

УДК 630*1+632.7+582.475.2

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ НАСЕКОМЫХ В ЛЕСОСТЕПНЫХ ЛИСТВЕННИЧНИКАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

© 2004 г. В. М. Яновский

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 24.07.2003 г.

Лесостепные лиственничники, энтомокомплексы, микроклимат.

В ходе коэволюции насекомые, развивающиеся на деревьях, и их кормовые растения составили биосистему с четко определенными связями. Дендрофаги потребляют фитомассу, переводя ее в состояние, пригодное для усвоения растениями, выполняя таким образом свое предназначение в круговороте вещества и энергии. Тем не менее при вспышках массового размножения насекомых это правило нарушается. Дендрофаги становятся агрессивными по отношению к дендроценозу, вызывая его ослабление и в некоторых случаях гибель. В естественных экосистемах наибольшие противоречия во взаимоотношениях "дерево - дендрофаг" возникают в лесостепных древостоях.

Лесостепные лиственничники Хакасии, Бурятии, Монголии и Тывы, само существование которых является экологическим парадоксом, наименее устойчивые лесные сообщества южной части boreальной зоны. Как правило, это низкобонитетные чистые древостои, произрастающие на бедных почвах в неблагоприятных климатических условиях [12]. При сумме эффективных температур около 1600°C годовое количество осадков в них не превышает 350 мм, тогда как для устойчивого существования лесных экосистем влагообеспеченность должна быть не ниже показателя испаряемости, который в горах Южной Сибири составляет 400 мм [10]. По видимому, их присутствие объясняется подтоком грунтовых вод и наличием конденсационной влаги. Согласно данным лесорастительного районирования, большинство таких лиственничников находится вне лесной территории, и только затененность северных склонов, где они размещаются, и высокая устойчивость лиственницы к негативным воздействиям позволяет этим лесам существовать. Нестабильность лесостепных лиственничников и экстремальность микроклимата существенным образом отражаются на состоянии их компонентов и связей, включая населяющие их энтомокомплексы.

Исследования, выполненные в Тыве (хр. Восточный Танну-Ола, западные отроги хр. Хорумнуг-Тайга), Монголии (Хархириинский массив, хр. Хан-Хухий, Хангай, Хэнтэй), Бурятии (бассейн р. Джиды), Хакасии (восточнее предгорья Кузнецкого Алатау) и Красноярском крае (Ачинская лесостепь, Саяно-Шушенский заповедник), позволили составить достаточно полное представление о состоянии энтомокомплексов лесостепных лиственничников и их взаимодействиях с растениями-хозяевами. В ходе многолетних исследований установлено, что растения и потребляющие их насекомые, несмотря на относительное совпадение ареалов и диапазонов толерантности, имеют оптимальные обитания с разными экологическими характеристиками. Первые тяготеют к станциям с большим увлажнением и меньшими температурами, тогда как вторые в достаточной степени ксерофильны [19].

Однако несмотря на тяготение к сухим и теплым станциям, насекомые в лесостепных лиственничниках в силу повышенной ксерофитности и обедненности фитоценоза испытывают определенный дискомфорт. Это прежде всего отра-

жается на видовом разнообразии энтомокомплексов. Сравнительный анализ фауны группировок насекомых в разных лесорастительных условиях позволил выявить существенное обеднение видового разнообразия фауны лесостепных биогеоценозов. Показатель видового богатства энтомокомплексов, в лесостепных древостоях по Р. Маргалефу колеблется в пределах 2.5-5. В подтаежных лесах, отличающихся наибольшим разнообразием энтомофауны, он составляет 24-27, в таежных - 11-16, в подгольцово-субальпийских - 6 [16]. Таким образом, в лесостепных древостоях видовое разнообразие минимально, несмотря на присутствие практически всех массовых видов насекомых-филлофагов. При уменьшении ксерофитизации возможно обогащение видового состава, как это наблюдается, например, в лесостепных лиственничниках Хакасии, где видовой состав энтомокомплексов довольно близок к составу группировок насекомых подтаежных лесов [15]. В этом случае различия проявляются в характере доминирования и динамике численности разных видов.

