

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ СССР

МОСКОВСКИЙ ЛЕСОТЕХНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

СБОРНИК РАБОТ

Выпуск 26

ВОПРОСЫ ЛЕСНОЙ ЭНТОМОЛОГИИ

Сборник одобрен
Советом Московского
лесотехнического института

638408

ВОЛОГОДСКАЯ
областная библиотека
им. Н. В. Бабушкина

Москва — 1969

634.9
B74

634.961

тс23

Редакционная коллегия:

проф. Воронцов А. И. (ответственный редактор),
доц. Мозолевская Е. Г., канд. биол. наук Семевский Ф. Н.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Насекомые играют очень большую роль в жизни всей природы. Поэтому не случаен быстрый рост энтомологических исследований во всем мире. Вопросам энтомологии уделяется все больше и больше внимания. Об этом свидетельствует организация XIII международного конгресса по энтомологии в СССР.

В энтомологических исследованиях большой удельный вес имеют работы по изучению лесных насекомых. Борьба с ними в лесах приобретает исключительное значение, а существующие методы и средства уже не удовлетворяют лесное хозяйство.

Разработка новых методов борьбы и вся перестройка службы защиты леса требуют развития глубоких теоретических исследований. Необходимы обобщение имеющихся достижений, резкое улучшение информации, разработка новых методик и внедрение математических методов изучения динамики численности и сложных биоценотических взаимосвязей у насекомых.

Настоящий сборник является результатом научных исследований кафедры лесозащиты в области лесной энтомологии за последние 2—3 года. В сборник включены различные по содержанию статьи, характеризующие направления работы кафедры. Большинство из них посвящено вопросам экологии и динамики численности лесных насекомых.

Сборник открывается статьей А. И. Воронцова «Обзор работ по лесной энтомологии, выполненных в СССР за последние 5 лет (1963—1967)». В ней рассмотрены главнейшие исследования, опубликованные за последние 5 лет. Статья поможет лучше ориентироваться в потоке издающейся информации и быстро найти ответы на интересующие вопросы в области лесной энтомологии.

В работе Ф. Н. Семевского «Методика количественного изучения динамики численности лесных насекомых» впервые в отечественной энтомологии приводится методика статистических расчетов применительно к задачам лесозащиты. В этой работе специалисты найдут ответы на многие современные вопросы популяционной экологии, столь актуальные в настоящее время.

Статья С. С. Ижевского «Роль питания соснового шелкопряда в развитии микроспоридиоза» является дальнейшим

развитием работ автора по изучению влияния различных режимов питания на численность соснового шелкопряда.

Среди самых распространенных хвоегрызущих насекомых меньше других у нас в СССР была изучена сосновая пяденица. В работе Г. Г. Мартыновой подводятся итоги изучения этого вредителя в сосновых лесах, созданных на песках лесостепной зоны.

Вопросам биологии и экологии массовых вредителей лесов посвящены работы В. А. Ефремовой и А. И. Воронцова, Л. К. Новиковой, Т. М. Гурьяновой. В них приводится ряд фактических материалов, необходимых для разработки мер борьбы и полезных при дальнейшем изучении динамики численности этих вредителей. Работы эти еще не закончены и продолжаются в настоящее время.

В статье А. Л. Бородина интересно разработан вопрос о распространении дендрофильных насекомых на концентрированных вырубках европейского Севера. Автором применены статистические методы исследований, а при обработке материала дисперсионный анализ, что делает исследования более достоверными и многогранными. В условиях новой технологии лесоразработок и возобновления концентрированных вырубок эти исследования приобретают большое практическое значение.

Для энтомологов-фаунистов будут интересны работы Н. З. Харитоновой «Кокцинеллы хвойных биоценозов Брянского лесного массива» и Э. Ф. Козаржевской и В. В. Янина «Видовой состав и распространение кокцид в районе Кавказских Минеральных Вод».

В статье А. А. Захарова «Охраняемая территория и развитие колоний рыжих лесных муравьев» тщательно разработан один из основных вопросов биологии муравьев рода формика — их колониальность. Результаты изучения этого вопроса позволили автору выдвинуть основные принципы эксплуатации комплексов маточных муравейников и научно обосновать нормы и приемы расселения муравьев в очагах вредителей леса.

Лесохозяйственное значение звездчатого ткача-шильщика в Бузулукском бору изучалось Е. Г. Мозолевской и Л. К. Новиковой в развитие прежних работ по определению потерь от хвое- и листогрызущих насекомых.

Несколько особняком стоит работа И. Н. Тоскиной «Защита древесины от мебельного точильщика». Однако практическое значение этой проблемы общезвестно. Поэтому работа И. Н. Тоскиной должна заинтересовать специалистов по деревообработке и строительству.

Все работы, помещенные в сборнике, выполнены под руководством заведующего кафедрой лесозащиты МЛТИ, доктора биологических наук, проф. А. И. Воронцова.

А. И. ВОРОНЦОВ

ОБЗОР РАБОТ ПО ЛЕСНОЙ ЭНТОМОЛОГИИ, ВЫПОЛНЕННЫХ В СССР ЗА ПОСЛЕДНИЕ 5 ЛЕТ (1963—1967 гг.)

Результаты исследований по лесной энтомологии, выполненных в СССР до 1963 г., опубликованы нами в ряде предыдущих работ (Воронцов, 1963 а, б). Кроме того, в 1967 г. появились обзорные статьи в связи с 50-летием Октября (Воронцов, Петренко, Исаев, 1967; Храмцов, 1967 и др.). В них нашли широкое отражение исследования последних лет.

За истекшие 5 лет размах лесоэнтомологических исследований значительно увеличился. Особенно интенсивно велись работы по лесной энтомологии в Сибири (Новосибирск, Красноярск, Иркутск), на Дальнем Востоке и в центральных районах Европейской части СССР.

Несколько изменилась тематика исследований. Гораздо больше уделено внимания изучению болезней и энтомофагов насекомых, продолжалось обсуждение вопросов динамики численности популяций лесных насекомых, изучалось их влияние на биогеоценозы, устойчивость лесных насаждений и отдельных древесных пород. Много внимания было уделено стволовым вредителям, их экологическим группировкам, экологии и фенологии.

После некоторого перерыва вновь появилась серия работ по изучению вредителей плодов и семян древесных пород. Впервые начато широкое изучение формирования энтомокомплексов на концентрированных вырубках европейского Севера и Сибири.

Сделаны первые шаги в области разработки интегрированного метода борьбы в целях сохранения энтомофагов в районах интенсивных химических обработок. Разработан внутрирастительный метод борьбы с рядом сосущих насекомых. Испытаны новые пестициды, начаты исследования аттрактантов, ведутся работы по совместному применению пестицидов и биопрепараторов.

Весьма существенно, что появились сводки и обобщения, в которых очень нуждаются лесная энтомология и лесное хозяйство.

В дальнейшем изложении использованы только наиболее существенные работы и отражены главнейшие разделы энтомологических работ в СССР.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

С каждым годом увеличивается поток научной информации. Освоение его становится все труднее и труднее. Поэтому очень большое значение приобретают сводные работы по отдельным разделам лесной энтомологии. Они позволяют быстрее ориентироваться и быть в курсе современного состояния науки, определять еще не решенные вопросы, требующие дальнейших исследований. Учебные пособия, сводки и определители необходимы также для подготовки кадров лесных энтомологов и лесопатологов.

За истекшие 5 лет опубликовано два курса лесной энтомологии (Падий и др., 1965; Воронцов, 1967), учебное пособие «Лесозащита» и моя книга «Биологические основы защиты леса», в которой широко освещены многие вопросы теории лесной энтомологии.

Большим событием явился выход в свет книги под редакцией А. И. Ильинского и И. В. Тропина «Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР». Основную ценность в книге представляют разделы о болезнях насекомых, методах и технике надзора и анализов, а также обзор хвое- и листогрызущих насекомых, занимающий более половины книги. Теоретические предпосылки надзора и прогноза численности, к сожалению, изложены примитивно. Динамика численности вредных лесных насекомых трактуется А. И. Ильинским так же, как и 15—20 лет назад.

Большое значение для развития лесоэнтомологических исследований имеют книги Н. И. Горышнина «Техническое оснащение экологических исследований в энтомологии» (1966), В. В. Яхонтова «Экология насекомых» (1964) и М. С. Гилярова «Зоологический метод диагностики почв» (1966).

Опубликован ряд пособий по химическим средствам борьбы с вредителями леса (Руднев, 1966; Зенченко, Крушин и др., 1968), химической борьбе с вредными насекомыми в почве (Добровольский, Пономаренко, 1965), впервые описаны машины для химической защиты леса (Лапан, 1965), световые ловушки (Терсков, Коломиец, 1966), даны рекомендации по применению аэрозолей и средств механи-

зации в борьбе с вредителями леса в условиях таежной зоны (Загорский, Стадницкий, 1965). В конце 1962 г. вышли также известные работы И. В. Тропина «Авиахимическая защита леса» и «Применение аэрозолей для борьбы с вредителями леса». Издан ряд ведомственных инструкций, наставлений и руководств по борьбе с вредителями: «Сборник технических указаний по лесозащите» (Киев, 1964), «Наставление по авиационно-химической борьбе с вредителями леса» (Москва, 1965), «Инструкция по надзору» (Москва, 1964), «Положение о межрайонном инженере-лесопатологе» (Москва, 1967) и другие.

Методы лесопатологических обследований рассмотрены в книге П. Н. Тальмана и О. А. Катаева (1964).

Вредители горных лесов описаны в книгах И. К. Махновского (1966), А. И. Куренцова (1967), Р. И. Земковой (1965), пустынных и тугайных лесов — Ю. В. Синадским (1963, 1964) и М. Г. Припиновой (1965).

Целый ряд монографий посвящен фауне отдельных групп насекомых в региональном разрезе. Они в значительной мере касаются вредителей деревьев и кустарников, содержат зоогеографический анализ и сведения по биологии и экологии отдельных видов. В качестве примера назовем работы Ю. Л. Щеткина (1965) по чешуекрылым Вахшской долины, П. Н. Кулинич (1965) о жуках, вредящих плодовым и орехово-плодовым культурам южного склона Гиссарского хребта. Чешуекрылым — вредителям деревьев и кустарников того же района посвящена обстоятельная монография В. И. Дегтяревой (1964). Лесная энтомофауна Дальнего Востока, Курильских островов, полуострова Камчатки и Магаданской области описана в двух специальных сборниках, изданных в 1966 г. (один во Владивостоке, другой издательством «Наука», М. — Л.). Впервые появилась книга о вредных насекомых лесов Якутии (Петренко, 1965). Прямое отношение к лесу имеет книга А. И. Куренцова «Зоогеография Приамурья» (1965).

До последнего времени у нас совершенно отсутствовали монографии, описывающие вредных насекомых отдельных древесных пород. Первым опытом явилась небольшая книга В. П. Гречкина и А. И. Воронцова (1962) по вредителям и болезням тополей. Издательством «Наука» в 1966 г. выпущена первая крупная монография «Вредители лиственницы сибирской», написанная группой авторов под ред. А. С. Рожкова. Книга является большим творческим достижением авторов и событием в лесной энтомологии. Она прекрасно иллюстрирована оригинальными рисунками и содержит очень большой фактический материал по всем группам вредителей этой породы в Азиатской части СССР.

Сводка по лесной энтомофауне Грузии опубликована

Д. И. Лозовым (1965). Она явилась результатом многолетних работ автора, содержит краткий зоогеографический анализ фауны, описание большинства вредных видов, их биологию. К сожалению, издана она плохо и не иллюстрирована. Некоторые сведения о вредителях древесных пород содержатся также в книге И. Д. Батиашвили (1965) «Вредители континентальных и субтропических плодовых культур». В целом же по Кавказу до сих пор нет солидного руководства по вредителям леса.

В четырех томах «Фауна Латвийской ССР и сопредельных территорий» содержится много работ по вредителям леса. Последний (IV) том издан в 1964 г. Сводок по лесным вредителям на русском языке в Прибалтике за эти годы не опубликовано. Издан только «Определитель насекомых Литвы» А. Б. Лешинскас и С. А. Пилецкис (1967) на литовском языке.

Поскольку определители имеют прямое отношение к лесной энтомологии и совершенно необходимы для квалифицированной работы по борьбе с вредителями, укажем на книги И. С. Борхсениуса «Практический определитель кокцид культурных растений и лесных пород СССР» (1963), О. И. Мержеевской «Гусеницы совок, их биология и морфология» (1967), М. С. Гилярова и др. «Определитель обитающих в почве личинок насекомых» (1963), Н. П. Кривошениной и Б. М. Мамаева «Определитель личинок двукрылых насекомых — обитателей древесины» (1967), А. И. Черепанова «Проволочники Западной Сибири» (1965), Б. М. Мамаева, Н. П. Кривошениной «Личинки галлиц» (1965).

На протяжении 5 лет издан ряд тематических сборников по фауне насекомых Киргизии, советских Карпат, Белоруссии, Казахстана, Сибири и других мест. В них, как правило, содержатся работы, касающиеся фауны лесных насекомых. Перечислить даже часть из них в короткой сводке не представляется возможным.

ХВОЕ- И ЛИСТОГРЫЗУЩИЕ ВРЕДИТЕЛИ

Как и в прошлые годы в центре внимания лесных энтомологов находится сибирский шелкопряд. Ему за этот период посвящено два тома монографии А. С. Рожкова (1963, 1965), сводка Л. А. Ивлиева (1966) по Дальнему Востоку, ряд работ Г. И. Галкина (1963 и др.) и Ю. П. Кондакова (1965 и др.).

В первом томе монографии А. С. Рожкова (1963) дается обстоятельная ревизия рода *Dendrolimus*, его филогения и история распространения палеарктических видов. Автор приходит к выводу, что сибирский шелкопряд является под-

видом *Dendrolimus superans* Butl. Во втором томе собран большой фактический материал по массовому размножению сибирского шелкопряда в Восточной Сибири. Рассматривая причины массового размножения сибирского шелкопряда, автор придает большое значение активным миграциям бабочек и личинок, за счет которых происходит формирование и уплотнение очагов. У мигрирующих гусениц при скоплениях проявляется стадность. Она выражается в изменении поведения, подобно тому как это происходит у саранчовых. Миграции позволяют популяции выходить из-под контроля биотических факторов, следствием чего является образование первичного очага. Развитие очага обусловлено переходом популяции к стадному образу жизни.

Изложенные представления о закономерностях возникновения и развития очагов сибирского шелкопряда не отрицают связи вспышек массового размножения сибирского шелкопряда с погодными условиями, на ведущей роли которых настаивают Г. И. Галкин (1963а, б) и Ю. П. Кондаков (1965, 1967). Оба автора занимались разработкой системы надзора и долгосрочным прогнозированием массовых размножений сибирского шелкопряда, широко использовав метеорологические данные за ряд лет. Г. И. Галкин подтвердил прежний вывод Б. В. Флерова (1958) о том, что массовому размножению сибирского шелкопряда должны предшествовать 2—3 засушливых года. Ю. П. Кондаков провел весьма оригинальные исследования динамики прироста пихты в связи с массовыми размножениями сибирского шелкопряда и установил, что годы высокой численности вредителя наступают после засушливых лет, о которых легко судить по изменениям прироста деревьев. Далее им было установлено, что нарастание численности сибирского шелкопряда связано с засухами, продолжительность которых составляет не менее 5 декад. В итоге исследований он предлагает для долгосрочного прогнозирования использовать интегральный показатель засушливости. Использование разработанного метода позволило довольно точно предсказать начавшуюся в 1967 г. новую вспышку массового размножения сибирского шелкопряда в Красноярском крае.

За истекшее пятилетие внимание энтомологов Сибири привлекло массовое размножение ряда малоизученных видов хво- и листогрызущих насекомых. И. А. Райгородская (1963, 1966) описала вспышку массового размножения серой лиственничной листовертки (*Semasia diniana* Gn.), имевшую место в 1960—1961 гг. на значительной площади Восточного Саяна, и систематизировала данные о прошлых вспышках и биологии вида. Данных этих недостаточно, и причины массового размножения листовертки остаются неизученными. Между тем в настоящее время площади оча-

гов достигли огромных размеров, и листовертка оказалась в центре внимания лесных организаций. Обнаружилась исключительная подвижность очагов. Полное уничтожение хвои лиственницы обычно наблюдается один год, после чего центр очага перемещается в неповрежденные насаждения. При этом имеют место массовые миграции бабочек на далекие расстояния. Необходимы широкие, углубленные исследования динамики численности серой лиственничной листовертки по типу работ, давно ведущихся в Европе (Ангер, 1961).

Широкое распространение в лесах Сибири получили волнянки. Лиственница повреждается античной волнянкой (*Orgyia antiqua* L.), массовое размножение и биология которой описаны в работе С. С. Прозорова, Л. М. Коршуновой, Р. И. Земковой (1963). Белозубчатая волнянка (*Dasychira albodentata* Br.) повреждает светлохвойные леса в Читинской области и на Дальнем Востоке (Горшков, 1963, Ивлиев, Синчилина, 1964). При этом отмечается, что многие энтомофаги волнянки являются одновременно и паразитами сибирского шелкопряда. Хозяйственное значение вредителя точно не установлено. Складывается впечатление, что очаги мало устойчивы. Возможно, что повышенная численность волнянки оказывает положительную роль, способствуя размножению энтомофагов сибирского шелкопряда в его межлётные годы (Ивлиев, Синчилина, 1964).

В сосновых лесах Забайкалья наблюдались вспышки массового размножения очень близкого к белозубчатой волнянке вида — елового желтохвоста *Dasychira abietis* Schiff. (Михайлов, 1967). Однако большого экономического значения этот вид, по-видимому, не имеет.

Массовому размножению монашенки (*Oscinia monacha* L.) в Башкирии посвящен ряд оригинальных работ Н. К. Латышева (1966 и др.). Питание отродившихся гусениц монашенки начинается на мужских «соцветиях» сосны. В III возрасте они предпочитают хвою текущего года, а в IV питаются иглами прошлых лет. Выживаемость гусениц зависит от продолжительности питания мужскими «соцветиями». Длительность цветения сосны зависит от погодных условий. При обилии сухих солнечных дней в начале вегетации мужские «соцветия» освобождаются от покровных чешуек ранее отрождения гусениц и сосна заканчивает пылить после этого через неделю. В дождливую погоду этот период времени может длиться более трех недель. Таким образом, в зависимости от состояния погоды гусеницы могут питаться мужскими «соцветиями» разное время. Мужские «соцветия» содержат много растворимых углеводов, азотистых веществ, фосфора и воды. В них нет эфирных масел. Такой состав пищи наиболее благоприятен для раз-

вития и выживаемости гусениц, что далее отражается и на плодовитости потомства. Специфика питания гусениц объясняет их приуроченность к низкобонитетным насаждениям, расположенным по основаниям склонов, логам и низинам.

