

УДК 574.4+595.78:582.632.2

ВЛИЯНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ДЕРЕВЬЕВ ДУБА ПУШИСТОГО НА ВИДОВОЙ СОСТАВ И ПЛОТНОСТЬ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ ВЕСЕННЕ- ЛЕТНЕГО КОМПЛЕКСА

Савушкина И. Г.

*Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь,
limodorum2001@rambler.ru*

Изучен состав весенне-летнего комплекса листогрызущих насекомых в индивидуальных консорциях дуба пушистого. Полученные данные указывают на существенное влияние индивидуальности дерева на состав и численность консортов первого центра, представленных листогрызущими насекомыми. В пределах индивидуальных консорций формируется специфический набор консортов-листогрызов, сильно отличающихся по видовому разнообразию. При этом принадлежность дерева к той или иной фенологической группе, а также средние размеры листьев на этих деревьях влияют на состав микросообщества и его разнообразие.

Ключевые слова: дуб пушистый, индивидуальная консорция, листогрызущие насекомые, фенология, видовое разнообразие.

ВВЕДЕНИЕ

Фитофаги, в частности листогрызущие насекомые, давно были объектом изучения специалистов по лесной энтомологии, защите растений и практиков лесного хозяйства. Главным направлением исследований является изучение взаимодействий фитофагов с лесными насаждениями на разных уровнях, оценка последствий повреждения ими леса, а также разработка и совершенствование методов учета и прогноза массовых вспышек размножения насекомых.

Особенно большим видовым разнообразием отличается энтомофауна дубовых насаждений. Так, например, в условиях Центрального Приднестровья Л.Г. Апостолов [1, стр. 88] выявил 312 видов насекомых, обитающих на дубе. В лесах Великобритании М. Могіс [2] отметил несколько тысяч видов, связанных с дубом. В этой работе рассмотрены вопросы систематики и экологии всех этих многочисленных видов насекомых, населяющих корни, ствол, крупные ветви, ветки, листья, почки, сережки и желуди. Для Крымских дубрав отмечено около 250 видов насекомых-фитофагов [3; 4].

Однако во всех этих работах не учитывалось влияние индивидуальности деревьев дуба на микросообщества насекомых, населяющих их. Исключение составляет фундаментальное исследование А.В. Ивашова и соавторов [5; 6], в котором было показано, как фенология дуба влияет на консорта первого порядка – зеленую дубовую листовертку. Что же касается влияния фенологии деревьев на комплекс листогрызущих насекомых, обитающих на дубе, то этот вопрос остается до настоящего времени открытым. Единственным исследованием, посвященным

влиянию вариации фенологии деревьев на их повреждаемость фитофагами, в частности, молью минером *Stilbosis quadricustatella* (Cham.) (Lepidoptera: Cosmopterigidae), является экспериментальная работа С. Моппера и Д. Симберлоффа [7].

Исходя из этого, цель наших исследований – изучить разнообразие состава консортов в индивидуальных консорциях дуба пушистого, а также влияние на него фенологических сроков развития и размеров листьев отдельных деревьев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в мае 2004 г. на постоянной пробной площади «Лавровое», расположенной в 2 км к северо-западу от села Лавровое Алуштинского района (Южный макросклон Крымских гор). Пробная площадь была заложена в сухой грабинниковой дубраве с разреженным древостоем на высоте 240–260 м над уровнем моря. Здесь проходит верхняя граница климатической зоны распространения дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd.). Насекомых-фитофагов брали из природных популяций на фазе личинок. Сборы проводили отдельно с каждого из четырнадцати модельных деревьев. Определение собранных особей проводили, используя соответствующие руководства [8; 9; 10].