В лесостепных лиственничниках наиболее четко прослеживается пищевая конкуренция. В отдельных случаях, отмечается рост численности эврибионтного вида - серой лиственничной листовертки (*Zeiraphera griseana* Hbn.). Однако из этих стадий листовертку вытесняют более активные филлофаги, такие как, например, сибирский (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) и непарный (*Lymantria dispar* L.) шелкопряды, пяденица Якобсона (*Erannia jacobsoni* Djak.) [19]. В результате жесткой внутри- и межвидовой конкуренции структура энтомокомплексов лесостепных древостоев крайне нестабильна. Диапазон представленности различных видов колеблется от абсолютного доминирования до крайне низкой численности.

В рассматриваемых станциях резко сокращается присутствие мезофильных видов и тем более гигрофилов. Доминируют либо ксерофилы, либо эврибионтные виды. Так, например, в лесостепных лиственничниках Убсунурской котловины (Восточный Танну-Ола) в период между вспышками численности наблюдается отчетливое доминирование среди потребителей хвои и молодых побегов тли (*Cinara laricis* Walk.), настоящих пилильщиков родов *Anoplonyx*, *Nematus*, лиственничной сибирской чехлоноски (*Coleophora sibiricella* Flkv.), долгоносиков рода *Phyllobius*, галлицы Рожкова (*Dasineura rozhkovi* Mam. et Nic.). Насекомые-ксилофаги представлены преимущественно златками родов *Buprestis*, *Anthaxia*, *Melanophila*, рогохвостами родов *Sirex*, *Urocerus*, большим лиственничным короедом (*Ips cembrae* Heer.) и полосатым древесинником (*Xyloterus lineatus* Ol.). В группировке конофагов абсолютно доминирует лиственничная муха (*Strobilomyia laricicola* Karl.) [22]. Аналогичная ситуация складывается в лесостепных лиственничниках бассейна р. Джиды, в которых к перечисленным доминантам добавляется серая лиственничная листовертка [23].

Вместе с тем, несмотря на бедность фауны, лесостепные лиственничники относятся к числу биогеоценозов, в кото-

рых наиболее отчетливо прослеживается негативное действие энтомокомплексов на состоянии населенных ими экосистем. Эти стадии являются резервациями наиболее активных вредителей лиственницы - сибирского шелкопряда, пяденицы Якобсона, античной волнянки (*Orygia antiqua* L.), непарного шелкопряда [13, 15, 17, 23].

Слабая устойчивость лесостепных лиственничников к неблагоприятным факторам приводит к тому, что антибиоз ими утрачивается даже при кратковременном стрессорном воздействии. Так, даже при небольших засухах, явлении достаточно частом для изучаемого региона, у деревьев лиственницы происходит изменение соотношения "углеводы - азотистые вещества" в сторону преобладания углеводов. На возрастание температуры и усиление сухости дерева откликаются увеличением транспирации, что само по себе ухудшает их состояние (расход энергоресурсов). Вместе с тем растением стремятся понизить интенсивность транспирации за счет повышения осмотического давления в клетках хвои, что связано с накоплением в клеточном соке сахаров [5]. В свою очередь это повышает трюфикационную ценность хвои для насекомых-филлофагов и вызывает рост их численности [9, 11]. К таким же результатам приводят беглые низовые пожары и пастбищная нагрузка. Перестройка биогеоценоза, выраженная в изменении микроклимата, структуры почвы и ее эрозии, тепловом повреждении ассимиляционного аппарата, элиминации азотистых соединений, уничтожении значительной части энтомофагов, провоцирует вспышки массового размножения хвоегрызущих насекомых [17, 21].

Оптимизация трофики и условий обитания насекомых даже при сравнительно слабом и кратковременном стрессорном воздействии на экосистему приводит к росту численности потребителей хвои. Поэтому лесостепные лиственничники являются местами формирования первичных очагов массового размножения филлофагов. При прочих равных условиях, в первую очередь увеличении интенсивности антропогенного воздействия, в лесостепных лиственничниках Тывы, Бурятии, Монголии и Хакасии раньше всего реализуется способность к массовому размножению названных выше вредителей хвои. Низкая толерантность этих древостоев к повреждению заканчивается зачастую их гибелью.