Сосновая пяденица (*Bupalus piniarius* L.) изучалась М. С. Малышевой (1963) преимущественно в локальных очагах Савальского лесничества Воронежской области. При этом основное внимание было сосредоточено на выяснении состояния популяции пяденицы и поведении ее энтомофагов после химических обработок. Было доказано, что последние способствуют быстрому восстановлению численности популяции пяденицы и возобновлению очагов.

Наряду с этими работами был произведен анализ последней пандемической вспышки сосновой пяденицы в широком плане, с использованием канадской методики и построением таблиц выживаемости (Мартынова, 1966). При этом было наглядно показано, что погодные условия не определяют затухание вспышки массового размножения. Начало же вспышек связано с различными режимами погоды.

Последняя пандемическая вспышка сосновой пяденицы захватила огромные территории, распространившись за Урал. В связи с этим биология и динамика численности сосновой пяденицы изучались в Курганской области (Сметанин, 1966).

В истекшее 5-летие внимание лесных организаций Сибири привлек лунчатый шелкопряд (*Selenephera lunigera* Esp.). Как вредитель лиственницы даурской он был впервые отмечен Е. С. Петренко (1965) в Якутии. Затем крупный очаг возник в Иркутской области на хребте Дымном, где в первую очередь повреждалась пихта, затем кедр, лиственница и ель (Шабуневич, Кулагин, 1964).

Лунчатый шелкопряд изучался на стационаре, созданном в Киренском лесхозе 5-й Московской аэрофотолесоустроительной экспедицией совместно с кафедрой энтомологии Ленинградской лесотехнической академии (Катаев, Гороховников, статьи в печати). Там же был создан оригинальный кинофильм, посвященный этому малоизученному вредителю.

Центр изучения непарного шелкопряда (*Oscneria dispar* L.) в эти годы переместился в Азиатскую часть СССР. В Красноярском крае он очень широко распространен и в отдельные годы имеет высокую численность. Самая крупная вспышка массового размножения имела место в 1950—1957 гг. Повреждения наблюдались на площади 250 тыс. га (Кондаков, 1963). Питание гусениц происходит преимущественно на хвойных породах — пихте и лиственнице. Повреждаются также и лиственные породы, особенно черемуха, осина, береза, рябина. Основная кормовая порода гусениц непарного шелкопряда в Красноярском крае — лиственни-

ца. При питании ею самки достигают самой высокой плодовитости. Излюбленными местами откладки яиц являются камни, трещины и расселины скал. Концентрация кладок яиц в этих условиях связана с массовыми миграциями гусениц первого возраста и бабочек непарного шелкопряда (Кондаков, 1963). Таким образом, существование миграций у бабочек непарного шелкопряда под влиянием определенных синоптических ситуаций, отмеченное нами для Московской области, нашло подтверждение и в лесах Сибири.

Изучение вспышек массового размножения непарного шелкопряда в лесах Европейской части СССР, привело В. И. Бенкевича (1966) к выводу, что они охватывают максимальную территорию в периоды спадов и минимумов 11-летних циклов колебания солнечной активности, что в свою очередь связано с определенным развитием макросиноптических процессов в атмосфере. Обычно этому предшествует максимальное развитие меридиональных процессов, которые характеризуются засушливым маев -- июнем и холодной малоснежной зимой. Большой фактический материал, привлеченный В. И. Бенкевичем, подтвердил положения о причинах вспышек непарного шелкопряда, высказанные ранее А. И. Воронцовым (1958) и М. Г. Ханисламовым (1958, 1962).

Наличие связи массовых размножений непарного шелкопряда с солнечной активностью и макроциркуляционными процессами атмосферы еще недостаточно для понимания механизмов регуляции отдельных популяций на разных уровнях численности. Поэтому большой интерес представляют исследования Ф. Н. Семевского (1963), посвященные изучению механизмов регуляции численности непарного шелкопряда на низких уровнях. Они были проведены по типу канадских работ с еловой почковой листоверткой (Моррис и др., 1963). Изучались все факторы смертности и составлялись таблицы выживаемости за генерацию. В результате было доказано, что в условиях Московской области смертность от паразитов существенно не меняется на разных уровнях численности. Вспышки возникают в результате уменьшения смертности от хищников, а часто и под влиянием абиотических факторов и болезней.

Изучение динамики численности златогузки (*Euproctis chrysorrhoea* L.) проводилось в дубовых лесах и лесополосах восточной Украины. Было установлено, что затухание очагов происходило под влиянием эпизоотий, развитие которых стимулировалось обилием осадков в период питания гусениц. Среди болезней наибольшее распространение имел микроспоридиоз (Покозий, 1966).

В дубовых лесах Воронежской области изучались биология и динамика численности дубовой хохлатки (*Notodonta*

ансерс Goeze). Очаги ее возникают преимущественно в чистых дубравах порослевого происхождения средней производительности (II—III бонитет) и дубравах со вторым ярусом из татарского клена, бересклета, ежевики, барбариса и других кустарников. Эти очаги носят обычно локальный характер и на протяжении нескольких вспышек возникают в одних и тех же территориальных границах. Большую роль в регуляции численности дубовой хохлатки на фазе гусеницы играют птицы (скворцы, грачи и др.). Сокращение численности обусловлено также высокой смертностью в период диапаузы куколок (Тудор, 1964).

Большая вспышка пядениц-щелкопрядов в дубравах юго-востока Европейской части СССР имела место в 1959—1963 гг. Она нашла отражение в ряде исследований. Наиболее полно изучена биология серой волосистой (*Phigalia pedaria* F.) и желтоусой пяденицы (*Arosceneura hispidaria* Schiff.). Вылет бабочек из куколок, зимующих в почве на глубине 5—10 см, происходит очень рано и часто прерывается снегопадами. Порог развития для вылета бабочек близок к 0°C , а сумма эффективных температур около 20°C . Средняя плодовитость самки — 612 яиц. Самки откладывают яйца во всех частях кроны на скелетных ветвях с шерховатой корой, преимущественно в трещины и под растущие на деревьях лишайники. Развитие яиц зависит от температуры и длится в природе более 20 дней. Порог развития яиц 2°C , сумма эффективных температур для развития яиц равна 229° . Появление гусениц часто совпадает с раскрытием почек на дубе и пильмовых, с которыми связано их питание. Развитие гусениц длится в среднем 32 дня. Порог развития $5,6^{\circ}\text{C}$, сумма эффективных температур — 324° (Голосова, 1964). Биология желтоусой пяденицы очень сходна с таковой у серой волосистой, однако все фенофазы запаздывают на несколько дней (Воронцов, Голосова, 1968). Впервые изучена биология каемчатой (*Eraannis marginaria* F.) и светлосерой (*Eraannis leucophaearia* Schiff.) пядениц (Голосова, 1963), вредящих в комплексе с упомянутыми выше, а также зимней пяденицей (*Operophtera vittata* L.) и листовертками. Пяденицы-щелкопряды полифаги, однако у них в достаточной мере выражена пищевая специализация. Питание на разных древесных породах, смешанная корма и его чередование влияют на скорость развития гусениц, вес куколок и плодовитость бабочек (Голосова, 1967). Вспышка массового размножения пядениц в основном была прервана быстрым развитием ядерного полиэдроза (Голосова, 1964; Воронцов, 1963).

В течение всех 5 лет наблюдалась высокая численность различных видов листоверток. Они наносили вред различным лиственным породам и плодовым деревьям в садах

(Литвинова, 1967; Пусвашките, 1967 и др.). Совместно с листовертками в дубравах развиваются и вредят огневки (*Acrobasis sodalella* Z., *A. zelleri* Rag.), ранее почти не отмечавшиеся в литературе (Знаменский, 1963). В целом для дубрав весьма типичны комплексные очаги, изысканию мер борьбы с которыми посвящен ряд исследований (Тропин, Знаменский, Зубов, 1963; Плохих, 1967).

Среди листоверток выделяется своей вредной деятельностью зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.). В прошлом ей уделялось много внимания. Она изучалась преимущественно в лесостепной зоне (Воронежская область, Украина). С 1962 г. наблюдается ее массовое размножение в лесах Московской области. Численность достигла очень высокого уровня и в 1965—1968 гг. дубравы были почти совершенно лишены листвы (см. статью Воронцова и Ефремовой в настоящем сборнике).

Разнообразные вредители листвы дуба интенсивно изучаются уже около 20 лет. Несмотря на это для ряда географических районов и республик итоги работ появились в самые последние годы. В качестве примера можно указать исследования по Молдавии, опубликованные С. Г. Плугару (1963).

В поймах больших рек юго-востока наблюдается массовое размножение ветловой паутинной моли (*Hyropotema garellis* Hb.). Наиболее полно ее образ жизни изучался в ветлянниках поймы реки Урала. Лёт бабочек бывает в первой половине июля и сопровождается их дополнительным питанием на цветках осота, змееголовника, донника и др. растений. Самки откладывают яйца кучками у основания почек и в развилке побегов ветлы и покрывают их слизью, образующей овальный щиток. Развитие яиц длится 20—25 дней. Отродившиеся гусеницы остаются зимовать под щитком и выходят в конце апреля. Сначала они питаются в почках и минируют листья, а затем переходят к открытому питанию, образуя плотные паутинные гнезда. В них собираются гусеницы нескольких выводков и, достигая 5-го возраста, оккукливаются. В гнезде бывает до 2800 куколок (Череватова, 1967).

Наряду с хвое- и листогрызущими чешуекрылыми лесным насаждениям наносили большой вред пилильщики. За истекший период им посвящен целый ряд исследований. Наиболее крупными из них являются монография по пилильщикам Прибайкалья (Вержуцкий, 1966) и книга о звездчатом ткаче (Коломиец, 1967).

Звездчатый ткач (*Acantolyda nemoralis* Thoms.) за последнее десятилетие получил значительное распространение в сосновых культурах лесостепи. Опубликованные данные по его биологии и экологии часто противоречивы. Анализ

этих данных в книге Н. Г. Коломийца не всегда убедителен. Нельзя согласиться с мнением автора об отсутствии в СССР двух биологических форм ткача. По-видимому, только исходя из анализа ранней и поздней форм ткача, можно сделать правильные выводы по ряду вопросов его запутанной биологии и недостаточно изученной динамики численности.

Вспышки массового размножения рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) повторяются очень часто и возникают в лесах всех ландшафтно-географических зон, где произрастает сосна (Воронцов, 1963). Несмотря на это, обстоятельных исследований по биологии и экологии пилильщика почти не было. Этот пробел значительно компенсируется работами последнего пятилетия. Биология и динамика численности пилильщика изучены в период его массового размножения в Ленинградской области (1959---1962 гг.), Г. В. Стадницким (1964 и др.), в Томской области Н. Г. Коломийцем, Э. И. Майером (1965), на Урале М. Г., И. В. Семечкиными (1963), в Белоруссии Б. В. Рывкиным (1966) и Т. П. Панкевич (1966).

Все исследователи отмечают факультативную диапаузу на фазе пронимфы, однако причины ее остаются нераскрытыми. В связи с этим Т. П. Панкевич (1967) занималась экспериментальным изучением диапаузы у пилильщика. Она установила, что у рыжего пилильщика наблюдается короткодневная фотопериодическая реакция при действии разного светового режима на начало эонимфальной стадии. Эта стадия быстрее всего протекала при 8-часовом дне, и диапауза не наблюдалась. Исследования Панкевич послужили толчком для ряда работ в этом направлении в Канаде (Sullivan and Wallace, 1965, 1967).

Биология соснового обыкновенного пилильщика (*Diprion pini* L.) изучалась в связи с разработкой методов прогнозирования выхода популяции из диапаузы (И. Д. Авраменко, 1963, 1965 и др.).

Массовое размножение соснового обыкновенного пилильщика имело также место в западной части Красноярского края, где его биология изучалась впервые, но в общих чертах оказалась такой же как в лесах БССР (Галкин, Гребенщикова, 1965).

В БССР изучался ранее малоизвестный желтоватый пилильщик (*Gilpinia pallida* Kl.). Он развивается в двух поколениях. Самки 1-го поколения откладывают яйца в прошлогоднюю хвою, самки 2-го поколения — в молодую. Окукливание первого поколения происходит в кроне, а второго — в почве, где зимуют эонимфы в коконах. Массовое размножение этого вида было зарегистрировано впервые в 1961—1962 гг. (Рывкин, 1963, 1966; Панкевич, 1963).

В Красноярском крае в 1961—1963 гг. встречались очаги массового размножения зеленого лиственичного пилильщика (*Lygaeopeltatus wesmaeli* Tischb.). Его биология была известна в Европейской части СССР, но никогда не изучалась в Сибири. Поэтому обстоятельная работа Г. И. Галкина (1965) будет полезна энтомологам и лесоводам.

Березовым лесам северного Казахстана наносит большой вред ряд пилильщиков, особенно северный (*Croesus septentrionalis* L.) и большой (*Cimbex femorata* L.), которые были предметом наблюдений в 1960—1965 гг. К сожалению, полученные результаты опубликованы лишь частично (Галкин, 1966).

Впервые были изучены особенности биологии нисходящего (*Ardis brunniventris* Htd.) и восходящего (*Monophaenus elongatulus* Kl.) пилильщиков на розах. Эти виды ведут скрытый образ жизни, и борьба с ними очень затруднена. Между тем, в розариях г. Москвы и других местах СССР они наносят большой вред (Ерохина, 1964).

СТВОЛОВЫЕ ВРЕДИТЕЛИ

Происшедшие за последние годы большие организационные изменения в лесном хозяйстве и новая технология лесозаготовок потребовали пересмотра правил санитарного минимума, которые фактически давно потеряли свою законодательную силу и не выполняются на местах. При их разработке использованы все последние результаты исследований в области изучения стволовых вредителей и борьбы с ними. Особенно важно через санитарный минимум в лесах внедрить в производство систему мер борьбы со стволовыми вредителями в очагах грибных болезней и хво- и листо-грызущих насекомых.

За последние 5 лет интенсивно изучались экологические группировки и фенология стволовых вредителей главнейших лесообразующих древесных пород в разных ландшафтно-географических зонах и лесорастительных районах СССР.

Экологические группировки стволовых вредителей обусловлены характером отмирания деревьев в очагах и временем их ослабления. Исходя из этого А. И. Ильинский (1931, 1958) разработал обобщенную схему формирования экологических группировок стволовых вредителей сосны. Аналогичные схемы разработаны для стволовых вредителей даурской лиственницы (Исаев, 1966), ели обыкновенной (Лурье, 1965), пихты кавказской (Гурьянова, 1967), пихты сибирской (Земкова, 1965; Криволуцкая, 1965), кедра сибирского (Земкова, 1965), дуба черешчатого (Линдеман, 1964), ильмовых (Маслов, 1963). Они наглядно показывают

периоды лёга вредителей, районы их поселения на деревьях, требовательность к освещению, сроки развития, последовательность заселения отдельных участков и характер формирования экологических группировок в зависимости от типа отмирания дерева и экологических условий в окружающих насаждениях (Исаев, 1966).

Опыт показал, что экологические группировки стволовых вредителей не всегда точно укладываются в разработанные схемы. В связи с этим М. А. Лурье (1963) были сделаны дополнения к схеме экологических группировок на сли в зависимости от влажности луба. Влажность луба является важным диагностическим признаком состояния дерева.

Изучение экологических группировок тесно связано с познанием фауны стволовых вредителей древесных пород. Проведенные за последние пять лет исследования дали полное представление о фауне лиственницы (сибирской, даурской и Сукачева), пихты (сибирской, кавказской и европейской), ильмовых, дуба черешчатого и других лиственных пород.

Особенно интенсивно изучались вредители лиственницы, тщательно проанализированные в работах А. С. Исаева (1966) и И. В. Бялой (1966). Вредители стволов пихты сибирской изучались в Саянах и Западной Сибири (Земкова, 1965; Криволуцкая, 1965). Комплексы вредителей на этой породе сравнительно немногочисленны по числу видов.

Много общего имеется в составе фауны стволовых вредителей кавказской и европейской пихты. Здесь преобладают виды, живущие в древесине. Впервые в лесах Теберды изучены рогохвосты (*Sirex duus* Sem., *Xeris spectrum* L. и другие), пихтовая смолевка (*Pissodes piceae* Hl.), ряд усачей и короедов, повреждающих пихту (Гурьянова, 1967 и др.). Подведены итоги изучения короедов в Карпатах (Погориляк, 1967), многие из которых вредят европейской пихте.

Видовой состав и биология стволовых вредителей кедра сибирского изучались во многих районах Сибири (Земкова, 1966; Криволуцкая, 1965; Орлов, 1967), а кедра корейского в Приморском крае (Малахова, 1966).

В лесах Сибири широко распространены рогохвосты (*Siricidae*). Им посвящена большая работа В. К. Строгановой (1965), в которой дается зоогеографическая характеристика, экология, лесохозяйственное значение и систематический обзор 22 видов рогохвостов.

Выше уже указывалось, что впервые изучены видовой состав и биология златок (*Buprestidae*), усачей (*Cerambycidae*), короедов (*Ipidae*) и других стволовых вредителей Курильских островов, Сахалина, Магаданской области и Кам-

чатки (см. тематические сборники по Дальнему Востоку, цитированные ранее).

Хвойные леса Казахстана сравнительно малочисленны, по очень ценные и своеобразны. Поэтому книга И. А. Костица (1964), систематизирующая все сведения о стволовых вредителях республики, безусловно, интересна и нужна.

Короедам хвойных пород Грузии посвящена книга Д. И. Лозового (1966). Однако она ограничена описанием образа жизни только трех главнейших видов: стенографа, типографа и дендроктона. При этом основное внимание уделяется стенографу.

Стволовые вредители ели обыкновенной изучались М. А. Лурье (1965, 1967).