Для получения полной картины видового разнообразия сообщества насекомых использовали информационный индекс разнообразия К. Шеннона (H), который позволяет оценивать разнообразие различных биологических группировок с одинаковым богатством, но с разной структурой доминирования [11, стр. 22; 12; 13].

$$H = -\sum_{i=1}^S P_i \text{Log}_2 P_i, \text{ или } H = -\sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \text{Log}_2 \frac{n_i}{N},$$

где: H – показатель видового разнообразия (индекс Шеннона); P_i – доля i -го вида по обилию; S – количество видов в сообществе; n_i – численность (биомасса) i -го вида; N – общая численность (биомасса) всех видов сообщества.

Максимально возможное значение H в сообществе из S видов: $H_{\max} = \log_2 S$, то есть когда все виды имеют равную численность и $p_i = N/S$.

Параллельно, для оценки выравненности обилия видов, как меры разнообразия сообщества, определяли индекс Э. Пиелу (E):

$$E = \frac{H}{H_{\max}} = \frac{H}{\text{Log}_2 S},$$

где: E – индекс Пиелу; H – индекс Шеннона; H_{\max} – максимально возможное значение индекса Шеннона в сообществе; S – количество видов в сообществе.

Для математической обработки полученных результатов использовали стандартные статистические процедуры с использованием возможностей программы MS Excel-XP.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На модельных деревьях, расположенных на пробной площади всего было выявлено и определено тринадцать видов фитофагов, относящихся к весенне-летнему комплексу вредителей дуба пушистого. Все это обычные, часто встречающиеся виды, относящиеся к отряду Чешуекрылые (Lepidoptera). После сборов и определения, все они были отнесены к 7 соответствующим семействам.

1. Семейство Пяденицы (Geometridae): угловатая пяденица южная (*Ennomos quercaria* Hb.), зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.), хохлатая пяденица (*Colotois pennaria* L.), пяденица обдирало (*Erannis defoliaria* L.).

2. Семейство Листовертки (Tortricidae): дубовая зеленая листовертка (*Tortrix viridana* L.), дубовая палевая листовертка (*Tortrix loeflingiana* L.).

3. Семейство Совки (Noctuidae): совка ранняя желто-бурая (*Orthosia cerasi* Fab.), совка ранняя буро-серая (*Orthosia gothica* L.).

4. Семейство Волнянки (Lymantriidae): непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), златогузка (*Euproctis chrysorrhoea* L.).

5. Семейство Коконопряды (Lasiocampidae): красновато-серый дубовый коконопряд (*Eriogaster rimicola* Hb.).

6. Семейство Голубянки (Lycaenidae): дубовая хвостатка (*Thecla ilicis* Esp.).

7. Семейство Огневки (Pyralidae): грабовая огневка (*Agrotera nemoralis* Sc.).

Как видно из данных таблицы 1, на всех деревьях абсолютно доминирующим видом была дубовая зеленая листовертка, участие которой в микросообществе дерева составляло от 42,7 до 66,7%. В доминантную группу входит также совка ранняя желто-бурая, чьи личинки встречались на всех деревьях и доленое участие которой составляло от 3,3 до 23,1%. В субдоминантную группу входят виды с достаточно высокой плотностью, но встречавшиеся не на всех деревьях. К ним отнесены: угловатая пяденица южная и зимняя пяденица. Они встречались в 78,6% микросообществ и их доленое участие достигало соответственно 22 и 10,1%. Красновато-серый дубовый коконопряд встречался на 71,4% деревьев и участие его достигало 15,5%. Третью группу составляют виды, встречавшиеся более чем на половине деревьев, но имевшие невысокую плотность. К ним относятся непарный шелкопряд, совка ранняя буро-серая, грабовая огневка, хохлатая пяденица. Оставшиеся четыре вида: дубовая палевая листовертка, златогузка, пяденица обдирало, дубовая хвостатка, встречались в менее чем половине рассматриваемых микросообществ и, как правило, имели очень низкую плотность. Исключение составляет златогузка, которая может иметь и высокие показатели плотности, что объясняется характерной для этого вида концентрацией гусениц в гнездах, формирующихся на зимний период. Так, например, в лесных биогеоценозах Центрального Приднепровья Л.Г. Апостоловым [1, стр. 105] были отмечены случаи, когда в одном зимнем гнезде находилось от 82 до 1796 гусениц.