Наряду с массовыми видами филлофагов в лесостепных древостоях достаточно активны наиболее опасные вредители корневой, молодняков и особенно шишек и семян [2, 4, 6, 7, 15 и др.]. В совокупности их деятельность ведет к резкому снижению возможностей лесовозобновления и, следовательно, устойчивости лесостепных лиственничников.

Увеличение теплообеспеченности стимулирует ускорение развития насекомых-дендрофагов. В лесостепных лиственничниках у сибирского шелкопряда чаще всего отмечается переход на однолетнюю генерацию, а большой лиственничный короед успевает завершить в течение вегетационного периода развитие двух основных поколений и одного-двух сестринских.

Обеднение энтомофауны отражается на многообразии комплексов паразитов и хищников насекомых-дендрофагов. Для лесостепных лиственничников характерны уменьшение видового разнообразия насекомых-энтомофагов и их низкая численность, что, по-видимому, связано с малым количеством по сравнению с подтаежными лиственничниками цветущих растений [8]. Оценка фауны паразитов и хищников большого лиственничного короеда в лесах Тывы и Монголии показала, что в лесостепных лиственничниках существенно уменьшается число видов этих комплексов [14] и их численность. Это ведет к увеличению выживаемости короеда [18]. Как правило, энтомофаги в лесостепи представлены неспециализированными видами, мало эффективными в регуляции численности фитофагов.

Уменьшение видового разнообразия энтомофауны отражается на биоценотической активности насекомых как регулятора потока вещества и энергии в экосистеме. Слабая представленность и низкая численность насекомых - потребителей опада резко снижает скорость разложения органи-

ческого вещества в почвах лесостепных лиственничников. В этих стадиях заметно уменьшается также активность насекомых-ксилофагов, в результате чего погибшие деревья нередко сохраняются десятилетиями. Сохранение сухих древесных остатков резко повышает уровень природной пожарной опасности в лесостепных лиственничниках и, следовательно, увеличивает вероятность их уничтожения пожаром [20].

Выводы. 1. Изложенный материал свидетельствует об однообразии среды в лесостепных лиственничниках. Это, согласно правилу А. Тинеманна, ведет к низкому видовому разнообразию энтомофауны и возможности резкого увеличения численности отдельных видов [1].

2. Бедность видового состава отражается на слабой биоценотической активности сапрофагов и энтомофагов, что неблагоприятно сказывается на обмене веществом и энергией в экосистеме. Вместе с тем высокая теплообеспеченность и недостаточная устойчивость деревьев к повреждению определяет повышенную активность наиболее опасных вредителей лиственницы, приводящую к ослаблению и даже гибели древостоев.

3. Таким образом, в лесостепных лиственничниках нарушается паритет, между воспроизводством органики и ее потреблением. Отклонение экосистем от устойчивого состояния приводит к дестабилизации энтомокомплексов, что в свою очередь увеличивает нестабильность самого биогеоценоза. Ввиду этого лесостепные лиственничники склонны к элиминации деревьев и часто заменяются более устойчивыми в данных условиях степными формациями даже при кратковременном неблагоприятном воздействии.