Среди отдельных видов стволовых вредителей хвойных пород в различных районах СССР наибольшее внимание исследователей привлекали короед стенограф (*Ips sexdentatus* Boern.), дендроктон (*Dendroctonus micans* Kug.), продолговатый короед (*Ips subelongatus* Motsch.), черный пихтовый усач (*Monochamus urussovi* Fisch.), ранее малоизвестный вредитель древесины — толстощупик (*Serricornis barbatus* L.).

Стволовые вредители лиственных пород в условиях лесостепи изучались Г. В. Линдеманом (1964). В отличие от большинства работ, выполненных в лесах Сибири, автор изучал роль стволовых вредителей и их биологию при низкой численности в нормальном здоровом лесу. При этом в поле зрения попали редко встречающиеся виды, обитатели кленов, липы, лещины, ясения.

В связи с массовым усыханием ильмовых изучались переносчики графиоза — ильмовые заболонники и другие стволовые вредители (Маслов, 1963а, 1964, 1966). Всего на ильмовых обнаружено 28 видов стволовых вредителей. Из них берест заселяется 23 видами, а вяз только 16. Берест по типу заселения сочетает в себе многие черты ильма и вяза. Самая бедная фауна у вяза мелколистного. Он заселяется повсеместно только заболонником Кирша (*Scolytus Kirschi Skal.*) и заболонником пигмеем (*S. rugosus* F.). Фауна ильма богаче фауны вяза и значительно от нее отличается. Состав группировок стволовых вредителей меняется в зависимости от географического района. Например, в Краснодарском крае распространен заболонник Зайцева (*Scolytus zaitzevi* Bui.), в Оренбургской и Воронежской областях — морщинистолобый (*Scolytus sulcifrons* Rey.), а в Ростовской области оба эти вида отсутствуют (Линдеман, 1964).

Увлечение культурой тополей отразилось и на энтомологических исследованиях. Вновь появился ряд работ по тополевым усачам (Павлинов, 1965; Миняйло, 1963, 1967),

стекляннице тополевой (Павлинов, 1963; Плохих, 1963). Опубликован библиографический указатель литературы по вредителям тополей за 1882—1964 гг. (А. К. и В. А. Миняйло, 1965), издано иллюстрированное пособие по стволовым вредителям (Тимченко, 1963) и ряд общих обзоров и эколого-фаунистических работ (Тимченко, Тремль, 1963; Плохих, 1963а; Лаврух, 1966).

Вредители стволов древесных пород и кустарников, прорастающих в Средней Азии и Казахстане (джида, тамарикс, кандым, саксаул и др.), описаны в упомянутых ранее работах Ю. В. Синадского (1963, 1964) и И. К. Махновского (1966).

При осуществлении различных санитарных мероприятий в лесах весьма важно иметь объективные методы оценки состояния деревьев. Диагностика состояния деревьев по внешним признакам затруднительна. Поэтому хозяйственное мероприятия в ослабленных древостоях должны базироваться на объективных показателях нарушения нормальных физиологических процессов у деревьев.

В настоящее время П. А. Положенцевым (1965 и др.) и его учениками разработан целый ряд приемов прижизненной диагностики ослабленных деревьев и сконструирована для этого серия приборов. Для использования на практике наиболее прост метод «биопсии».

Углубляя и развивая эти исследования, А. С. Исаев и Г. И. Гирс (1965) выяснили, что процесс ослабления деревьев не однороден. В зависимости от типов ослабления деревьев, возникают специфические нарушения жизненных процессов, определяющие эффективность поселения вредителей и закономерности формирования экологических группировок.

Одним из условий расшифровки устойчивости дерева к стволовым вредителям является раскрытие механизма привлекательности кормовых объектов. Информация у ксилофагов связана с восприятиями запахов, выделяемых деревьями различного состояния. У хвойных пород это связано с выделением терпеновых соединений, содержащихся в эфирных маслах. При анализе газовых проб со стволов лиственницы установлено, что здоровые деревья эти соединения не выделяют. Анализ состава и динамики эфирных масел у деревьев различного состояния свидетельствует об увеличении общего содержания этих веществ в лубе деревьев, подверженных нападению ксилофагов-пионеров (Исаев, 1967).

Для разработки способов борьбы со стволовыми вредителями очень важны особенности их поведения, выражющиеся в способности «выдавать» информацию о наличии благоприятного субстрата для поселения. В основе этого

явления лежит действие феромонов — специфических веществ химической информации, определяющих поведение насекомых в сообществе. На примере большого лиственничного короеда установлено, что феромоны не только обеспечивают концентрацию ксилофагов на кормовых объектах в сжатые сроки массового лёта, но и регулируют плотность поселения, удерживая распыление популяции по территории (Исаев, 1967).

Использование огромного материала, накопленного при изучении стволовых вредителей, позволит в ближайшее время значительно улучшить технику борьбы с ними и сократить ненормально большой отпад деревьев в большинстве насаждений.

ВРЕДИТЕЛИ ПЛОДОВ И СЕМЯН

За истекший период изучались вредители шишек и семян хвойных пород, преимущественно лиственницы, кедра сибирского и ели.

Обращает на себя внимание большая зараженность вредителями семян лиственницы сибирской и даурской. Работы по изучению вредителей семян лиственницы проводились уже давно. Итоги их сообщаются в ряде статей Е. С. Петренко (1963, 1965), Е. С. Петренко и Р. И. Земковой (1967).

Видовой состав насекомых, повреждающих семена лиственницы, сравнительно немногочислен. Опасными видами, распространенными почти во всех районах Сибири, являются лиственничная муха (*Hylemyia laricicola* Karl.), шишковая огневка (*Dioryctria abietella* F.), лиственничная шишковертка (*Semasia regangustana* Snell.).

Все эти виды — полифаги, они встречаются в шишках разных хвойных пород. Предпочтение, которое они отдают кормовым объектам, не всегда соответствует их русскому названию. В Западном Саяне лиственничная муха заселяла 60% шишек ели и лишь 9% шишек лиственницы, тогда как шишковая (еловая) огневка явно предпочитала лиственничные шишки (70%) еловым (10%).

Численность вредителей семян тесно связана с наличием кормовых объектов — шишек. Особенно благоприятны для вредителей сочетания двух последовательных урожайных лет. Несколько неурожайных лет могут существенно снизить численность вредителей, особенно в чистых лиственничных насаждениях.

Впервые обстоятельно изучены вредители шишек и семян кедра сибирского (Земкова, 1963).

Вредители шишек и семян ели изучались ранее в Карелии. В итоге Б. П. Яковлевым (1961) была написана хорошая книга, изданная, к сожалению, в очень сокращенном

виде. За истекший период вредители шишек ели изучались в Ленинградской области. В результате сделаны существенные дополнения к биологии ряда видов, обнаружены вредители, не фигурирующие у Яковлева, испытаны системные ядохимикаты для защиты урожая (Стадницкий, 1967; Стадницкий и Наумов, 1967).

ВРЕДИТЕЛИ ПИТОМНИКОВ И МОЛОДЫХ КУЛЬТУР

После серии блестящих работ В. М. Березиной казалось, что проблема восточного майского хруща разрешена, и в дальнейших исследованиях нет необходимости. Однако возникновение крупных очагов и гибель сосновых культур в Марийской АССР, Курганской и Тюменской областях, появление хруща во многих местах Архангельской области и других районах европейского Севера вновь вернули ученых к этой проблеме.

Оказалось, что в упомянутых районах хрущ имеет ряд своих экологических особенностей. Кроме того, совершенствовались методы обследований и борьбы (Троицкий, 1964; Рожков, 1966).

В сосновых культурах на песках большой вред наносили побеговьюны. Исследованию вреда, наносимого ими, биологии и мерам борьбы посвящен ряд работ, дополняющих и уточняющих прежние исследования (Бедный, 1965 и др.; Тарасенко, 1966 и др.). В частности, подтверждена массовая гибель зимующего побеговьюна (*Evetria buoliana* Sciff.) под влиянием низких температур и различная устойчивость к нему сосен разных видов. Доказано, что у побеговьюна смолёвщика (*Evetria resinella* L.) на Украине одногодичная генерация и т. д.

Работы по изучению большого соснового слоника (*Hylobius abietis* L.) систематизированы в книге Н. З. Харитоновой (1965). Кроме того, весьма интересные исследования выполнены Ю. А. Малоземовым (1963, 1965, 1967). Им проанализирована популяционная структура слоника в лесах Казахского мелкосопочника, особенности динамики численности, миграции и другие вопросы экологии. Результаты исследований позволили предложить новый метод учета и прогноза численности вредителя.

В условиях Латвийской ССР биология долгоносиков рода *Hylobius* изучалась Г. Э. Озолсом (1967). Он подвел итоги многолетних исследований по *Hylobius abietis* L. и привел краткие сведения о двух других видах, распространенных в республике: *Hylobius pinastri* Gyll. и *Hylobius piceus* Deg.

В другой работе Г. Э. Озолс (1964) дал анализ распространения вредителей сосновых молодняков по типам леса.

Среди 49 видов вредителей молодняков сосны преобладают слоники (9 видов), побеговьюны (9 видов) и пилильщики (10 видов). Их численность достигает максимума в сосняке беломошнико-вересковом.

В Европейской части СССР изучались биология и экология точечной смолевки *Pissodes noatus* F. (Власова-Букзееva, 1965, 1966; Лаврова, 1967), синего соснового долгоносика *Magdalis frontalis* (Власова-Букзееva, 1965).

Ряд лет в Карелии под руководством В. Я. Шиперовича велись исследования роли вредных насекомых на концентрированных вырубках. При этом было выяснено отрицательное значение короедов рода *Hylastes* и большого соснового слоника. Продолжением этих работ явилось изучение динамики энтомологического населения вырубок (Титова, 1966). Очень интересная работа выполнена А. Л. Бородиным (1967) по выяснению закономерностей формирования энтомокомплексов в различных типах вырубок Вологодской области. Им выделены 4 последовательно сменяющие друг друга этапа формирования группировок дендрофильных насекомых, связанных в своем развитии с елью. Прослежено изменение численности вредных видов в зависимости от возраста вырубки и сезона рубки, показаны особенности повреждения самосева, мелкого и крупного подроста ели, роль в нем разных видов вредителей.

В Грузии сосновые молодняки сильно повреждаются стволовой огневкой (*Dioryctria splendidella*), которая обстоятельно исследована К. Г. Сааджишвили (1966).

Многие работы по изучению вредителей древесных пород в молодом возрасте касаются преимущественно декоративных посадок и в настоящий обзор не вошли.

Изучались вредители питомников и лесных культур на Дальнем Востоке (Коновалова, 1964).

ЭНТОМОФАГИ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

Интенсивное изучение энтомофагов вредителей леса в СССР началось сравнительно недавно, хотя первые работы были выполнены еще до Октябрьской революции. В настоящее время довольно хорошо изучен видовой состав энтомофагов главнейших вредителей леса, однако биология, фенология и хозяино-паразитные отношения известны очень мало. Не изучены географическая изменчивость комплексов энтомофагов на фоне ареалов их хозяев, динамика численности, возможность интродукции, эффективность использования.

За истекшие 5 лет появилось сравнительно немного работ, заслуживающих внимания. Преимущественно они касаются роли отдельных энтомофагов в динамике численности их хозяев или содержат список видов с некоторыми

биологическими данными. Впервые сравнительно полно изучены комплекс энтомофагов лиственничной пяденицы (*Septiorthisa pumila* Kugn.) и ее биология в период массового размножения в Новосибирской области. Оказалось, что наибольшее значение имеет ихневмонид *Mesochorus suecicus* D. T. (Литвинчук, 1965, 1966). Выяснен видовой состав перепончатокрылых паразитов пядениц-шелкопрядов, среди которых только ихневмонид *Ophion impressus* Thunb. может регулировать их численность (Голосова, 1966). Методом составления таблиц выживаемости выяснена роль паразита *Dusona peregrina* Woll., который может полностью подавлять локальные очаги сосновой пяденицы. Приводятся данные по биологии ряда других паразитов сосновой пяденицы, дополняющие исследования М. С. Малышевой (1963) в Савальском лесничестве (Мартынова, 1966). Энтомофаги описаны также и в ряде работ, рассмотренных в разделе о хвое- и листогрызущих насекомых (античная волнянка, сибирский шелкопряд, непарный шелкопряд, рыжий сосновый пилильщик и др.).

Обстоятельная работа по энтомофагам стволовых вредителей сосновых насаждений в Западной Сибири выполнена Д. А. Тарасовой (1967). Приходится сожалеть, что она осталась в значительной степени неопубликованной (автореферат диссертации). Энтомофаги короедов в хвойных лесах Карпат продолжали изучаться А. А. Гирицом (1964, 1965 и др.) Опубликованы работы по энтомофагам короедов сосновых лесов БССР (Машнина, 1963) и лиственничных лесов Прибайкалья (Плещанов, 1966).

Итоги многолетних исследований паразитов лесных вредителей в БССР (преимущественно соснового шелкопряда и пилильщиков) опубликованы Б. В. Рывкиным (1963) в книге «Энтомофаги и защита леса».

На протяжении последних пяти лет ведутся интенсивные работы по изучению муравьев рода *Formica* и их использованию для защиты леса от вредных насекомых. Эти работы характеризуются их общей направленностью, согласованной методикой и строгой координацией, которые были достигнуты в результате деятельности Комитета по использованию муравьев в лесном хозяйстве, созданного при Институте морфологии животных АН СССР.

Итоги изучения муравьев формика опубликованы в трудах трех симпозиумов и книге Г. М. Длусского (1967) «Муравьи рода формика».

Появились первые работы, посвященные влиянию химических обработок леса на полезную фауну (Коломиец, 1964; Кононова, 1967) и сочетанию химической борьбы с сохранением энтомофагов (Знаменский, 1963; Тропин, 1964; Воронцов, 1966).

БОЛЕЗНИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

Изучение болезней лесных насекомых и использование биопрепараторов для борьбы с вредителями с каждым годом получает все больший размах. Многие энтомологи это направление считают в нашей стране наиболее перспективным. Вопросы использования микроорганизмов и вирусов в борьбе с лесными вредителями широко обсуждались на совещаниях в Новосибирске (1964) и Самарканде (1966). За истекшее пятилетие выпущены 3 сборника работ: «Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми» (1963), «Микроорганизмы в борьбе с вредителями лесного хозяйства» (1966), «Кристаллоносные микроорганизмы и перспективы их использования в лесном хозяйстве» (1967). Некоторые итоги развития микробиологического метода опубликованы А. Б. Гукасяном (1967) в книге «Достижения лесной науки за 50 лет» (Красноярск).

Основное внимание исследователей сосредоточено на испытании бактериальных препаратов против вредителей леса. Изучаются технология их изготовления, особенности и техника применения, влияние на организм насекомых, роль внешних условий при заражении и в процессе патогенеза, анатомо-гистологические изменения организма насекомых под влиянием микроорганизмов и т. д. Очень мало внимания уделено изучению естественных эпизоотий в очагах вредителей леса и поведению микроорганизмов на разных уровнях численности хозяев.

Основные теоретические положения микробиологического метода борьбы сформулированы В. И. Полтевым (1963), а перспективы и задачи исследований в этой области А. А. Евлаховой, О. И. Швецовой (1966).

В истекший период, как и раньше, основное внимание было сосредоточено на использовании дендробациллина и нового препарата инсектина против сибирского шелкопряда. Полученные результаты вызвали острую дискуссию (Комягин, Полтев, Лобанов (1965) и другие работы в упомянутых сборниках и докладах совещаний).

Проанализировав материалы дискуссии, можно сделать вывод, что дендробациллин и инсектин не обеспечивают вторичного инфицирования и, подобно энтомобактерину, мало отличаются по своему действию от инсектицидов (Ворончихина, Полтев, 1964). Однако с этим положением не согласны сотрудники лаборатории Е. В. Талалаева (Иркутск). В своих работах они доказывают, что инфицирование хвои в межлетний год сибирского шелкопряда приводит к созданию микроочагов инфекции, в которых здоровые особи заражаются при вторичном инфицировании (Тюменцев, 1965; Кулагин, 1966 и др.).

Методом аналитической селекции из дуболистного коконопряды была выделена кристаллоносная культура *Vaccinium insectus* (Гукасян, 1963) и на основании ее разработан упомянутый выше препарат инсектин. В настоящее время проходят его государственные испытания.

Инсектин может быть использован в борьбе с различными хвое- и листогрызущими насекомыми. Хорошие результаты получены при инфицировании очагов черно-желтой ванессы (Кондаков, Гукасян, Годз, 1966).

Недостаточно внимания до сих пор уделяется изучению и использованию вирусных болезней. Между тем, как показывает опыт Канады и других стран, это направление весьма перспективно. В последние годы опубликован ряд работ по изучению ядерного полиэдроза у пядениц (Симонова, 1965, 1967; Голосова, 1967; Чхубинишвили, 1965) непарного шелкопряда и златогузки (Симонова, 1967), рыжего соснового пилильщика (Гулан, 1966), боярышницы (Лукьянчиков, 1965).

Опыты по использованию вирусов ядерного полиэдроза успешно осуществлены Е. В. Орловской (1963 и др.) в борьбе с непарным шелкопрядом, а М. Ф. Морозовой (1966) в борьбе с боярышниковой листоверткой. Вирус гранулеза применялся против сибирского шелкопряда (Лукьянчиков, 1963). Однако трудности изготовления вирусных препаратов пока не позволяют использовать их в широких производственных масштабах.

Грибные болезни насекомых изучались давно. В результате был получен препарат беверин, который успешно применяется против ряда листогрызущих насекомых в смеси с сублетальными дозами инсектицидов. Преимущества этого метода и его эффективность широко рекламируются в многочисленных работах украинской школы (Теленга, 1964; Приставко, 1966 и др.).

Попытки применить беверин против восточного майского хруща не дали практического результата, однако при изучении микрофлоры майского хруща в различных лесорастительных условиях Марийской АССР получены интересные результаты (Охотников, 1967).

Интенсивно изучались гельминты насекомых. Под руководством П. А. Положенцева было описано много новых видов и изучена биология ряда наиболее распространенных паразитов короедов, других стволовых вредителей (Лазаревская, 1966; Сланкис, 1967). Общий обзор состояния вопроса и характеристика наиболее распространенных видов даны П. А. Положенцевым (1965а), а методика изучения и сбора описана в специальной работе (Положенцев и Артюховский, 1963).