Хорошо известно, что сообщество живых организмов на определенной территории (биоценоз) – не случайный набор видов, а такое их сочетание, которое позволяет ему устойчиво сосуществовать на протяжении неопределенно больших

промежутков времени [14, стр. 56–68]. Ассоциирование видов в нем могут отображать коэффициенты корреляции и ассоциации. Ранее в пределах индивидуальной консорции дуба было показано распределение генотипов дубовой зеленой листовертки по нанонизмам листьев, отличающихся жесткостью и рН их клеточного сока [15]. Корреляции же между плотностями видов в микросообществе индивидуальной консорции дуба до сих пор не исследовались.

Таблица 1

Видовой состав и плотность гусениц весеннего комплекса фитофагов дуба пушистого (учет на 100 мутовок)

Вид фитофага	Модельные деревья													
	деревья с ранними сроками вегетации			деревья со средними сроками вегетации									деревья с поздними сроками вегетации	
	118	226	305	122	225	227	228	229	300	302	304	120	301	303
Зеленая дубовая листовертка	36	36	63	55	38	33	92	45	29	44	42	46	44	41
Непарный шелкопряд	2	-	7	2	-	-	3	2	1	2	7	1	4	-
Совка ранняя желто-бурая	4	10	15	8	8	15	10	12	12	5	6	2	6	4
Совка ранняя буро-серая	-	-	-	1	2	2	2	3	1	2	2	3	1	2
Красновато-серый дубовый коконопряд	-	8	5	8	6	-	3	6	-	4	4	-	15	6
Грабовая огневка	-	-	-	3	-	2	4	-	2	5	4	1	4	3
Зимняя пяденица	-	-	-	8	6	1	2	11	2	2	2	6	6	10
Пяденица обдирало	-	-	-	1	-	3	-	-	1	-	-	-	1	1
Хохлатая пяденица	-	6	-	2	3	-	4	6	-	2	-	1	-	1
Угловатая пяденица южная	9	20	5	12	12	8	18	24	20	8	4	-	-	-
Дубовая палевая листовертка	-	-	2	1	-	1	-	-	-	2	3	-	-	-
Златогузка	-	-	16	-	2	-	-	-	-	2	-	-	15	8
Дубовая хвостатка	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Общее количество видов	4	5	7	11	9	8	9	8	8	11	9	7	10	9
Общее число учетных личинок	51	80	113	101	78	65	138	109	68	78	74	60	97	76
Индекс Шеннона (H)	1,2 68	2,0 20	2,0 06	2,2 84	2,2 90	2,0 56	1,7 66	2,4 01	2,1 30	2,3 44	2,2 31	1,3 01	2,4 41	2,2 07
Индекс Пиелу (E)	0,3 43	0,5 46	0,5 42	0,6 17	0,6 19	0,5 56	0,4 77	0,6 49	0,5 76	0,6 33	0,6 03	0,3 52	0,6 60	0,5 96

Корреляционный анализ позволил установить наличие положительных достоверных связей между плотностями отдельных видов. Наиболее сильные корреляции для отдельных деревьев выявлены между плотностями непарного шелкопряда и дубовой палевой листовертки ($R=0,68$; d. f.=12; $P<0,01$), хохлатой пяденицы и угловатой пяденицы южной ($R=0,71$; d. f.=12; $P<0,01$). Несколько менее сильно связаны плотности совки ранней буро-серой и зимней пяденицы ($R=0,58$; d. f.=12; $P<0,05$), а также красновато-серого дубового коконопряда и златогузки ($R=0,56$; d. f.=12; $P<0,05$). Наличие таких связей указывает на то, что эти виды в значительно большей мере, чем другие предпочитают одни и те же деревья.

