. Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие. Свердловск: УФАН СССР, 1963. 130 с.
22. Шварц С. С., Данилов Н. Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры.— Ж. общ. биол., 1972, т. 33, № 6, с. 648—656.
23. Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 3. Земноводные. Свердловск: УФАН СССР, 1971. 60 с.
24. Штакельберг А. А. Фауна двукрылых восточного сектора арктической Сибири и ее происхождение.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1944, № 5, с. 260—270.
25. Bocher J. Population studies on *Nysius groenlandicus* (Zett.) (Heteroptera: Lygaeidae) in Greenland with particular reference to climatic factors, especially the snowcover.— Ved. medd. Dan. Naturhist. foren., 1976, N 139, p. 61—89.
26. Begenschütz H. Deutsche Forstschutz.— Literatur 1975/76: Insecten.— Z. Pflanzenkrankh., Pflanzenschutz., 1979, Bd 86, N 6, S. 359—382.
27. Dempster J. P. The natural control of populations of butterflies and moths.— Biol. Rev., 1983, v. 58, N 3, p. 461—481.
28. Dempster J. P., Pollard E. Fluctuation in resource availability and insect populations.— Oecologia, 1981, v. 50, N 3, p. 412—416.
29. Downes J. A. Arctic insects and their environment.— Can. Entomol., 1964, v. 96, p. 279—307.
30. Downes J. A. Adaptations of insects in the arctic.— Ann. Rev. Entomol., 1965, v. 10, p. 257—274.
31. Ehrlich P.R., Breedlove D.E., Brussard P.F., Sharp M.A. Weather and the «regulation» of subalpine populations.— Ecology, 1972, v. 53, N 2, p. 243—247.
32. Hagvar S. Studies on the ecology of *Melasoma collaris* L. (Col., Chrysomelidae) in alpine habitats at Finse, south Norway.— Norw. J. Entomol., 1975, v. 22, N 1, p. 31—47.
33. Haukioja E. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations.— Oikos, 1980, v. 35, p. 202—213.
34. Haukioja E. Inducible defences of white birch to a geometrid defoliator, Epirrita autumnata.— In: Proc. 5th Symp. Insect-Plant Relationships, Wageningen, 1982, p. 199—203.
35. Haukioja E., Hakala T. Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis.— Rep. Kevo Subractic Res. Stat., 1975, V. 12, p. 1—9.
36. Haukioja E., Niemelä P. Retarded growth of a geometrid larva after mechanical damage to leaves of its host tree.— Ann, Zool. Fenn., 1977, v. 14, N 1, p. 48—52.
37. Haukioja E., Niemelä P. Birch leaves as a resource for herbivores: seasonal occurence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves.— Oecologia, 1979, v. 39, N 2, p. 151—160.
38. Haukioja E., Niemelä P., Iso-Iivari L. et al. Birch leaves as a resource for herbivores. 1. Variation in the suitability of leaves.— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1978, v. 14, p. 5—12.
39. Kallio P., Lentonen J. On the ecocatastrophe of birch forests caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) and the problem of reforestation.— Ecol. Stud., 1975, v. 17, p. 174—180.
40. Kendeigh S. Ch. Invertebrate populations of the deciduous forest: fluctuation and relations to weather.— Illin biol. Monogr., 1979, v. 50. 107 p.
41. König E. Gemeinwärtige Forstschutzsituation in Südwestdeutschland.— Allg. Forstzeitschrift, 1980, Bd 35, N 14, S. 376—380.

42. Niemelä P. Topographical determination of *Oporinia*-damagies: experimental evidence of the effect of winter temperature.— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1979, v. 15, p. 33—36.
43. Niemelä P. Dependence of *Oporinia autumnata* (Lep., Geometridae) outbreaks on summer temperature.— Ibid., 1980, v. 16, p. 27—30.
44. Niemelä P., Ojala H., Ojala M.-L., Haukioja E. Retarded growth in lepidopteran larvae after mechanical damage to leaves of tamarack and dwarf birch near Schefferville, central Quebec.— In: Labrador peninsula. McGill Sub.-Arct. Res. Rep., 1980, v. 30, p. 52—56.
45. Oliver D. R., Corbet P. S., Downes J. A. Studies on Arctic insects: the Lake Hazen project.— Can. Entomol., 1964, v. 96, N 1—2, p. 138—139.
46. Tischler W. Kontinuität des Biosystems Erle (*Alnus*) — Erlenblattkäfer (*Agelastica alni*). Z. angew. Zool., 1977, Bd 64, N 1, S. 69—92.