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Вопросы динамики численности вредных лесных насекомых неоднократно обсуждались за истекший период времени.

К сожалению, многие энтомологи, анализируя в основном литературные материалы, пытаются найти конкретный ответ на вопрос, поставленный в слишком общей форме. При этом для построения единой теории причин массовых размножений лесных насекомых нередко вытаскиваются старые, опрокинутые временем взгляды и в них вдыхается воздух «современных идей». В качестве примера такой эклектики укажем на работы П. М. Рафеса (1964, 1966).

Используя стариные идеи Уварова, автор выдвинул положение о «диморфизме массовых лесных вредителей», который состоит в том, что «они (вредители) характеризуются двумя фазами». Соединив эту идею с теорией А. И. Ильинского, автор пришел к заключению, что массовые размножения начинаются при улучшении кормовых условий (как следствие благоприятной погоды), а следовательно, при повышении упитанности и плодовитости особей. Вышедшая таким образом из-под контроля комплекса регулирующих факторов популяция фитофага переходит в стадную фазу, которая сохраняется до подавления массового размножения ограничивающими факторами. Собственных исследований и экспериментов П. М. Рафес не производил.

Основываясь на нескольких собственных экспериментах, А. С. Коников (1967) считает, что «популяции некоторых лесных насекомых существуют в двух фазах — распыленной и уплотненной». Исходя из этого, он строит теорию «эффекта группы», который является решающим в динамике численности сибирского шелкопряда.

Конкретные исследования динамики численности лесных вредителей проводились преимущественно с группой хвое- и листогрызущих насекомых. Долгое время, следуя теории А. И. Ильинского (1952, 1965), считали, что начало вспышек массового размножения этой группы насекомых определяет засушливая и теплая погода, устанавливающаяся при питании гусениц. Такая погода вызывает качественные изменения биохимического состава хвои и листьев, повышая их питательность, и непосредственно воздействует на гусениц, стимулируя их рост и вызывая коррелятивно увеличение плодовитости будущего поколения.

Утверждая влияние засухи на изменение биохимического состава хвои и листьев, А. И. Ильинский не располагал экспериментальным материалом. Поэтому нет никакого основания считать, что только засуха в период вегетации растений может однозначно сдвигать химизм их листьев в сто-

рону, благоприятную для всех хвое- и листогрызущих насекомых.

Точно так же малоубедительно и не подтверждено экспериментами положение о том, что засушливая погода стимулирует рост гусениц и плодовитость потомства. В настоящее время в ряде работ экспериментально доказано, что рост и развитие многих хвоегрызущих насекомых наилучшим образом протекают при более умеренных температурах и на ранних стадиях развития требуют значительной влажности. При этих же условиях достигается максимальная плодовитость самок (H. Oldiges, 1959). Наконец, сопоставляя вспышки массового размножения большинства видов хвое- и листогрызущих насекомых, легко убедиться, что они возникали, развивались и затухали в разные годы (Воронцов, 1963, 1965; Ханисламов, 1963).

Однако в целом работы А. И. Ильинского значительно способствовали появлению исследований в области динамики численности популяций вредителей леса. Они послужили толчком для развития трофической теории. Эта теория объясняет колебания численности хвое- и листогрызущих насекомых изменением качества их пищи в связи с физиологическим состоянием растений, обусловленным погодными, почвенными или антропогенными факторами (Руднев, 1962). При этом очень большое значение придается содержанию защитных веществ в тканях растений (терпены, эфирные масла, ротенон и др.), тургору клеток и покровам (плотность кутикулы листа). Авторы трофической теории исходят из того, что очаги вредных насекомых возникают в первую очередь в насаждениях, где деревья физиологически ослаблены и имеют измененный биохимический состав тканей и соков. •

Исследования В. И. Гримальского (1964) показали, что выживание гусениц соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.) и сосновой совки (*Panolis flammea* Schiff.) было в несколько раз выше при питании хвоей сосны в ослабленных насаждениях, чем в здоровых. Далее в ряде экспериментов было доказано, что большая смертность гусениц указанных вредителей в здоровых насаждениях объясняется повышенным содержанием в хвое эфирных масел, оказывающих токсическое действие. Однако, продолжая свои исследования, В. И. Гримальский (1966) нашел ряд фактов, противоречащих прежним выводам о токсическом влиянии эфирных масел на популяции хвоегрызущих насекомых. В настоящее время им выдвинуто положение о том, что главное значение в устойчивости хвойных насаждений против хвоегрызущих вредителей имеет не содержание эфирных масел в хвое, а интенсивность их выделения при повреждении хвоинок личинками. Этой же точки зрения придержи-

вается Л. Т. Крущев (1966), объясняя разную зараженность сосновых культур побеговыми (*Rhyacinia buoliana Schiff.* и другие виды) как следствие разной интенсивности смоловыделения из молодых побегов и почек в различных условиях местопроизрастания.

Пища является, бесспорно, самым мощным фактором, определяющим всю жизнь вида. Однако численность популяции есть баланс рождаемости и смертности, которые зависят от многих факторов. К тому же в популяциях непрерывно идет отбор особей, которые приспособливаются к жизни на растениях с нормальным продуцированием различных химических веществ. Поэтому нельзя всю сложность взаимоотношений насекомых с кормовыми породами исчерпать влиянием защитных химических веществ, как это делается некоторыми исследователями.

Рост численности популяции связан также с изменениями водного баланса деревьев и производительностью почв. С ухудшением этого баланса возрастает содержание в листьях (хвое) деревьев углеводов, хорошо усваиваемых насекомыми.

Известно, однако, что листогрызущие насекомые почти совсем не в состоянии переваривать ассимилированный крахмал и целлюлозу, т. е. большую часть углеводов. Питательная ценность корма в отношении содержания углеводов определяется поэтому не общим количеством их, а количеством сахаров. Можно предположить, что доля сахаров в листьях (хвое) является критическим моментом в питании хвое- и листогрызущих насекомых. Наряду с этим замечено, что вредители не всегда предпочитают старую хвою, богатую сахарами, а сахара не всегда благоприятны для питания насекомых.

В литературе имеются также данные, указывающие на существенное значение в выживаемости гусениц младших возрастов валового содержания протеина в листьях, которыми они питаются. Чрезмерное ослабление деревьев, подвергшихся дефолиации, ведет к резкому снижению содержания протеина и делает их непригодными для питания (Ханисламов, Амирханова, 1967).

Выше уже отмечалась тесная связь между фенологическими ритмами и динамикой численности вредителей (монашенка, кольчатый шелкопряд, зеленая дубовая листовертка и др.). Попадание вредителя в определенной фазе на излюбленный корм и длительность питания определяют его выживаемость, а следовательно, и рост численности.

К сожалению, в этих работах отсутствуют сопряженные физиологические исследования растений и вредителей в комплексе с их пищевыми взаимоотношениями. Так, М. Г.

Ханисламов (1965) в своих последних работах уже критикует выводы приверженцев трофического направления, в том числе и свои собственные. Он указывает, что изменения плотности популяций хвое- и листогрызущих вредителей в зависимости от состояния их кормовых растений варьируют в пределах 5—20%. Этого совершенно недостаточно, чтобы развитие массовых размножений вредителей объяснить только состоянием деревьев. В то же время колебания смертности хвое- и листогрызущих насекомых от энтомофагов и болезней имеют большую амплитуду, чем от состояния деревьев. Наконец, бесспорно, что состояние здоровых деревьев менее изменчиво, чем плотность популяции вредителей.

Приведенные выше рассуждения показывают всю сложность связей хвое- и листогрызущих насекомых с их кормовыми породами и необходимость дальнейших работ в этом направлении.

Большинство исследователей в области динамики численности хвое- и листогрызущих насекомых, в том числе и автор этой статьи, сосредоточили внимание на выяснении условий, при которых возникают и развиваются очаги вредителей. Причины же самих колебаний численности, их регулирующие механизмы остаются малоизученными. Это в значительной мере объясняется экспедиционным характером большинства исследований и недостаточно тщательным изучением факторов смертности на протяжении развития одной генерации и в течение ряда поколений на разных уровнях численности (Воронцов, 1965, 1967).

ОЦЕНКА ПОТЕРЬ ОТ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

Методика оценки потерь прироста от вредных насекомых в лесном хозяйстве до последнего времени оставалась неразработанной. Только в самые последние годы появились работы, рассматривающие влияние листогрызущих насекомых на биогеоценоз (экосистему). Оказалось, что влияния эти весьма многогранны. В поврежденных насаждениях происходит потеря прироста древесины, изменяются микроклимат, состав и количество органического вещества в почве, травяной покров, ярус кустарников (Воронцов, Иерусалимов, Мозолевская, 1967; Фуряев, 1966).

Для насаждений разного возраста и состава установлена их устойчивость при различных степенях и длительности повреждений разными видами хвое- и листогрызущих насекомых. Определены общие и по годам проценты потери прироста древесины (Воронцов, 1967; Ляпченков, 1966; Мозолевская, Тудор, 1967; Моисеенко, Кожевников, 1963, 1966; Сметанин, 1967; Стадницкий, 1967а) и разработана методи-

ка экономической оценки потерь (Воронцов, Голосова, Мозолевская, 1966).

Результаты этих работ позволяют научно решать вопрос о целесообразности химической борьбы с хвое- и листогрызущими насекомыми.

НОВЫЕ МЕРЫ БОРЬБЫ

В начале статьи уже указывалось, что за истекший период разработан ряд новых методов борьбы.

В борьбе с подкорным сосновым клопом разработан способ обработки насаждений с самолета внутрирастительными инсектицидами группы рогора. На гектар расходуется 100 л 4—5-процентной рабочей эмульсии рогора. Способ этот в 1,8—2,5 раза дешевле по сравнению с существующими в настоящее время мерами борьбы, дающими такую же эффективность.

Работа хорошо обоснована, проверена в производственных условиях, содержит весьма интересные данные об особенностях поведения системных инсектицидов в тканях сосны (Андреева, 1964, 1965, 1966).

Хороший обзор, посвященный применению системных ядов для борьбы с вредителями леса, сделан В. И. Горячевой (1963). Системные препараты испытывались в борьбе с еловой лубоедной листоверткой *Laspeyresia pectolana* Hill. (Балобешко, 1967), большим тополевым усачом (Павлинов, 1965) и рядом других вредителей леса и декоративных древесных растений.

В течение многих лет на Украине под руководством Д. Ф. Руднева велись работы по испытанию и практическому внедрению ряда инсектицидов, из которых особенно большим успехом пользуется хлорофос (Руднев, 1965).

Авиахимическое опрыскивание против комплекса вредителей листвы дуба было проведено заводским масляным раствором ДДТ с гамма-изомером ГХЦГ. При норме расхода 3,2 л/га была достигнута эффективность 98,8% (Тропин, Знаменский, Зубов, 1964).

Выше уже говорилось об успешности применения биопрепаратов, в частности, энтомобактерина-З с сублетальными дозами ДДТ против дубовой зеленой листовертки и других листогрызущих насекомых (Плохих, 1966).

Оригинальный метод борьбы был применен М. Г. Ханисламовым (1965а) против непарного шелкопряда. Таяние снега в дубравах, заселенных шелкопрядом, ускорялось распыливанием с самолета пыли башкирских бурых углей

(300 кг/га). В результате гусеницы выходили из кладок яиц намного раньше, чем распускалась листва дуба, и гибли от голода.

По-прежнему следует считать наиболее перспективными лесохозяйственные мероприятия, направленные на повышение устойчивости насаждений к вредителям. Эта мысль настойчиво подчеркивается Д. Ф. Рудневым (1967) и А. И. Воронцовым (1963, 1966). К сожалению, в лесхозах уделяется мало внимания простейшим лесохозяйственным мероприятиям, способным значительно повысить устойчивость насаждений к повреждению вредителями.

Изучение устойчивости насаждений к вредителям осуществляется в разных направлениях. Так, в ряде работ Д. Ф. Руднев (1967 и др.) и В. П. Смелянец (1967 и др.) показали, что крымская сосна в лесных культурах на песках юга Украины значительно устойчивее к вредным насекомым, чем обыкновенная. В устойчивости этих сосен решающее значение имеет токсичность, репеллентность и аттрактантность самой живицы для насекомых. В одних и тех же условиях качество живицы сосны крымской отлично от та-ковой у сосны обыкновенной. Терпены сосны крымской более токсичны, чем сосны обыкновенной. Живица крымской сосны является для насекомых инсектицидом и репеллентом. Живица сосны обыкновенной чаще всего — аттрактантом.

Использование удобрений заметно повышает устойчивость древесных растений к насекомым. Однако применение их экономически еще мало возможно в лесном хозяйстве. Поэтому большого внимания заслуживает опыт создания в БССР сосново-люпиновых культур на бедных песчаных почвах (Жилкин, 1965 и др.). Введение люпина повышает производительность сосновых культур и отрицательно действует на численность ряда вредителей леса. Исследования С. С. Ижевского (1966 и др.) показали, что разница между смертностью гусениц соснового шелкопряда на контроле и на площади с люпином оказалась в сосняке вересковом равной 22,7%. Введение люпина явно угнетающее действует на гусениц. При этом снижается вес потребляемой хвои, количество экскрементов и вес самих гусениц. Анализ хвои показал, что ее биохимический состав изменяется в сторону снижения содержания растворимых сахаров.

Выше указывалось, что начато испытание аттрактантов (Исаев, 1967) и разработка интегрированного метода борьбы.

Для внедрения в практику лесного хозяйства может быть использован также ряд рекомендаций, имеющихся в работах по отдельным группам вредителей и цитированных выше.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итоги 5-летних работ в области лесной энтомологии могут быть широко использованы в практике лесозащиты. Они дают возможность значительно улучшить технику надзора и прогнозирование численности ряда опаснейших вредителей леса, а также конкретизировать сроки истребительных мер борьбы с ними и в ряде случаев успешно сочетать химический метод борьбы с сохранением главнейших энтомофагов.

Работы последнего 5-летия дали теоретическую основу для введения в практику лесного хозяйства ряда мероприятий, повышающих устойчивость насаждений к вредителям. Они послужили также в значительной мере основой для разработки новых санитарных правил в лесах СССР, рекомендаций по борьбе, упомянутых в настоящей статье.

Работы за последние 5 лет позволяют принимать экономически обоснованные решения о проведении мер борьбы с хвое- и листогрызущими вредителями и учитывать в денежном выражении приносимый ими ущерб. Многие из проделанных работ являются заделом, на основании которого будут успешно решены проблемы будущей защиты лесов: использование аттрактантов, бактериальных препаратов, вирусов и интегрированного метода борьбы в целом.

Совершенно недопустимо, что площади очагов вредителей леса из года в год увеличиваются. Это говорит о том, что достижения науки все еще очень слабо и часто недостаточно грамотно внедряются в производство, а существующие методы не всегда могут сдерживать размножение вредителей.

Задачи лесозащиты на ближайшее будущее были сформулированы нами в статье, помещенной в журнале «Лесное хозяйство» (№ 5, 1966). Их успешное выполнение требует развития углубленных теоретических исследований и координации работ, сосредоточения усилий многих научных коллективов на центральных, наиболее ответственных и сложных направлениях лесозащиты.

Л и т е р а т у р а

- Авраменко И. Д., 1963. Прогноз появления обыкновенного соснового пилильщика. Журн. «Лесное хозяйство», № 2.
- Андреева Г. И., 1964. Испытание системных ядов против подкорного соснового клопа. Журн. «Лесное хозяйство», № 9.
- Андреева Г. И., 1965. Борьба с подкорным клопом. Журн. «Задача растений от вредителей и болезней», № 7.
- Андреева Г. И., 1966. Системные инсектициды против подкорного соснового клопа. Журн. «Лесное хозяйство», № 12.
- Балобешко В. С., 1967. Применение системных препаратов против слововой лубоедной листовертки. Журн. «Химия в сельском хозяйстве», № 4.

- Бедный В. Д.**, 1965. Побеговьоны в Придонецких борах и меры борьбы с ними. Автореферат диссертации, Киев.
- Бенкевич В. И.**, 1966. Вспышки массового размножения непарного шелкопряда *Osmeria dispar* L. в Европейской части СССР в связи с колебаниями солнечной активности, циркуляционными преобразованиями атмосферы, климатом и погодой. В кн. «Экология и систематика животных», вып. 4, Орехово-Зуевский пед. ин-т, М.
- Бородин А. Л.**, 1967. Этапы формирования энтомокомплексов или на концентрированных вырубках. «Лесной журнал», № 4, Архангельск.
- Бялая И. В.**, 1966. Вредители ствola и др. главы. В кн. «Вредители лиственницы сибирской». Изд. «Наука», М.
- Вержуцкий Б. Н.**, 1966. Пилильщики Прибайкалья. Изд. «Наука», М.
- Власова О. Н. (Букзеева)**, 1965. Уточнение генераций точечной смолевки. «Энтомологическое обозрение», т. XLIV, вып. 1.
- Власова О. Н. (Букзеева)**, 1965. О биологии синего соснового долгоносика. «Зоологический журнал», т. XLIV, вып. 1.
- Власова О. Н. (Букзеева)**, 1966. Физиологическое состояние жуков точечной смолевки (*Pissodes notatus* F.) в различные периоды их жизни. «Энтомологическое обозрение», т. XLV, вып. 4.
- Воронцов А. И.**, 1958. Биология непарного шелкопряда и меры борьбы с ним. «Вестник с.-х. науки», № 4, М.
- Воронцов А. И.**, 1963. Биологические основы защиты леса. Изд. «Высшая школа», М.
- Воронцов А. И.**, 1963а. Итоги и перспективы развития лесозащиты в СССР. В кн. «Вопросы лесозащиты», т. 1, М.
- Воронцов А. И.**, 1963б. Итоги и перспективы развития лесной энтомологии в СССР. В кн. «Пятое совещание Всесоюзного энтомол. о-ва». Изд. АН СССР, М.-Л.
- Воронцов А. И.**, 1965. Некоторые аспекты теории динамики численности лесных насекомых. В кн. «Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока», Красноярск.
- Воронцов А. И.**, 1966. Очередные задачи защиты леса от вредных насекомых и болезней. Журн. «Лесное хозяйство», № 5.
- Воронцов А. И.**, 1967. Математические методы в защите леса от вредителей и болезней. Журн. «Лесное хозяйство», № 12.
- Воронцов А. И.**, 1967а. Критерии для назначения химической борьбы в лиственных насаждениях. Сборник работ вып. 15 «Вопросы защиты леса», МЛТИ, М.
- Воронцов А. И., Голосова М. А., Мозолевская Е. Г.**, 1966. Критерии для обоснования химических мер борьбы с листогрызущими насекомыми. Изд. ЦНИИЛЕСПРОМ, М.
- Воронцов А. И., Иерусалимов Е. Н., Мозолевская Е. Г.**, 1967. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе. «Журнал общей биологии», т. XXVIII, № 2.
- Воронцов А. И., Петренко Е. С., Исаев А. С.**, 1967. Достижения и задачи лесной энтомологии. В кн. «Достижения лесной науки за 50 лет», Красноярск.
- Ворончихина Т. М., Полтев В. И.**, 1964. Изучение возможности воспроизведения бактериальной эпизоотии среди гусениц сибирского шелкопряда. В кн. «Исследования по биометрии борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства», Новосибирск.
- Галкин Г. И.**, 1963а. Сибирский шелкопряд в лесах Красноярского края. Труды Восточно-Сибирского научно-исследовательского и проектного института лесной и деревообрабатывающей промышленности вып. 7, Гослесбумиздат, М.
- Галкин Г. И.**, 1963б. Временные правила по надзору за сибирским шелкопрядом и прогнозам его массового размножения в лесах Красноярского края, Красноярск.
- Галкин Г. И., Гребенщикова Б. П.**, 1964. Первичные вредители сосновых культур в Красноярском крае. Труды Восточно-Сибирского науч-

но-исслед. и проект. ин-та лесной и деревообрабатывающей промыш., вып. II, Красноярск.