Одной из наиболее часто применяемых оценок состояния сообщества является его разнообразие. Для его оценки наиболее подходящим представляется индекс Шеннона (H). Сравнение полученных индексов показало, что отдельные деревья дуба очень сильно отличаются по этому показателю (табл. 1). Крайние значения индекса отличаются почти в два раза – от 1,268 до 2,441. Как видно из данных таблицы, в значительной мере величина индекса Шеннона, как и ожидалось, зависит от количества видов микросообщества. Так минимальное значение индекса (1,268) приходится на микросообщество с самым низким количеством видов (4). С увеличением количества видов увеличивается и значение индекса разнообразия. Однако в некоторых случаях эта закономерность нарушается из-за высокой плотности какого-то одного вида. Так высокая плотность зеленой дубовой листовертки приводит к заметному снижению значения индекса Шеннона (H) на деревьях 305, 228, 120. Особенно заметно оно на дереве 228, где плотность личинок этого вида достигает максимального значения (92 особи на 100 мутовок).

Хорошо известно, что для листогрызущих насекомых дуба весеннего комплекса большое значение имеет фенология кормового растения. Даже для прекрасно приспособленного для обитания на дубе вида – зеленой дубовой листовертки было показано, что принадлежность дерева к той или иной фенологической форме существенно влияет как на выживаемость, так и на другие показатели жизнестойкости. Синхронизация развития гусениц зеленой дубовой листовертки и листьев дубов с разными сроками распускания ранее подробно изучена в условиях Крыма [6; 16].

Из рассматриваемых четырнадцати деревьев три (118, 226, 305) можно отнести к группе с ранним началом вегетации. Распускание этих деревьев по многолетним наблюдениям независимо от погодных условий начинается в среднем на 8–12 дней раньше, чем у основной массы деревьев. Еще три дерева (120, 301, 303) отличаются от остальных более поздними сроками начала вегетации – в среднем на 7–10 дней позже. Оставшиеся восемь деревьев составляют самую многочисленную группу, характеризующуюся средними значениями сроков распускания.

Анализ микросообществ, приуроченных к отдельным деревьям, показал определенную закономерность изменения их состава в зависимости от фенологии дерева. Так для группы деревьев характеризующихся ранними сроками начала вегетации характерно отсутствие совки ранней буро-серой, зимней пяденицы и грабовой огневки. Для этих деревьев в целом также характерно незначительное количество видов – 4–7 и в целом наиболее низкие индексы видового разнообразия.

Такое положение можно объяснить тем, что на деревьях с ранними сроками начала вегетации кормовая листва к моменту появления личинок становится более жесткой и менее пригодна для питания, чем на деревьях, вегетация которых начинается позже. Известно, что гусеницы зимней пяденицы начинают свое развитие несколько позже чем таковые зеленой дубовой листовертки, а совка ранняя буро-серая характеризуется растянутым весенним летом бабочек (с февраля–марта по май–июнь) и наиболее рано вылупившиеся гусеницы, не находя подходящей кормовой листвы, гибнут [17]. Возможно, что для изучаемого сообщества характерно наличие популяции насекомых с поздними сроками лета, и они при откладке яиц отдают предпочтение деревьям со средними и поздними сроками начала вегетации, чтобы вышедшие из яйца гусеницы имели для пищи более молодую и нежную листву.

Для деревьев с поздними сроками начала вегетации также отмечены свои особенности. Здесь отсутствовала угловатая пяденица южная и наблюдалась очень низкая плотность совки ранней желто-бурой. Скорее всего, это связано с тем, что отрождение и питание гусениц этих видов начинается раньше, чем распускаются поздние деревья и насекомые избегают их. Так для совки ранней желто-бурой характерен ранний лет бабочек (в марте–апреле) и этим видом поражаются соответственно деревья начинающие вегетацию раньше [17].

Как известно окружающая среда для особей любого вида характеризуется определенной дисперсностью. Очевидно, кормовой лист для гусеницы представляет собой наименьшую структурную единицу среды или кормовую нанонишу. В соответствии с этим все его характеристики важны для насекомого. При этом одной из наиболее важных характеристик являются размеры листовой пластинки. С одной стороны размер листовой пластинки отображает ресурсы доступного корма, а с другой – указывает на его зрелость, и, следовательно, на его пищевые свойства. В этой связи изучали зависимость между размером листьев и плотностью насекомых. При этом установлено, что плотность личинок совки ранней желто-бурой значительно увеличивается с ростом размера листьев кормовых деревьев на момент их активного питания.