4. Подвижность связей и структур делает лесостепные лиственничники весьма удобным объектом для экологических наблюдений и экспериментов. Достаточно незначительного воздействия, чтобы привести в движение всю пищевую цепь и, таким образом, проследить динамику экосистемы в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вороццов А.И.* Биологические основы защиты леса. М.: Высш. шк., 1960. 342 с.
2. *Галкин Г.И.* Хвоегрызущие вредители лиственничных культур в Красноярском крае // Тр. Сиб. техн. ин-та. Сб. 39. Лиственница. Красноярск, 1964. Т. 2. С. 311-321.
3. *Галкин Г.И.* Вредная энтомофауна лиственничных насаждений в Красноярском крае // Тр. СибНИИЛП. 1966. Т. 14. С. 66-81.
4. *Галкин Г.И., Гребенщикова В.П.* Первичные вредители сосновых культур в Красноярском крае // Тр. ВСНИПИЛесдрев. 1964. Т. 11. С. 57-67.
5. *Гирс Г.И.* Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука, 1982. 255 с.
6. *Коломиец Н.Г.* Вредные насекомые лесных защитных полос в Хакасии и меры борьбы с ними // Тр. по лесн. хоз-ву Зап. Сибири. Новосибирск: ВНИТОЛЕС, 1954. Вып. 1. С. 199-204.
7. *Коломиец Н.Г.* Вредители лесов Хакасии // Тр. Томск. гос. ун-та. Сер. биол. 1955. Т. 131. С. 333-338.
8. *Коломиец Н.Г.* Паразиты и хищники сибирского шелкопряда. Новосибирск: СО АН СССР, 1962. 174 с.
9. *Плешанов А.С.* Насекомые-дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. 209 с.

10. *Поликарпов Н.П., Чебакова Я.М., Назимова Д.И.* Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 226 с.
11. *Рафес Я.М.* Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968. 235 с.
12. *Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева И.Ф., Чередникова Ю.С.* Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 336 с.
13. *Эпова В.И., Плешанов А.С.* Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской России. Новосибирск: Наука, 1995. 147 с.
14. *Яновский В.М.* Энтомофаги стволовых вредителей в Тувинской АССР и Монгольской Народной Республике // Проблема динамики численности насекомых-вредителей таежных лесов. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1976. С. 42-97.
15. *Яновский В.М.* Сравнительный анализ фауны насекомых-дендрофагов лесов Северной Хакасии // Закономерности распространения и динамика численности лесных насекомых. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1978. С. 20-40.
16. *Яновский В.М.* Эколога-фаунистическая оценка дендрофильных насекомых МНР // Фауна лесов бассейна озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1979. С. 78-92.
17. *Яновский В.М.* Главнейшие вредители леса в Монгольской Народной Республике // Леса Монгольской Народной Республики (хозяйственное использование). М.: Наука, 1980. С. 116-137.
18. *Яновский В.М.* Воздействие энтомофагов на динамику численности короедов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, 1982. С. 25-53.
19. *Яновский В.М.* Различие в экологической требовательности растений и насекомых-дендрофагов как показатель стабильности лесных экосистем // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск: Наука, 1987. С. 5-16.
20. *Яновский В.М., Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д., Новиков А.П., Ходыкина Б.Я.* Энтомофауна лиственничников, дефолиированных сибирским шелкопрядом // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск: КФ СО РЭО, 1998. Вып. 1. С. 33-43.
21. *Яновский В.М., Гирс Г.И.* Низовые пожары как причина массовых размножений хвоегрызущих насекомых // Лесн. журн. 1999. № 6. С. 13-17.
22. *Яновский В.М., Назарова Ю.С., Баранчиков Ю.Я., Грибанов В.Я., Канзай В.И.* Методология организации регионального лесопатологического мониторинга в лесах Южной Сибири (на примере Республики Тыва) // Глобальный мониторинг и Убсунурская котловина. Тр. IV Междунар. симпоз.). М.: Интеллект, 1996. С. 223-226.
23. *Яновский В.М., Плешанов А.С., Агафонова Т.А., Эпова В.И.* Энтомологическое районирование лесов бассейна р. Джиды // Проблемы экологии лесов Прибайкалья. Иркутск: СИФИБР, 1991. С. 121-148.

Biogeocenotic Role of Insects in Forest-Steppe Larch Forests of Southern Siberia

V. M. Yanovsky

Severe ecological conditions determine a paradoxical existence of forest-steppe larch forests in the boreal zone. Adverse effects of climatic factors and attenuation of relations between ecosystems and their entomological complexes explain this paradox. Dendrophagous insects become more aggressive, and the role of insects as regulators of matter and energy fluxes decreases. This situation often leads to a decline of larch forests and replacement of them by more stable steppe communities.