Галкин Г. И., Козлов В. И., 1965. Зеленый лиственичный пилильщик (*Lygaeonematus wesmaeli* Tisch.) в лесных культурах Сибири и меры борьбы с ним. Труды Сибирского научно-исследов. ин-та лесной промыш., вып. 13. Изд. «Лесная промышленность», М.

Галяпин Ю. А., 1966. Пилильщики, -вредители березы на севере Казахстана и меры борьбы с ними. Автореферат диссертации, Алма-Ата.

Гириц А. А., 1964. Роль врагов в регуляции количества короедов в еловых лесах советских Карпат. В кн. «Экология насекомых и других наземных беспозвоночных советских Карпат», Ужгород.

Голосова М. А., 1963. Экология касемчатой и светлосерой пяденицы. В кн. «Вопросы лесозащиты», т. II, М.

Голосова М. А., 1964. Биология серой волосистой пяденицы. Сборник работ, вып. 11 «Вопросы защиты леса», МЛТИ, М.

Голосова М. А., 1964а. Переопичатокрылые — паразиты пядениц-шелькопрядов. В кн. «Исследования по биометоду борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства», Новосибирск.

Голосова М. А., 1967. Пищевая специализация пядениц-шелькопрядов. Сборник работ, вып. 15, «Вопросы защиты леса», МЛТИ, М.

Горшков Н. В., 1963. Влияние белозубчатой волнянки на размножение сибирского шелькопряда. Журн. «Лесное хозяйство», № 8.

Горячева В. И., 1963. Современное состояние и перспективы применения системных инсектицидов против вредителей леса. Сборник «Защита леса от вредителей», ВНИИЛМ, Пушкино.

Гречкин В. П., Воронцов А. И., 1962. Вредители и болезни тополей и меры борьбы с ними. Гослесбумиздат, М.

Гримальский В. И., 1964. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. Изд. «Лесная промышленность», М.

Гримальский В. И., 1966. Роль смоловыделения в устойчивости сосновых против вредителей. «Зоологический журнал», т. XLV, вып. 4.

Гулий В. В., 1966. Вирусное заболевание ложногусениц соснового ряженого пилильщика в кедровых лесах Среднего Приобья, «Известия» Сиб. отд. АН СССР, т. 8, вып. 2.

Гукасян А. Б., 1967. Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми. В кн. «Достижения лесной науки за 50 лет», Красноярск.

Гукасян А. Б., 1967а. Таксономическое положение кристаллоносной бациллы *Bacillus insectus* Guk. В кн. «Кристаллоносные микроорганизмы и перспективы их использования в лесном хозяйстве». Изд. «Наука», М.

Гурьянова Т. М., 1967. Стволовые вредители пихты кавказской и их энтомофаги. Автореферат диссертации, М.

Дегтярева В. И., 1964. Главнейшие вредные чешуекрылые древесно-кустарниковой растительности центральной части Гиссарского хребта и Гиссарской долины. Изд. АН Таджикской ССР, Душанбе.

Длусский Г. М., 1967. Муравьи рода формика. Изд. «Наука», М.

Добровольский Б. В., Пономаренко А. В., 1965. Химическая борьба с вредными насекомыми в почве. Изд. МГУ, М.

Евлакова А. А., Швецова О. И., 1966. О развитии исследований по микробиологическому методу борьбы с вредными насекомыми в Советском Союзе. В кн. «Биологические методы борьбы с вредителями сельского, лесного хозяйства и карантинными сорняками». Изд. «Фан», Ташкент.

Ерохина В. И., 1964. К биологии розанных побеговых пилильщиков в Московской области. Сборник работ, вып. 11, «Вопросы защиты леса», МЛТИ, М.

Жилкин Б. Д., 1966. Повышение продуктивности лесов культурой люпина. В кн. «Пути повышения продуктивности лесов». Изд. «Вышэйшая школа», Минск.

Загорский И. М., Стадницкий Г. В., 1965. Рекомендации по применению аэрозолей и средств механизации в борьбе с вредителями леса в условиях гаежной зоны. Ленинград.

Земкова Р. И., 1963. Повреждения пищек и семян кедра сибирского в Западном Саяне. Труды ин-та леса и древесины, т. 62. Изд. АН СССР, М.

Земкова Р. И., 1965. Стволовые вредители темнохвойных лесов Западного Саяна. Красноярск.

Земкова Р. И., 1965а. Биология и хозяйственное значение стволовых вредителей кедра сибирского в Западном Саяне. В кн. «Исследования по защите лесов Сибири». Изд. «Наука», М.

Зенченко В. С., Крущев Л. Т., Победов В. С., Федоров Н. И., 1968. Химические средства борьбы с вредителями и болезнями лесных насаждений. Изд. «Урожай», Минск.

Знаменский В. С., 1963. Совместное размножение листоверток и огневок в дубравах Саратовской области. Сб. «Защита леса от вредителей», ВНИИЛМ, Пушкино.

Ивлиев Л. А., 1966. Сибирский шелкопряд в лесах Дальнего Востока. Автореферат диссертации, Владивосток.

Ивлиев Л. А., Синчилина Е. М., 1964. Хвойная волнишка (*Dasychira albodentata* Bremer) в лесах Приамурья и ее роль в очагах сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschv.). В кн. «Экология насекомых Приморья и Приамурья». Изд. «Наука», М.

Ижевский С. С., 1966. Влияние люпина на устойчивость культур сосны к поражению сосновым шелкопрядом. Журн. «Лесное хозяйство», № 12.

Ильинский А. И., 1952. Надзор за хвоей- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений. Гослесбумиздат, М.

Ильинский А. И., 1958. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними. Сборник работ по лесному хозяйству, ВНИИЛМ, вып. 36, Гослесбумиздат, М.

Ильинский А. И., 1965. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвои- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. Изд. «Лесная промышленность», М.

Исаев А. С., 1966. Стволовые вредители лиственницы даурской. Изд. «Наука», М.

Исаев А. С., 1967. Роль аттрактантов в поведении стволовых вредителей. Журн. «Лесное хозяйство», № 7.

Исаев А. С., Гирс Г. И., 1965. Физиологические показатели устойчивости лиственницы к нападению стволовых вредителей. В кн. «Материалы научн. конф. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока». Охрана и защита леса. Красноярск.

Коломиец Н. Г., 1964. Влияние авиационно-химической борьбы с шелкопрядом-монашенкой на фауну насекомых соснового бора. В кн. «Исследования по биометоду борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства», Новосибирск.

Коломиец Н. Г., Майер Э. И., 1965. Особенности развития соснового рыхего пилильщика в кедровниках. Журн. «Лесное хозяйство», № 8.

Комягин А. И., Полтев В. И., Лобанов А. В., 1965. Государственное испытание бактериологического метода борьбы с сибирским шелкопрядом. В кн. «Исследования по биометоду борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства», вып. 2, Новосибирск.

Кондаков Ю. П., 1963. Непарный шелкопряд в лесах Красноярского края. В кн. «Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей». Изд. АН СССР, М.

Кондаков Ю. П., 1965. Численные методы прогнозов массового размножения сибирского шелкопряда. В кн. «Материалы научной конфе-

ренции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока». Охрана и за-
щита леса. Красноярск.

Кондаков Ю. П., 1967. Долгосрочный прогноз массового размноже-
ния сибирского шелкоприода. Журн. «Лесное хозяйство», № 7.

Кондаков Ю. П., Гукасян А. Б., Годз В. С., 1965. Перспективы при-
менения бактериальных препаратов в борьбе с черно-желтой ванесской.
В кн. «Исследования по биометоду борьбы с вредителями сельского и
лесного хозяйства», Новосибирск.

Конников А. С., 1967. Приспособления хвое- и листвогрызущих насекомых
к условиям среды. Изд. «Наука», М.

Коновалова З. А., 1964. Главнейшие насекомые — вредители лесных питомников и культур. Автореферат диссертации, Владивосток.

Кононова Н. Э., 1967. Влияние химических обработок леса на по-
лезную фауну. Автореферат диссертации, Киев.

Костин И. А., 1964. Стволовые вредители хвойных лесов Казахстана.
Изд. АН Казахской ССР, Алма-Ата.

Криволушки Г. О., 1965. Скрытостволовые вредители в темнохвой-
ных лесах Западной Сибири, поврежденных сибирским шелкопрядом.
Изд. «Наука», М.—Л.

Крушев Л. Т., 1966. Повышение устойчивости культур сосны к вредителям почек и побегов. В кн. «Пути повышения продуктивности лесов». Изд. «Вышэйшая школа», Минск.

Кулагин В. С., 1966. Об экспериментальной эпизоотии септицемии,
вызываемой Bac. *dendrolimus* Talalaev в Усуглицинском (Читинской
области) очаге массового размножения сибирского шелкопряда. В кн.
«Биометоды борьбы с вредителями сельского, лесного хозяйства и каран-
тинными сорняками». Изд. «Фан», Ташкент.

Кулинич П. Н., 1965. Жуки, вредящие плодовым и орехоплодным
культуркам южного склона Гиссарского хребта. Душанбе.

Куренцов А. И., 1967. Энтомофауна горных областей Дальнего Востока
СССР. Изд. «Наука», М.

Лапан А. А., 1965. Машины для химической защиты леса. Изд. «Лес-
ная промышленность», М.

Латышев Н. К., 1966. Динамика численности шелкопряда-монашен-
ки в Башкирии и ее прогнозирование. Автореферат диссертации, Москва.

Лаврова Н. К., 1967. Материалы по экологии точечной смолевки —
Pissodes notatus F. (Coleoptera, Curculionidae) в условиях Белоруссии.
В кн. «Фауна и экология насекомых Белоруссии». Изд. «Наука и тех-
ника», Минск.

Лаврух О. В., 1966. Важнейшие насекомые — вредители тополей в
условиях западных областей Украинской ССР. Автореферат диссертации,
Киев.

Лазаревская С. Л., 1965. Нематоды жесткокрылых — вредителей сосны.
Автореферат диссертации, М.

Линдеман Г. В., 1964. Заселение стволовыми вредителями листвен-
ных пород в дубравах лесостепи в связи с их ослаблением и отмира-
нием. В кн. «Задача леса от вредных насекомых». Изд. «Наука», М.

Литвинова А. Н., 1967. Листовертки (Lepidoptera, Tortricidae) —
вредители лесов центральной части Белоруссии. В кн. «Фауна и эколо-
гия насекомых Белоруссии». Изд. «Наука и техника», Минск.

Литвинчук Л. Н., 1965. Паразиты и хищники лиственничной пяде-
ницы. В кн. «Исследования по биометоду борьбы с вредителями сель-
ского и лесного хозяйства», вып. 2, Новосибирск.

Литвинчук Л. Н., 1966. Данные о биологии лиственничной пяденицы —
семиотицы. Журн. «Лесное хозяйство», № 5.

Лозовой Д. И., 1965. Вредные насекомые парковых и лесопарковых
насаждений Грузии. Изд. «Мечникеева», Тбилиси.

Лозовой Д. И., 1966. Хозяйственно важные виды короедов хвойных
(еловых) насаждений Грузии и меры борьбы с ними. Изд. «Мечникеева»,
Тбилиси.

Лукьянчиков В. П., 1963. Опыт применения вируса гранулемы в борьбе с сибирским шелкопрядом и патология при этой болезни. В кн. «Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми». Изд. АН СССР, М.

Лукьянчиков В. П., 1965. Изучение полиэдроза боярышницы. В кн. «Исследования по биометоду борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства», вып. 2, Новосибирск.

Лурье М. А., 1963. Заселение ели стволовыми вредителями в зависимости от состояния луба и древесины. «Вопросы лесозащиты», т. I, М.

Лурье М. А., 1965. Группировки стволовых вредителей в южной подзоне тайги Европейской части СССР. «Зоологический журнал», т. XLIV, вып. 10.

Лурье М. А., 1965. О некоторых малоизученных стволовых вредителях ели обыкновенной. «Зоологический журнал», т. XLIV, вып. 11.

Лурье М. А., 1967. О фенологии и условиях поселения короедов — вредителей ели обыкновенной в южной подзоне тайги. Сборник работ, вып. 15, «Вопросы защиты леса», МЛТИ, М.

Ляпченков Л. В., 1966. Исследование влияния повреждений златогузкой и непарным шелкопрядом на прирост дуба. «Лесной журнал», № 2, Архангельск.

Малахова В. П., 1966. Шестизубчатый короед в лесах Приморского края и меры борьбы с ним. Автореферат диссертации, Владивосток.

Малоземов Ю. А., 1963. Особенности питания и вредоносность большого соснового долгоносика в лесах Казахского мелкосопочника. В кн. «Вопросы лесозащиты», т. 2, МЛТИ, М.

Малоземов Ю. А., 1965. К методике учета и прогноза численности большого соснового долгоносика (*Hylobius abietis* L.) в борах Казахского мелкосопочника. Труды Казахского научно-исследов. ин-та лесного хозяйства, т. V, вып. 2, Алма-Ата.

Малоземов Ю. А., 1967. Биология большого соснового долгоносика и меры борьбы с ним в борах Казахского мелкосопочника. Автореферат диссертации, Свердловск.

Малышева М. С., 1963. Сосновая пяденица в насаждениях Савальской дачи и возобновление ее очагов после химических обработок. Автореферат диссертации, М.

Мартынова Г. Г., 1966. Динамика численности, биология и лесохозяйственное значение сосновой пяденицы в лесах лесостепи. Автореферат диссертации, М.

Маслов А. Д., 1963. Усыхание ильмовых пород и формирование экологических группировок стволовых вредителей. В сб. ВНИИЛМ «Зашита леса от вредителей», Пушкино.

Маслов А. Д., 1963а. Фенология и число генераций у ильмовых короедов в Ростовской области. «Зоологический журнал», т. VLII, вып. 6.

Маслов А. Д., 1964. Биология усачей (*Coleoptera, Cerambycidae*) — вредителей ильмовых пород. «Зоологический журнал», т. VLIII, вып. 1.

Маслов А. Д., 1966. Биология златок (*Coleoptera, Buprestidae*) — вредителей ильмовых пород в Ростовской области. «Зоологический журнал», т. XLV, вып. 11.

Махновский И. К., 1966. Вредители горных лесов и борьба с ними. Изд. «Лесная промышленность», М.

Машнина Т. И., 1963. Стволовые вредители сосны в лесах Белорусской ССР и пути ограничения их численности. Автореферат диссертации, Киев.

Матлаш Г. И., 1965. Златки дубовых насаждений юга Ергеней и меры борьбы с ними. Калмиздат, Элиста.

Миняйло В. А., 1963. Большой осиновый усач в тополевых насаждениях Брянской и Черниговской областей. Изд. ЦНИИТЭлеспром, вып. 2, М.

Миняйло А. К., 1967. Зависимость между быстротой роста тополя

и развитием малого осинового скрипуна. Журн. «Лесное хозяйство», № 9.

Миняйло А. К., Миняйло В. А., 1965. Вредители тополей и осины. (Библиографический указатель отечественной и зарубежной литературы за 1882—1964 гг.). Изд. ЦНИИТЭИлеспром, М.

Михайлов А. И., 1967. К массовому размножению елового желтохвоста в лесах Забайкалья. В кн. «Географические аспекты горного лесоводства». Изд. Забайк. фил. геогр. об-во СССР, Чита.

Мозолевская Е. Г., Тудор И., 1967. Влияние дубовой хохлатки на состояние и прирост насаждений. Сборник работ, вып. 15, «Вопросы защиты леса», МЛТИ, М.

Морозова М. Ф., 1966. Использование суспензии ядерного полиэдроза в борьбе с боярышниковой листоверткой. В кн. «Биометоды борьбы с вредителями сельского, лесного хозяйства и карантинными сорняками». Изд. «ФАН», Ташкент.

Моисеенко Ф. П., Кожевников А. М., 1963. Потери прироста в сосняках, поврежденных пилильщиками. Журн. «Лесное хозяйство», № 9.

Моисеенко Ф. П., Кожевников А. М., 1967. Прирост сосновых насаждений на второй год после обедания хвои пилильщиками. «Лесной журнал» № 4, Архангельск.

Науменко А. Т., 1966. Опыт изучения энтомоустойчивости ели восточной в Боржомском ущелье Грузинской ССР. Автореферат диссертации, Воронеж.

Озолс Г. Э., 1964. Распространение вредителей сосновых молодняков по типам леса. В кн. «Фауна Латвийской ССР и сопредельных территорий», т. IV. Изд. АН Латв. ССР, Рига.

Озолс Г. Э., 1967. Биология долгоносиков рода *Hylobius* и их влияние на возобновление леса в Латвийской ССР. В кн. «Лес и среда». Изд. «Звайгзне», Рига.

Орлов Л. М., 1967. Стволовые вредители кедровых лесов западного Забайкалья. Автореферат диссертации, Хабаровск.