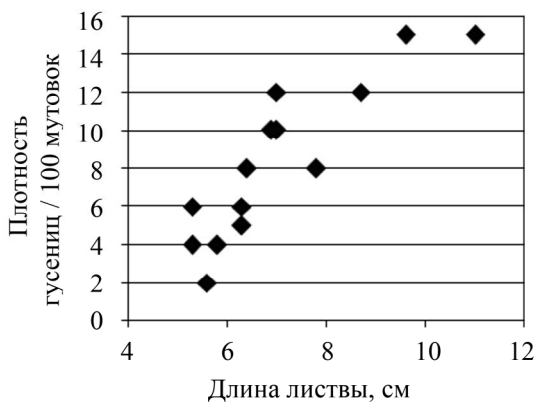


Рис. 1. Зависимость плотности личинок совки ранней желто-бурой от длины кормовой листвы

По оси абсцисс – длина листьев (см), по оси ординат – плотность личинок в пересчете на 100 мутовок (шт.)

Как видно на рисунке 1, прослеживается прямая зависимость между указанными признаками. Коэффициент корреляции указывает на сильную достоверную связь ($R=0,88$; $d. f.=12$; $P<0,01$). Положительная достоверная корреляция установлена только для совки ранней желто-бурой и не проявилась для других видов. Обращает на себя внимание, что среди всех отмеченных листогрызущих насекомых у этого вида самые крупные гусеницы и, возможно, при откладке яиц самки выбирают деревья с наиболее крупными размерами листьев. Такой выбор позволяет обеспечивать личинок большим количеством корма, а также делает их более незаметными на их поверхности для хищников.

ВЫВОДЫ

1. Весенне-летний комплекс листогрызущих насекомых в индивидуальных консорциях дуба пушистого включает 13 видов с доминированием по численности зеленой дубовой листовертки. Менее часто встречаются: совка ранняя желто-бурая, угловатая пяденица южная, зимняя пяденица и красновато-серый дубовый коконопряд, редко – дубовая палевая листовертка, златогузка, пяденица обдирало и дубовая хвостатка.

2. Корреляционные положительные достоверные связи в микросообществе индивидуальной консорции дуба выявлены между плотностями непарного шелкопряда и дубовой палевой листовертки ($R=0,68$; $d. f.=12$; $P<0,01$), хохлатой пяденицы и угловатой пяденицы южной ($R=0,71$; $d. f.=12$; $P<0,01$).

3. В пределах индивидуальных консорций формируются специфические наборы консортов-листогрызов, при этом индексы разнообразия Шеннона и Пиелу колеблются в пределах 1,263–2,441 и 0,343–0,660 соответственно.

4. Существенное влияние на состав микросообщества и его разнообразие оказывают принадлежность дерева к той или иной фенологической группе, а также средние размеры листьев на этих деревьях.

Список литературы

1. Апостолов Л.Г. Вредная энтомофауна лесных биоценозов Центрального Приднепровья / Л.Г. Апостолов. – Киев–Одесса: Вища школа, 1981. – 281 с.
2. Morris M.G. Oak as a habitat for Insect Life / M.G. Morris // Bot. Soc. of British Isles. – 1973. – P. 274–297.
3. Евстафьев И.Л. Филлофаги листовенных пород Горного Крыма: автореферат дис. на соискание научной степени канд. биол. наук / И.Л. Евстафьев; Кишиневский государственный университет. – Кишинев, 1985. – 22 с.
4. Цап Л.И. Главнейшие листогрызущие чешуекрылые и стволовые вредители дуба в Крыму и меры борьбы с ними: автореферат дис. на соискание научной степени канд. биол. наук / Л.И. Цап; Одесский гос. ун-т. – Одесса, 1970. – 23 с.
5. Ивашов А.В. Качественные и количественные характеристики группировок зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.), развивающихся на деревьях с разными сроками начала вегетации / А.В. Ивашов, М.Д. Сиренко, Г.Е. Бойко // Природоохранные исследования экосистем Горного Крыма: Сб. науч. ст. – Симферополь: СГУ, 1986. – С. 97–102.
6. Ivashov A.V. The role of host plant phenology in the development of the oak leafroller moth, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera: Tortricidae) / A.V. Ivashov, G.E. Boyko, A.P. Simchuk // Forest Ecology and Management. – 2002. – Vol. 157. – P. 7–14.