Орловская Е. В., 1963. Возможности использования вирусов в борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства. В кн. «Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми». Изд. АН СССР, М.

Охотников В. И., 1967. Роль патогенных микроорганизмов в изменении численности майского хруща в разных экологических условиях. Автореферат диссертации, Л.

Панкевич Т. П., 1966. Экология сосновых пилильщиков в условиях Белоруссии. Автореферат диссертации, Минск.

Панкевич Т. П., 1967. Экспериментальное изучение экологии рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Geoffr.). В кн. «Фауна и экология насекомых Белоруссии». Изд. «Наука и техника», Минск.

Павлинов Н. П., 1963. Большая тополевая стеклянница — вредитель культур Подмосковья. Сб. работ ВНИИЛМ, Пушкино.

Павлинов Н. П., 1965. Большой осиновый усач и меры борьбы с ним. В кн. «Защита лесных насаждений от вредителей и болезней». Изд. ЦНИИТЭИлеспром, М.

Петренко Е. С., 1963. Биологические и экологические особенности насекомых — вредителей семян лиственницы даурской в центральной Якутии. В кн. «Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей». Изд. АН СССР.

Петренко Е. С., 1965. Насекомые-вредители лесов Якутии. Изд. «Наука», М.

Петренко Е. С., Земкова Р. И., 1967. Повреждение насекомыми семян лиственницы сибирской и даурской. Журн. «Лесное хозяйство».

Плешанов А. С., 1967. Хищные насекомые лиственничных лесов Прибайкалья и перспективы их практического применения. Автореферат диссертации, Иркутск.

Плохих В. С., 1963. Большая тополевая стеклянница и устойчивость к ней различных видов тополей. В кн. «Вопросы повышения продуктивности лесного хозяйства». Изд. ВГУ, Воронеж.

Плохих В. С., 1963а. Изучение важнейших вредителей тополей в пойме Среднего Урала и меры борьбы с ними. Автореферат диссертации, Воронеж.

Плохих В. С., 1966. Энтомобактерии против лесных вредителей. Журн. «Зашита растений», № 12.

Плохих В. С., 1967. О комплексности очагов листогрызущих вредителей дубовых лесомелиоративных насаждений на юго-востоке Европейской части СССР. Бюлл. ВНИАЛМИ, вып. 1 (53), Волгоград.

Плугару С. Г., 1963. Некоторые результаты изучения энтомофауны дуба в лесах Молдавии. В кн. «Вредная энтомофауна Молдавии и меры борьбы с ней». Изд. «Картя Молдовеняскэ, Кишинев.

Погореляк И. М., 1968. Короеды (Ipidae) Украинских Карпат. Автореферат диссертации, М.

Покозий И. Т., 1966. Роль эпизоотий в динамике численности златогузки на востоке Украины. Труды Харьковского сельхоз. ин-та, т. V, Киев.

Положенцев П. А., 1965. Определение состояния дерева методом проб биопсии. Журн. «Лесное хозяйство», № 11.

Положенцев П. А., 1965а. Изучение гельминтов, паразитирующих во вредных лесных насекомых. Журн. «Лесное хозяйство», № 6.

Положенцев П. А. и Артюховский А. К., 1963. К методике изучения мермитид. В кн. «Методы исследования нематод растений почвы и насекомых». Изд. АН СССР, М.—Л.

Полтев В. И., 1963. Теоретические основы микробиологического метода борьбы с вредными насекомыми. В кн. «Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми». Изд. АН СССР, М.

Приписнова М. Г., 1965. Вредная энтомофауна Тугайской древесно-кустарниковой растительности южного Таджикистана. Душанбе.

Приставко В. П., 1966. О применении Bac. tur в комбинации с инсектицидами для борьбы с вредными насекомыми. В кн. «Биометоды борьбы с вредителями сельского, лесного хозяйства и карантинными сорняками». Изд. «ФАН», Ташкент.

Прозоров С. С., Коршунова Л. М., Земкова Р. И., 1963. Античная волниянка (*Orygia antiqua* L.) — вредитель лиственницы сибирской. В кн. «Зашита лесов Сибири от насекомых-вредителей». Изд. АН СССР, М.

Пусвашките О., 1967. Листовертки (Tortricidae) — вредители плодовых деревьев в Литовской ССР. Автореферат диссертации, Вильнюс.

Райгородская И. А., 1963. О вспышке массового размножения серой лиственничной листовертки (*Semasia diniana* Gn.) в Саянах в 1960—1961 годах. В кн. «Вредители лесов в Предбайкалье», Иркутск.

Райгородская И. А., 1966. Глава вторая в книге «Вредители лиственницы сибирской». Изд. «Наука», М.

Рафес П. М., 1964. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе. В кн. «Зашита леса от вредных насекомых». Изд. «Наука», М.

Рафес П. М., 1966. О роли и значении растительноядных насекомых в лесном биогеоценозе. В кн. «Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов». Изд. «Наука», М.

Рожков А. С., 1963. Сибирский шелкопряд. Изд. АН СССР, М.

Рожков А. С., 1965. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. Изд. «Наука», М.

Рожков А. А., 1966. Учет численности восточного майского хруща. Сб. «Лесоэксплуатация и лесное хозяйство» № 12. Изд. ЦНИИТЭИлес-пром, М.

- Руднев Д. Ф., 1962. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса. «Зоологический журнал», т. XLI, вып. 3.
- Руднев Д. Ф., 1966. Химические средства в борьбе с вредителями леса. Изд. «Лесная промышленность», М.
- Руднев Д. Ф., 1967. История, состояние и задачи лесной энтомологии на Украине. В сб. «Защита растений», вып. 6, Киев.
- Руднев Д. Ф., Кононова Н. Э., 1964. Пути повышения устойчивости сосновых насаждений к вредителям на Нижнеднепровских песках. «Зоологический журнал», т. XLIII, вып. 6.
- Руднев Д. Ф., Смелянец В. П., 1966. Устойчивость сосны крымской против вредных насекомых. Журн. «Лесное хозяйство», № 5.
- Рывкин Б. В., 1963. Энтомофаги и защита леса. Изд. сельхоз. лит. БССР, Минск.
- Рывкин Б. В., 1966. Особенности биологии сосновых пилильщиков. Журн. «Лесное хозяйство», № 12.
- Сараджишвили К. Г., 1966. Сосновая стволовая огневка (*Dioryctria splendidella*) в Грузинской ССР. Автореферат диссертации, Тбилиси.
- Семевский Ф. Н., 1964. Динамика численности непарного шелкопряда на низких уровнях плотности популяции. Автореферат диссерт., М.
- Семечкина М. Г., Семечкин И. В., 1963. Рыжий сосновый пилильщик (*Neodiprion sertifer* Geoff.) — опасный вредитель кедровников Северного Урала. В кн. «Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей». Изд. АН СССР, М.
- Симонова А. С., 1965. Полиэдренные заболевания некоторых видов пядениц. Труды ВИЗР, вып. 24. Изд. «Колос», Л.
- Симонова А. С., 1967. О возможности использования ядерно-полиэдренных вирусов в борьбе с некоторыми лесными вредителями. Сборник работ, вып. 15, «Вопросы защиты леса», МЛТИ, М.
- Синадский Ю. В., 1963. Вредители тугайных лесов Средней Азии и меры борьбы с ними. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Синадский Ю. В., 1964. Вредители и болезни пустынных лесов Средней Азии и Казахстана. Изд. «Лесная промышленность», М.
- Сметанин А. М., 1967. Потери прироста в сосновках Курганской области, поврежденных сосновой пяденицей. «Лесной журнал», № 3. Архангельск.
- Сметанин А. М., 1967. Сосновая пяденица. Журн. «Защита растений», № 3.
- Сланкис А. Я., 1967. Нематоды короедов — вредителей ели. Автореф. диссерт., М.
- Смелянец В. П., 1967. Устойчивость сосен крымской и обыкновенной к вредным насекомым на юге Украины. Автореф. диссерт., Киев.
- Стадницкий Г. В., 1964. К биологии рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Geoff.) в лесах Ленинградской области. Сборник работ по лесному хозяйству. ЛенНИИЛХ, вып. 8, Л.
- Стадницкий Г. В., 1967. Вредители шишечек и семян ели. Журн. «Лесное хозяйство», № 3.
- Стадницкий Г. В., 1967а. Лесохозяйственное значение рыжего соснового пилильщика в лесах Ленинградской области. Сборник работ по лесному хозяйству. ЛенНИИЛХ, вып. XI, Л.
- Стадницкий Г. В., Наумов Ф. В., 1967. Бабочки — вредители шишечек и семян ели в Ленинградской области. Сборник работ по лесному хозяйству. ЛенНИИЛХ, вып. XI, Л.
- Строганова В. К., 1965. Рогохвосты (*Siricidae*) Сибири. Автореф. диссерт., Л.
- Тальман П. Н., Катаев О. А., 1964. Методы лесоэнтомологических обследований. Изд. ЛТА, Л.
- Тарасенко И. П., 1966. Побеговыон летний на Нижнеднепровских песках. Журн. «Защита растений», № 7.

- Тарасова Д. А., 1967. Стволовые вредители и их энтомофаги сосновых лесов Приобской впадины. Автореф. диссерт., Новосибирск.
- Теленга Н. А., 1964. Проблема химико-биологической борьбы с вредными насекомыми. В кн. «Исследование по биометоду борьбы с вредителями сельского, лесного хозяйства», Новосибирск.
- Терсов И. А., Коломиец Н. Г., 1966. Световые ловушки и их использование в защите растений. Изд. «Наука», М.
- Тимченко Г. А., 1963. Стволовые вредители тополей. Госсельхозиздат УССР, Киев.
- Тимченко Г. А., Тремль А. Г., 1963. Вредители тополей в восточной части Украины и в Крыму. Журн. «Энтомологическое обозрение», т. XLII, вып. 4. Изд. АН СССР, Л.
- Троицкий Б. Г., 1964. Некоторые вопросы биологии и экологии восточного майского хруща в центральном районе Среднего Поволжья. Сборник трудов по лесному хозяйству Татарской лесной опытной станции ВНИИЛМ, вып. XXVI, М.
- Тропин И. В., 1964. Пути сохранения энтомофагов при химической борьбе с вредителями леса. В кн. «Биометоды борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства», Новосибирск.
- Тропин И. В., Знаменский В. С., Зубов П. А., 1963. Авиаопрыскивание против комплекса листогрызущих вредителей дуба. В сб. ВНИИЛМ «Защита леса от вредителей», Пушкино.
- Трошанин П. Г., 1966. Хрущи и борьба с ними в лесном хозяйстве. Изд. «Лесная промышленность», М.
- Тудор И. П., 1964. Бабочки хохлатки и их лесохозяйственное значение. Автореферат диссерт., М.
- Тюменцев С. Н., 1965. О латентном периоде у гусениц сибирского шелкопряда при заражении их Bac. *dendrolimi*. Tal. В кн. «Исследования по биометоду борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства», вып. 2, Новосибирск.
- Флеров Б. В., 1958. Методические указания по разработке прогнозов размножения сибирского шелкопряда, по учету его очагов и наблюдению за ним. Изд. ЛенНИИЛХ, Л.
- Федоряк В. Е., 1966. Звездчатый ткач (*Lyda nemoralis* Thom.) и меры борьбы с ним в борах Кустапайской области. Автореф. диссерт., Алма-Ата.
- Фуряев В. В., 1966. Шелкопрядники тайги и их выжигание. Изд. «Наука», М.
- Ханисламов М. Г. и др., 1958. Массовые размножения непарного шелкопряда в Башкирии. В кн. «Исследование очагов вредителей леса в Башкирии», т. 1, Уфа.
- Ханисламов М. Г., Степанова Р. К., 1962. Об условиях развития массовых размножений кольчатого шелкопряда. «Научная конференция по вопросам массовых размножений вредителей леса», Уфа.
- Ханисламов М. Г., 1963. О ведущих условиях начала вспышек хвоевых и листогрызущих вредителей. В кн. «Вопросы лесозащиты», т. 2, МЛТИ, М.
- Ханисламов М. Г., 1965. Изреживание популяций массовых листогрызущих вредителей посредством трофической недостаточности. В кн. «Захиста горных лесов от вредителей и болезней», Ереван.
- Ханисламов М. Г., 1965а. Проблема использования Башкирских бурых углей в лесозащите. В кн. «Удобрения и стимуляторы роста из бурых углей и их эффективность». (Тезисы докладов), Уфа.
- Ханисламов М. Г., Амирханова С. Н., 1967. Зависимость динамики численности насекомых от химизма кормовых растений. В кн. «Научная конференция, посвященная 50-летию Октября» (Тезисы докладов), Уфа.
- Храмцов Н. Н., 1967. Защита лесов от вредителей и болезней. Журн. «Лесное хозяйство», № 11.
- Харитонова Н. З., 1965. Большой сосновый долгоносик и борьба с ним. Изд. «Лесная промышленность», М.

Череватова А. С., 1967. К биологии ветловой паутины моли. Сборник работ, вып. 15 «Вопросы защиты леса», МЛТИ, М.
Чхубианишивили Ц. А., 1965. Результаты изучения ядерного полиэдроза как фактора регуляции численности пядениц в Грузии. Автореф. диссерт., Тбилиси.

Шабуневич С. Ф., Кулагин В. С., 1934. Лунчатый шелкопряд в лесах Иркутской области. Журн. «Лесное хозяйство», № 11.

Щеткин Ю. Л., 1965. Высшие чешуекрылые песков Вахшской долины. Изд. АН Таджикской ССР, Душанбе.

Яковлев Б. П., 1961. Вредители шишек и семян ели. Петрозаводск.

Auer Ch., 1961. Ergebnisse zweißjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbevölkerung des grauen Larchenwicklers, *Zeiraphera griseana* (-*diniiana* Cn.) im Oberengadin (1949—1960). Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Fersuchswesen. Band, 37, N. 3.

Morris K. F., 1963. The Dynamics of Epidemic Spruce Budworm Populations. Memoirs of the Entomological Society of Canada, N 31.

Sullivan C. R., Wallace D. R., 1965. Photoperiodism in the Development of the European Pine Sawfly, *Neodiprion sertifer*. The Canadian Journal of Zoology. Vol. 43.

Sullivan C. R., Wallace D. R., 1967. Interaction of temperature and photoperiod in the induction of prolonged diapause in *Neodiprion sertifer* Geoff. Canadian Entomologist. Vol. 99, N 8.



Ф. Н. СЕМЕВСКИЙ

МЕТОДИКА КОЛИЧЕСТВЕННОГО ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

В В Е Д Е Н И Е

В последнее время количественный метод изучения причин, определяющих движение численности популяций, все шире начинает использоваться в практике защиты растений. Интерес к нему сильно увеличился после того, как в конце 50-х годов он с успехом был применен Моррисом как основа программы мероприятий, направленных на защиту сырьевой базы бумажной промышленности Канады от пихтовой хвоевертки. В настоящее время он широко используется в Канаде, Австралии, Англии, Японии, США и Франции.

В СССР немного позже и в значительно меньших масштабах он начал применяться в исследовательской работе на кафедре защиты леса МЛТИ под руководством А. И. Воронцова и на производстве в системе Леспроект. В частности, А. Г. Железнов с успехом применил его для прогнозирования состояния лесосырьевых баз, пораженных черным

еловым усачом, в Томской области и в Красноярском крае.

Опыт показывает, что количественный метод эффективен при решении разнообразных задач в самых различных условиях. В связи с этим целесообразно изложить основные способы расчетов, применяющихся при исследовании динамики численности и плотности популяции.

В статье излагаются только методы планирования исследований и первичной обработки материала. Методы моделирования не рассматриваются, так как они с предельной ясностью изложены Уаттом (K. E. F. Watt, 1961). Изложение предельно упрощено для того, чтобы сделать его доступным читателю, не имеющему достаточной экологической подготовки. В частности, изложение ведется в расчете только на виды с четкой сменой генераций, не рассматриваются специальные способы трансформации, регрессивные и косвенные методы учетов и везде формулы даются без выводов, с ссылкой на источник, где этот вывод можно найти.

РАСЧЕТЫ, СВЯЗАННЫЕ С ПЛАНИРОВАНИЕМ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Объектом исследований по динамике численности является популяция. Поэтому первым шагом при планировании исследований является выделение границ популяции. Эти границы должны определяться из условий возможности длительного независимого существования популяций. В современных исследованиях по динамике численности лесных чешуекрылых (мигрирующих) площадь района работ подбирается порядка 1000 и более км². Если вид мало мигрирует, например зимняя пяденица, стволовые вредители, пилильщики, район может быть небольшим.

2. На выбранной территории (если это возможно)* составляется карта плотности популяции. На карте выделяются участки с различными классами плотности популяции. Умножая класс плотности на территорию, занятую этим классом, получают численность особей. В дальнейшем общее запланированное число учетных пунктов делится пропорционально этим численностям.

Например, общее запланированное число учетных пунктов 60. Район работ, представленный на рис. 1, характеризуется табл. 1. На территории первого класса будет

* Если это невозможно сделать до опыта, то потом отдельным пунктам должен быть придан определенный вес, в зависимости от того, какую плотность популяции они представляют. При маршрутных обследованиях частоту закладки учетных пунктов целесообразно менять на ходу.

$60 \times 0,59 = 36$ учетных пунктов. На территории второго класса будет $60 \times 0,22 = 13$ учетных пунктов. На территории третьего класса будет $60 \times 0,19 = 11$ учетных пунктов.

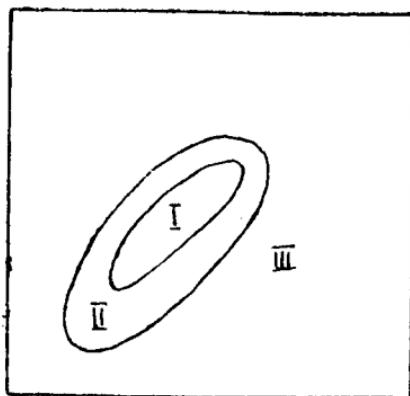


Рис. 1. Распределение популяции по территории:
I, II, III — классы плотности популяции

В каждом пункте производится анализ (сбор) одинакового количества особей.