7. Mopper S. Differential herbivory in an oak population: the role of plant phenology and insect performance / S. Mopper, D. Simberloff // *Ecology*. – 1995. – Vol. 76, № 4. – P. 1233–1241.
8. Гусев В.И. Определитель поврежденных лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников / В.И. Гусев. – М.: Лесн. пром-сть, 1984. – 472 с.
9. Ильинский А.И. Определитель вредителей леса / А.И. Ильинский. – М.: Сельхозгиз, 1962. – 392 с.
10. Мамаев Б.М. Определитель насекомых по личинкам / Б.М. Мамаев. – М.: Просвещение, 1972. – 400 с.
11. Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем / И.Г. Емельянов. – Киев, 1999. – 168 с.
12. Shannon C. E. The mathematical theory of communication / C. E. Shannon, W. Weaver. – Urbana: Univ. Illinois press, 1949. – 117 p.
13. Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике / К. Шеннон. – М.: Изд-во иностр. лит., 1963. – 830 с.
14. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
15. Simchuk A.P., Ivashov A.V., Companiytsev V.A. Genetic patterns as possible factors causing population cycles in oak leafroller moth, *Tortrix viridana* L. / A.P. Simchuk, A.V. Ivashov, V.A. Companiytsev // *Forest Ecology and Management*. – 1999. – Vol. 113. – P. 35–49.
16. Івашов А.В. Консортивні зв'язки зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.): теоретичні і прикладні аспекти: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: / Таврійський національний університет. – Дніпропетровськ, 2001. – 36 с.
17. Ключко З. Совки України / З. Ключко. – К.: Видавництво Раєвського, 2006. – 248 с.

Савушкіна І. Г. Вплив індивідуальних особливостей дерев дуба пухнастого на видовий склад і щільність листогризухних комах весняно-літнього комплексу // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2012. Вип. 6. С. 121–128.

Вивчено склад весняно-літнього комплексу листогризухних комах в індивідуальних консорціях дуба пухнастого. Отримані дані вказують на суттєвий вплив індивідуальності дерева на склад і чисельність консортивів першого концентру, представлених листогризухними комахами. У межах індивідуальних консорцій формується специфічний набір консортивів-лістогризів, що сильно відрізняються по видовому розмаїттю. При цьому приналежність дерева до тієї чи іншої фенологічної групи, а також середні розміри листя на цих деревах впливають на склад мікрогруповання і його різноманітність.

Ключові слова: дуб пухнастий, індивідуальна консорція, листогризухні комахи, фенологія, видове різноманіття.

Savushkina I. G. The effects of the individual characteristics of different pubescent oak trees on the species composition and density of herbivorous insects of the spring-summer complex // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2012. Iss. 6. P. 121–128.

The composition of the spring-summer complex of herbivorous insects in individual consortium pubescent oak was studied. The obtained data indicated a significant influence of individual trees on the composition and number of the first concentration consorts presented by herbivorous insects. The individual consortia formed a specific set of consorts-herbivorous that differ greatly in species diversity. In this case, tree belonging to this or that phenological group, and the average size of the leaves on the trees affect on the composition microcommunity and its diversity.

Key words: pubescent oak, individual consortium, herbivorous insects, phenology, species diversity.

Поступила в редакцію 10.09.2012 г.