Таблица 1
Распределение популяции по территории

Класс	Площадь в км ²	Плотность популяции в шт. на любую единицу	Относительная численность	Число особей в % к общему числу
I	100	100	10000	36
II	190	20	3800	13
III	810	4	3240	11

3. Ортодоксальным методом расположения учетных пунктов в классе будет случайный. Он осуществляется делением площади на мелкие участки, которым придается порядковый номер, и затем выбором этих номеров с помощью таблицы случайных чисел. Однако на практике лучше подобрать места для учетных пунктов по принципу технического удобства, следя за тем, чтобы при этом не возникали систематические ошибки (например, закладка учетных пунктов по дорожной сети опасна, так как дороги часто связаны с рельефом). Можно, в частности, закладывать учетные пункты, используя квартальную сеть. Однако учетные пункты должны быть удалены от просек. Само собой разумеется, что

нельзя концентрировать учетные пункты в какой-либо части выбранного района.

4. Средние затраты времени на взятие одной пробы должны определяться из практических соображений на основе известной формулы

$$n = \sqrt{\frac{D_{\text{вн}} T}{D_{\text{мн}} t}}, \quad (1)$$

где:

n — число объектов, которые берут на пробе;

$D_{\text{вн}}$ — внутривидовая дисперсия, характеризующая варьирование исследуемого признака между объектами на пробе;

$D_{\text{мн}}$ — межпробная дисперсия, характеризующая варьирование истинных значений исследуемого признака между пробами;

t — время на анализ одного объекта;

T — время на подготовку к взятию одной пробы (переходы, описание пробы и т. д.).

Время на взятие одной пробы (M) в этом случае будет равно

$$M = T + n t. \quad (2)$$

На практике целесообразно определять объем проб приблизительно, чтобы они были небольшими, и затраты времени на передвижения были также невелики. Автор считает наиболее удобными рекомендации, данные в табл. 2.

Таблица 2

Оптимальное время на взятие одной пробы

Способ передвижения	Время, затраченное на взятие пробы
Пешком	8—10 час.
На велосипеде	1—5 час.
На машине или при движении по маршруту	30 мин.—2 час.

5. Эффективное распределение времени исследования зависит от целей работы. Часто желательно получить общую картину динамики численности с максимальной точностью. Для этого можно воспользоваться следующей формулой

$$x_1 = a + \sqrt{a^2 + Ta}, \quad (3)$$

где:

$$a = \frac{q_1 t_1 (q_2 t_2 + p_2 T)}{q_2 t_2 p_1 - q_1 p_2 t_1},$$

x_1 — затраты времени на изучение фактора 1;

Т — общее (максимальное) время, которым обладает исследователь;

q_i — смертность, вызванная фактором i ;

t_1, t_2 — затраты времени на одно наблюдение за смертностью от факторов 1 и 2;

$p_i = (1 - q_i)$.

Вывод формулы 3 производится следующим образом. Дисперсия выживаемости в случае двухфакторной системы смертности равна

$$D_{p_1 p_2} = D_{p_1} D_{p_2} + p_1^2 D_{p_1} + p_2^2 D_{p_2}, \quad (4)$$

где $D_{p_1 p_2}$, D_{p_1} , D_{p_2} — дисперсии величин $p_1 p_2$, p_1 .

Смертность предполагается независимой величиной.

Считая, что процесс смертности подчиняется биномиальному закону, получим

$$D_{p_1}^2 = \frac{p_1 q_1}{n_1}, \quad (5)$$

n_i — число испытаний действия фактора i .

Отсюда

$$D_{p_1 p_2} = \frac{p_1 q_1 p_2 q_2 t_2}{(T - t_1 n_1) n_1} + p_1^2 \frac{p_2 q_2 t_2}{(T - t_1 n_1)} + p_2^2 \frac{p_1 q_1}{n_1}, \quad (6)$$

дифференцируя и приравнивая к 0 для определения минимума, имеем

$$\frac{t_2^2 n_1^2 (t_2 p_1 q_2 - t_1 p_2 q_1)}{t_1} + 2t_1 n_1 (q_1 q_2 t_2 + p_2 q_1 T) - T (q_1 q_2 t_2 + p_2 q_1), \quad (7)$$

отсюда, обозначая

$$a = \frac{t_1 q_1 (q_2 t_2 + p_2 T)}{t_2 p_1 q_2 - t_1 p_2 q_1},$$

$$x_1 = t_1 n_1,$$

имеем формулу (3).

На практике полезно пользоваться следующим методом. Выписывают ожидаемые величины смертности от различных факторов в течение генерации, затем максимальные возможные затраты времени, которым обладает исследователь. Отмечают критические периоды (например, начало питания листоверток, период выхода из жертвы ведущих комплексов паразитов). Рассчитывают оптимальные затраты времени на изучение различных сторон картины динамики численности и число наблюдений

$$n_i = \frac{x_i}{t_i}. \quad (8)$$

Таким же образом можно спланировать наблюдения в течение всей генерации. Однако это не имеет смысла, так как конечная точность обычно определяется в критические периоды. Автор в практической работе делит генерацию на отрезки, в течение которых смертность приблизительно одинакова, и производит в течение каждого периода наблюдения за одинаковым числом особей, приблизительно равным объему наблюдений в наиболее жесткий критический период. Число наблюдений по различным факторам распределяется по формуле

$$n_1 = -b + \sqrt{b + Nb}, \quad (9)$$

где

$$b = \frac{q_1(q_2 - p_2N)}{q_2p_1 - q_1p_2};$$

N — общее число наблюдений,

т. е. работа производится без учета трудоемкости отдельных операций.

Пример. На фазе куколки ожидается 10-процентная смертность от паразитов и 90-процентная смертность от хищников. Для одного наблюдения за смертностью от хищников требуется 10 мин, от паразитов — 2 мин. Исследователь располагает временем в 100 мин.

$$\begin{array}{ll} q_1 = 0,10 & p_1 = 0,90 \\ q_2 = 0,90 & p_2 = 0,10 \\ T = 100 & t_1 = 10 \\ & t_2 = 2 \end{array} \quad a = \frac{0,10 \cdot 10 (0,90 \cdot 2 + 0,10 \cdot 100)}{0,90 \cdot 0,90 \cdot 2 - 0,10 \cdot 0,10 \cdot 10} = 7,9$$

$$x_1 = -7,9 + \sqrt{7,9^2 + 100 \cdot 7,9} = 21$$

$$n_1 = \frac{21}{10} = 2,1.$$

Для иллюстрации эффективности описанного метода служит рис. 2. Указанные вычисления позволяют увеличить точность наблюдений во много раз без дополнительных затрат времени на полевую работу. При планировании исследований крайне важно трезво и нешаблонно подходить к вопросу выбора факторов для исследования. В частности, ввиду особенностей биологии вредителя некоторые аспекты смертности крайне трудно определить. В таких случаях целесообразно пользоваться аналогиями с другими вредителями. Кроме того, нужно заменять прямое определение смертности оценками. Это часто делается бессознательно, например, учитывается выход паразитов вместо смертности от паразитов. Само собой разумеется, что нужно учитывать степень изученности действия данного фактора и его дисперсию.

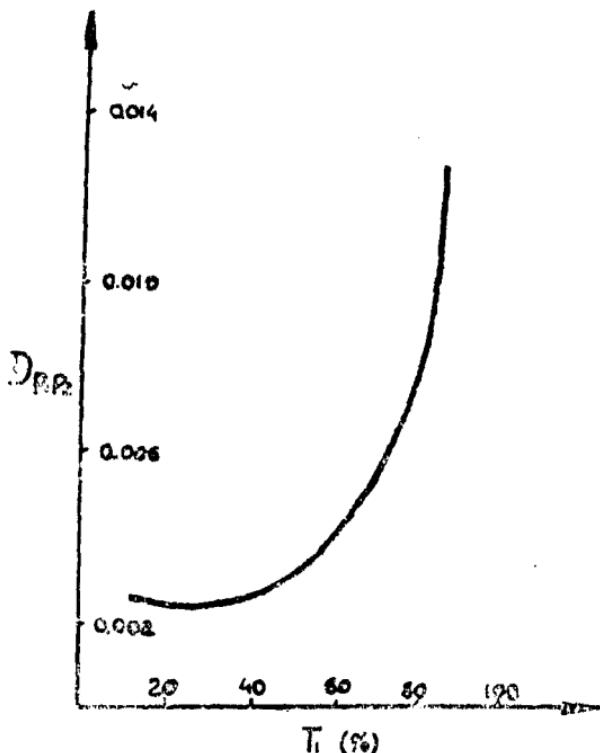


Рис. 2. Связь дисперсии результата изучения картины динамики численности с распределением времени

Выбор факторов динамики численности популяции для изучения может проводиться на основе следующих соображений. Как правило, причину смертности или увеличения плодовитости невозможно указать точно. Например, если насекомое погибает и в нем обнаруживаются патогенные микроорганизмы, нельзя сказать, что они являются причиной гибели, так как возможно, если бы насекомое не подвергалось действию экстремальных температур или не голодало, гибели бы не произошло. Также, если мы наблюдаем высокую зараженность хозяина паразитами, это может происходить из-за запаздывания развития хозяина в результате холодной погоды в предшествующий период.

Исходя из этого, воздействия на популяцию должны быть разделены на произвольные группы, резко различающиеся между собой. Различия, которые должны приниматься во внимание, зависят от целей исследования и степени легкости дифференцировки воздействий.

Для прогноза первостепенное значение имеют следующие характеристики: корреляция между значениями

воздействий в различные моменты времени и степень варьирования воздействия; для целей биологической борьбы — сила воздействия и возможности искусственного стимулирования этой силы; для целей интегрированной борьбы — сила воздействия и степень его зависимости от хозяйственных мероприятий (применения инсектицидов).

Система выбранных факторов должна быть по возможности полной, т. е. они должны полностью определять варьирование плотности популяции.

При исследовании динамики численности непарного шелкопряда мы пользовались следующей группировкой факторов.

1. Смертность от специализированных паразитов по видам. Эти факторы (смертность от отдельных видов паразитов) легко дифференцируются и имеют большое значение для прогноза, интегрированной и биологической борьбы.

2. Смертность от неспециализированных паразитов по видам. Эта группа факторов имеет значение для биологической и интегрированной борьбы.

3. Смертность от болезней (инфекциональных, наследственных), в результате вредных погодных воздействий, низкого качества корма и т. д. В эту группу включаются принципиально различные факторы, которые обязательно надо было бы дифференцировать. Для этого ставят дополнительные эксперименты — выращивают насекомых в стерильных, оптимальных и естественных условиях в садках на растущих деревьях и комбинируют эти три основные варианта. Желательно проводить эксперименты на особях из различных популяций.

4. Смертность от хищников. Эта смертность имеет большое значение для прогноза и биологической борьбы. Желательно различать смертность от энтомохищников (выделяя муравьев и специализированные виды), пауков и от теплокровных хищников. Однако это разделение сопряжено с очень большими техническими трудностями. Вообще хищничество в фазах, когда жертва ведет активный образ жизни, — один из самых трудных для учета факторов динамики численности. Мы считаем, что в прикладных исследованиях достаточно изучать его на фазе яйца и куколки и пользоваться полученными результатами как оценками хищничества в течение генерации, определяя истинное значение этой величины с помощью корреляционного анализа (см. ниже).

5. Плодовитость.

6. Соотношение полов (Величины, указанные в п.п. 5 и 6, учитываются в большинстве случаев без труда).

7. Смертность при миграциях. Эта величина имеет значение с точки зрения лесохозяйственных мер борьбы. Кроме того, как показывают новейшие исследования, смертность

при миграциях очень велика и может давать зависимый от плотности популяции эффект. Лучше всего она может быть изучена путем двухкратных учетов — до и после периода миграций.

В литературе излагаются другие планы исследований (D. G. Harcourt, 1962), но мы их считаем мало удачными.

Таким образом, планирование исследований динамики численности предлагается осуществлять по следующим этапам.

1. Выбирается район исследований.
2. Выбирается список факторов для изучения.
3. Выбирается оптимальный размер проб.
4. Определяется процентное распределение проб по выбранной территории.
5. Определяется соотношение между пробами различного назначения.
6. Составляется план закладки проб.

В заключение этого раздела остановимся на приемах обеспечения репрезентативности учета. Разберем этот вопрос применительно к задаче одновременного учета плотности популяции и степени паразитизма.

Мы считаем удобным брать внутри выдела, в котором закладывается проба, два дерева для учета. Деревья должны быть расположены случайно одно относительно другого. Для того, чтобы обеспечить случайность выбора, следует на чертеже поделить выделы на части, пронумеровать их и потом, бросив два раза жребий, определить участки для учета.

Каждое дерево занимает некоторую часть выдела. В случае учета в кроне границы зоны, занятой данным деревом, не вызывают сомнений. В случае учета в подстилке границей зоны, занятой данным деревом, следует считать линию, проходящую посередине между кроной данного дерева и кронами ближайших соседей. Чтобы взять выборку, зону, занятую деревом, нужно поделить на участки.

A. Выборка из кроны

В случае учета в кроне лиственных деревьев следует разделить пространство, занятое кроной, на кольца равного объема таким же образом, как это делается при учете в подстилке. Высоту колец следует выбирать равной 2—3 м. Эту работу удобно производить с земли с помощью специальной рамки, разработанной В. А. Ефремовой. При учете, проводимом у хвойных деревьев, можно разделить дерево на трехметровые отрезки ствола с отходящими от него ветвями. Счет следует начинать от вершины или периферии кроны.

При работе с хвойными каждый отрезок ствola в свою очередь делится на метровые отрезки. Так же делятся ветви. Каждый отрезок нумеруется. По жребию выбирают в кроне два таких отрезка. Все эти операции производятся с земли.

На выбранных участках подсчитывается количество субстрата, на котором распределена популяция (число точек роста, число концевых побегов, периметр веток различного диаметра, вес хвои, листвы или их площадь), и число встреченных особей вредителя. Учет ведется на половинах пробы отдельно. Эти половины в дальнейшем именуются элементарными пробами.

В случае работы с лиственными деревьями подсчет субстрата - сложная задача. Лучше всего фотографировать кроны в период распускания листвы и подсчитывать на фотографиях число точек роста.

Б. Выборка из почвы

Поверхность почвы также следует поделить на кольца равной площади. Проще всего это сделать с помощью ленты, на которой отмечены расстояния 1,41; 2,00; 2,45; 2,83; 3,46; 4,00; 4,47; 4,90; 5,29; 5,66; 6,00. Эти расстояния соответствуют четырем внутренним кольцам площадью $6,28 \text{ м}^2$ и семи внешним площадью $12,56 \text{ м}^2$. Для случайной выборки удобно пользоваться набором билетиков, показанным ниже.

Лицевая сторона

1,41	2,45	3,46	4,00	4,47	4,90	5,29	5,66	6,00
------	------	------	------	------	------	------	------	------

Оборотная сторона

2,00	2,83	3,46	4,00	4,47	4,90	5,29	5,66	6,00
------	------	------	------	------	------	------	------	------

Выбрав дерево для анализа, вытаскивают билетик, затем бросают его. Выпавшая цифра определяет радиус окружности, внутри которой, но вне предыдущей, от центра следует закладывать первую пробу. Таким же образом выбирается место для второй пробы. Если оба места совпадают, это не должно смущать исследователей, а нужно закладывать пробы в одной и той же зоне, располагая их внутри этой зоны, случайно одну относительно другой. Площадь проб должна быть равна 1 м^2 . Запись результатов нужно проводить отдельно по обеим половинам. Поскольку объем субстрата в данном случае очевиден, следует записывать только плотность популяции. Так же как и в первом случае, с каждой пробы берется по 10 особей для лабораторного анализа.

В обоих случаях, если исполнитель замечает, что распределение плотности популяции хозяина или его зараженности связано с каким-либо легко учитываемым показателем

лем, этот показатель дополнительно включается в ведомость учета. При взятии выборки с одного из учетных деревьев следует провести хронометраж. Также нужно записать время, уходящее на лабораторную работу. Это поможет дать рекомендации по рационализации учетной работы.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВЫЖИВАЕМОСТИ

Смертностью в течение периода τ от данного фактора i (q_i) называется отношение числа погибших в результате действия только этого фактора особей в период τ к числу особей в начале этого периода.

Выживаемость от данного фактора (w_i) в тот же период определяется следующим выражением

$$w_i = 1 - q_i. \quad (10)$$

Воздействие факторов, не вызывающих смертность, а снижающих или повышающих размножение потенциал (p_i), выражается величиной, показывающей, во сколько раз он снизился или повысился. Целесообразно рассматривать максимальную плодовитость (P) и считать, что остальные воздействия на популяцию снижают ее. Коэффициентом размножения за период $\tau = t_j - t_{j-1}$ называют величину

$$k_\tau = \frac{N_j}{N_{j-1}}, \quad (11)$$

где:

N_{j-1} — плотность популяции в начале периода;

N_j — плотность популяции в конце периода.

Обычно говорят о коэффициенте размножения за генерацию (K), т. е. об изменении плотности популяции между двумя аналогичными моментами двух последовательных генераций.

Коэффициент размножения может быть выражен произведением полной системы воздействий на популяцию

$$K = P_1 p_2 \dots p_n w_{n+1} w_{n+2} \dots w_m, \quad (12)$$

если все сомножители являются независимыми. В противном случае следует пользоваться условной выживаемостью, под которой понимается вероятность выживания от фактора i при условии, что особь не погибла от факторов $j = 1, 2, \dots, j \neq i$. Порядок, в котором вычисляются условные выживаемости, произведен. Коэффициент размножения выражается в этом случае также произведением, но уже зависимых сомножителей.

Формула получается из следующих соображений. Можно себе представить коэффициент размножения популяции в условиях оптимума при отсутствии каких-либо отрицатель-

ных воздействий. В этих условиях каждая особь дала бы, например, 100 особей потомства. В результате воздействия какого-либо фактора сопротивления среды событие, заключающееся в том, что какой-либо из этих потомков не будет реализован (погибнет), имеет вероятность q . Так как возможно только два исхода — гибель от данного фактора или выживание — то вероятность выживания p равна $1-q$. На популяцию действует много факторов сопротивления среды. Представляет интерес выяснить, какова вероятность не погибнуть ни от одного из этих факторов. Существует теорема о том, что вероятность совместного наступления нескольких независимых событий равна произведению вероятностей этих событий. Поэтому в случае независимых событий вероятность выжить до момента размножения равна произведению величин выживаемости от всех факторов сопротивления среды. Коэффициент размножения при этом равен математическому ожиданию выживания потомков одной особи — произведению максимальной плодовитости на вероятность реализации и выживания потомка. Таким образом, при условии независимости действия формула (12) верна. Это условие можно считать соблюденным в довольно широком классе случаев. Например, если жертва движется, то вероятность, что ее не съедят сегодня, не зависит от того, что ее не съели вчера, или вероятность не погибнуть от мороза не зависит от вероятности не погибнуть от хищников. Одновременность или последовательность действия факторов сопротивления среды не имеет здесь принципиального значения.

Часть событий выживания не может считаться независимой. Например, при химической борьбе достигнута 80-процентная смертность. Оставшаяся часть популяции подвергается 5-процентной смертности от паразитов и 90-процентной смертности от болезней. Не исключено, что так как после борьбы сохранились периферические части популяции и уничтожены центральные, то при отсутствии борьбы смертность от паразитов могла бы быть 90% и не исключено также, что эпизоотия развилаась в результате ослабления популяции и в условиях непроведения борьбы смертность от болезней отсутствовала бы.

Другой пример взаимозависимого действия факторов, это действие экстремальных температур на популяцию, в которой развивается эпизоотия. Ослабленные особи в такой популяции могут погибнуть, а здоровые остаться в живых, и эпизоотия не разовьется.

Как правило, хищники и паразиты могут уничтожить ограниченное число особей жертвы. Поэтому увеличение смертности от одного какого-либо вида энтомофагов может приводить к увеличению смертности от других.

Формулой (12) нужно пользоваться с осторожностью, объединяя зависимые факторы в независимые группы и комбинируя методы экспериментального изучения выживаемости, описанные ниже.

В случаях взаимозависимости событий вероятность их совместного осуществления равна вероятности осуществления одного из них, умноженной на условную вероятность другого относительно первого $w_{j/i}$, т. е. вероятность выживания от факторов 1 и 2 будет равна

$$w_{1,2} = w_{1/2}w_2 = w_{2/1}w_1, \quad (13)$$

где $w_{1,2}$ — выживаемость от факторов 1 и 2.

Когда мы имеем дело с последовательным действием факторов, мы определяем для последнего фактора именно условную выживаемость, которая не характеризует независимое действие фактора. Аналогично, когда мы определяем выживаемость от фактора 2, отдельно от действия других факторов, мы получаем точное представление о его влиянии, но не можем точно сказать, к какому результату приводит его взаимодействие с другими факторами.

Поэтому для полной характеристики действия двух факторов, как показано в работах Уатта, Семевского и Морриса (K. E. F. Watt, 1961; Ф. Н. Семевский, 1964; R. F. Morris, 1965), нужно экспериментально определять безусловную выживаемость от обоих факторов в отдельности и выживаемость в условиях их взаимодействия. В случае косвенного учета можно выражать воздействие группы факторов на популяцию моделью, включающей член второго порядка и плотность популяции, так как в зависимости от последней величины характер взаимодействия часто меняется.

Тогда результат взаимодействия обоих факторов сопротивления среды выразится формулой

$$w_{1,2} = f(w_1, w_2, N), \quad (14)$$

где N — плотность популяции.

Выживаемость от большого числа факторов можно вычислять по формуле (13) последовательно, причем следует отметить, что формула применима к действию одного и того же фактора в разные периоды. Заканчивая рассуждения о зависимых и независимых факторах, мы должны подчеркнуть, что следует стараться изучать характер связи влияний. В случаях, когда это не сделано, следует условно считать их независимыми, так как в общем случае последнее более вероятно. Часто удобнее бывает использовать вместо выживаемости число убитых и выживших особей ($N_m N_{jk}$), однако необходимо отдавать себе отчет в том, что это число не характеризует воздействия факторов на популяцию.

Методы вычисления выживаемости могут быть различными.

I. Экспериментальный метод заключается в том, что в естественных условиях проводятся наблюдения за смертностью особей только от одного какого-либо фактора, например, от какого-то вида паразитов. Учет можно производить тремя различными способами: 1) учитывать смертность защищенных от всех остальных факторов особей (например, производить наблюдения за смертностью гусениц, содержащихся в мешках); 2) учитывать процент заражения в естественной популяции; 3) можно определить причины гибели по трупам (последний метод должен быть дополнен учетом плотности популяции). Во всех трех случаях расчетная техника, в общем, одинакова. Период, в течение которого производится исследование, делится на отрезки такой продолжительности, чтобы пораженные особи не исчезали из поля зрения наблюдателя.

Для примера разберем подробно вычисление выживаемости от паразитов в лабораторных условиях. Из просчитанных на каждой элементарной пробе особей отбирается, например, по 10 экземпляров для лабораторного анализа зараженности. При этом нужно следить за тем, чтобы при сборе особи не получили повреждений. Если численность хозяина низкая, следует собрать недостающие экземпляры вблизи пробы. Из собранных особей пять вскрываются. Извлеченные из них личинки паразитов фиксируются. Оставшиеся 5 особей помещаются в отдельную достаточно большую банку (чтобы на особь приходилось не менее 30 см³). На банку наклеивается этикетка с указанием места, из которого взята пробы. Банки переносят в лабораторию в термостат. В термостате точно воспроизводятся влажностный и температурный режимы, наблюдавшиеся во время лабораторного содержания в естественных условиях, из которых была взята выборка. Если для анализа взяты личинки, в банки помещают пузырьки с веточками кормовой породы. Менять корм следует раньше, чем листья или хвоя будут съедены --- не реже чем раз в 2 дня. При смене корма нужно следить, чтобы вместе с листьями в банки не попали посторонние насекомые. Рекомендуется промывать листья слабым раствором марганцовки. При смене корма содержимое банки тщательно просматривают. Если обнаруживают паразитов, в табл. 3 вносят произошедшие изменения. Собранные особи содержатся в лаборатории до следующей выборки. Интервал между выборками должен быть короче времени пребывания паразита в хозяине. Первая выборка проводится до начала вылета паразитов, последняя --- после окончания периода заражения. Особи из последней выборки содержатся в лаборатории до конца вылета паразитов. Всех

вышедших паразитов сразу же убивают, расправляют и нумеруют. Номера проставляются в учетные ведомости. Автор считает удобным подготовить лист номеров заранее, а потом по мере надобности отрезать от него идущий по порядку номер. Этот простой прием позволяет избежать путаницы с номерами.

Подсчет зараженности паразитами проводят следующим образом.

Как уже указывалось выше, выживаемость за какой-то период приближенно равна произведению величин выживаемости за отрезки этого периода.

$$W_{1,2 \dots n} = W_1 W_2 \dots W_n. \quad (15)$$

Для того, чтобы подсчитать выживаемость от паразитов за время содержания выборки в лаборатории, следует считать, что в дни, когда паразиты не выходили, она была равна единице; а в дни, когда имел место выход, она соответствовала числу оставшихся в живых особей хозяина¹, деленному на число оставшихся в живых особей плюс число особей, давших паразитов. Техника расчета иллюстрируется табл. 3 и рис. 3.

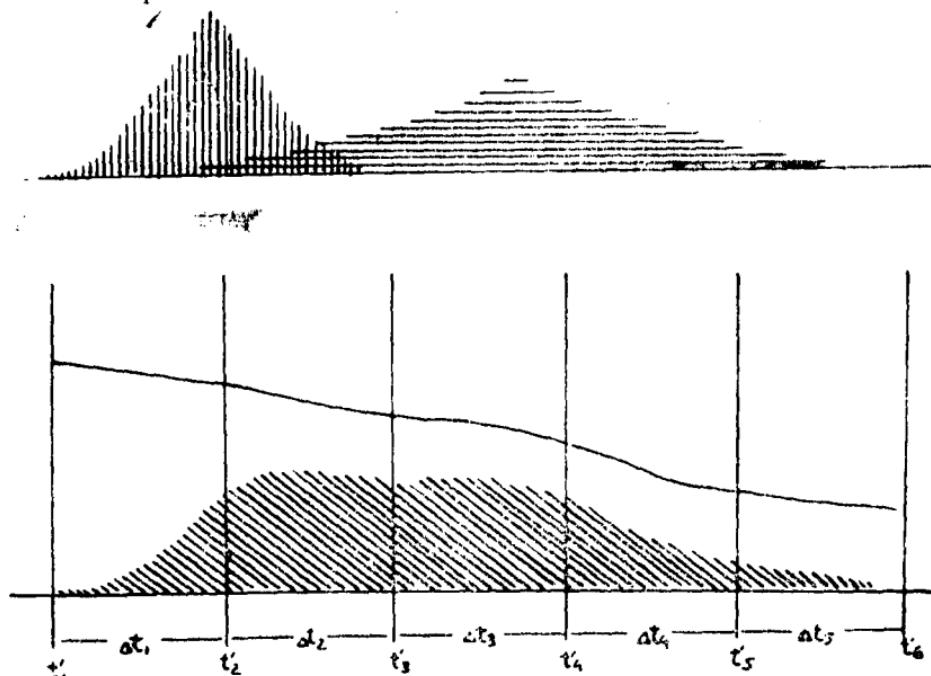


Рис. 3. Схема определения смертности от паразитов: вертикальная штриховка — период заражения, горизонтальная — период вылета; косая штриховка — зараженная часть популяции; незаштрихованная область под кривой выживаемости — незараженная часть популяции

¹ После выхода многих видов паразитов особь хозяина некоторое время еще живет. При расчетах ее следует считать мертвой.

В приведенном примере следует обратить внимание на то, что особи, перешедшие в следующую фазу, продолжают участвовать в расчетах. Например, когда в природе в период изучения паразитизма гусениц старших возрастов часть гусениц окукливается, выживаемость подсчитывается по формуле

$$w_i' = w_i' k_i + 1 - k_i. \quad (16)$$

Здесь

w_i' — выживаемость части популяции, находящейся на фазе гусеницы;

k_i — часть популяции, находящейся на фазе гусеницы в начале периода i ;

w_i — в данном случае выживаемость на фазе гусеницы за период i .

Таблица 3

Ведомость учета паразитизма

Учитываемые величины	Июль										
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Живые гусеницы	100	99	98	98	95		95	95	91	90	90
Куколки	0	0	1	1	2		2	2	5	5	5
Гусеницы, из которых вылетели за последние сутки паразиты	0	0	0	0	2		0	0	1	0	0
Всего особей хозяина	100	100	99	99	99		97	97	97	96	95
Выживаемость от паразитов по дням	1	1	1	1	0,9798		1	1	0,9897	1	1

Выживаемость от паразитов в рассмотренном периоде на фазе гусеницы равна

$$w_{\text{пп}} = w_{5,6 \dots 14} = 0,9798 \cdot 0,9897 = 0,9687.$$

Смертность за тот же промежуток времени равна

$$q_{\text{пп}} = 1 - 0,9687 = 0,0313.$$

Выживаемость на какой-либо фазе вычисляют, перемножая величины выживаемости за весь период выхода паразитов из данной фазы

$$w_{\text{пп}} = w_{\text{пп}1} w_{\text{пп}2} \dots w_{\text{пп}n} \quad (17)$$

Техника получения величины выживаемости за определенный период времени иллюстрируется табл. 4.

Смертность за генерацию от паразитов вычисляется следующим образом. Перемножают величины выживаемости на отдельных фазах и получают выживаемость за генерацию

Пример вычисления выживаемости за определенный период времени

Метод выведения паразитов		Метод вскрытия гусениц		
период времени i	вылетело паразитов в долях единиц q_i	выживаемость $W_{\text{ли}}$	время t_i	часть гусениц, содержащих паразитов старше III возраста q_i
(10.V—20.V)	0,00	1,00	10-V	0,00
(20.V—30.V)	0,02	0,98	20-V	0,12
(30.V—10.VI)	0,10	0,90	30-V	0,10
(10.VI—20.VI)	0,09	0,91	10-VI	
(20.VI—30.VI)	0,01	0,99	20-VI	

Предыдущий учет кончается точно в момент начала следующего

$$W_{\text{ли}} = 1,0 \cdot 0,98 \cdot 0,90 \cdot 0,91 \cdot 0,99 = 1,0 \cdot 0,88 \cdot 0,90 = 0,79$$

Замечание. В случае применения метода вскрытия нужно считать убитыми насекомых, содержащих паразитов старше какого-либо определенного (произвольного) возраста, но заведомо обеспечивающего исчезновение или переход паразита в другую фазу к началу следующего учета.

$$W_{\text{п}} = W_{\text{яп}} W_{\text{ли}} W_{\text{кп}}. \quad (18)$$

Смертность, как уже говорилось выше, равна

$$Q = 1 - W. \quad (19)$$

Дифференцировать смертность от отдельных видов паразитов довольно сложно. Возможно применять следующие условные модели.

1. Личинки вида k при вскрытии не обнаруживаются вместе с другими видами. В этом случае выживаемость от данного вида W_k равна произведению частей популяции, из которых не вылетел данный вид в течение всех периодов. Смертность вычисляется как обычно.

2. Личинки вида k встречаются вместе с другими видами. Паразит первичный. Выживаемость хозяина от этого вида равна произведению частей популяции, не содержащих яйца данного вида, при условии, что выборка из популяции производится через интервалы, равные сроку развития яйца в хозяине.

3. То же, что и во втором случае, но паразит вторичный. Выживаемость хозяина от данного вида равна единице.

Мы не рекомендуем работникам практики заниматься вопросами вторичности и первичности паразитов, так как

их решение, с одной стороны, требует высокой квалификации, а с другой, — может быть выполнено более простыми статистическими методами. Рекомендуется условно применять во всех случаях к известным как первичные паразиты видам модель I и в дополнение давать календарь вылета.

Для вторичных паразитов рекомендуется вычислять выживаемость от них первичных видов. Это делается путем сравнения количества особей хозяина, содержащих личинки первичного вида (или группы) Q'_k с суммарной смертностью хозяина от первичного и вторичного вида Q_{R+k} .

$$W_R = \frac{Q'_k}{Q_{R+k}}. \quad (20)$$

Экспериментальный метод позволяет изучать динамику численности вполне точно, но сопряжен с большими техническими трудностями, связанными с исключением воздействия всех факторов, кроме изучаемого. Кроме того, он требует постановки специальных экспериментов для изучения функции связи. Описанная техника расчетов предлагается для видов с прерывистым размножением и гибелью после размножения.

II. Метод последовательных учетов разработан в последние годы в Канаде. Его крупным недостатком является необходимость многолетних наблюдений во многих популяциях (число лет наблюдений, умноженное на число пунктов, должно давать число порядка 20—100). Вторым его недостатком является невозможность определить, какой из тесно связанных между собой факторов оказывает воздействие, а какой не оказывает. Однако эти недостатки восполняются большим преимуществом — возможностью использовать неквалифицированную рабочую силу. Если конечной целью работы является составление рекомендаций по прогнозированию, этот метод, безусловно, эффективнее первого.

Метод заключается в следующем:

1. В течение полной генерации проводятся последовательные учеты численности. Если учеты производятся на различных единицах (например, на почве и листьях), они не обязательно должны быть переведены на одну единицу.

2. Проводятся наблюдения (не обязательно количественные) за действием на популяцию факторов среды. Действующие на популяцию факторы учитываются в любых единицах. Например, исследователь обнаруживает, что за данным видом часто охотятся птицы. После этого он в течение всех сезонов и во всех популяциях учитывает число поющих самцов на километр маршрутного хода.

3. Составляются модели действия на популяцию факторов среды (можно использовать уже имеющиеся) и расчет-

ным методом определяется роль данного фактора в динамике численности.

Все эти операции производятся по периодам (фазам). Часть величин может быть определена экспериментально. Крайне упрощенной модификацией этого метода является способ однократных учетов. Будучи простым, он в то же время достаточно наглядно иллюстрирует общий метод. Мы рассмотрим его подробно.

Было проведено 15 наблюдений плотности популяции с одновременным учетом этой величины в предыдущей генерации, выживаемости от паразитов, от болезней, а также погодного режима.

Обычными статистическими методами были подобраны постоянные корреляционного уравнения первой степени между плотностью популяции в последующей генерации N_{n+1} и произведением плотности популяции в предыдущей генерации N_n на оценки выживаемости от паразитов и болезней pd . Полученная прямая представлена на рис. 4.

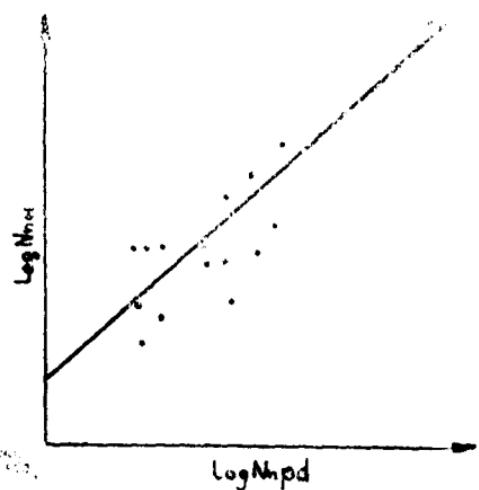


Рис. 4. Связь плотности популяции в $n+1$ генерации (N_{n+1}) с плотностью особей, избежавших гибели от паразитов и болезней в n -ой генерации (N_n)

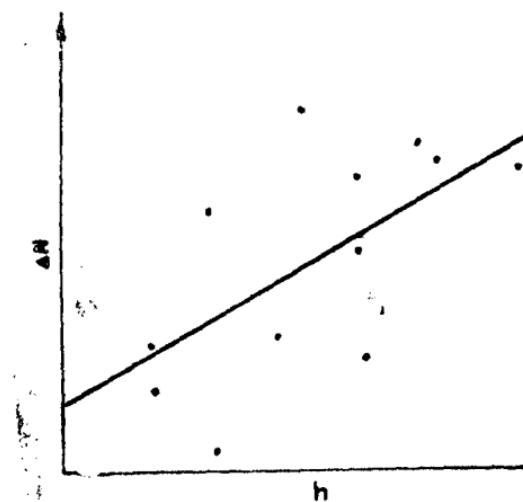


Рис. 5. Связь плотности популяции в $n+1$ генерации с осадками h в течение n -ой генерации

Были определены отклонения каждого наблюдения от полученной прямой и по ним построено корреляционное уравнение связи отклонений с количеством осадков (рис. 5), т. е. было подобрано линейное двухаргументное корреляционное уравнение. Построение таких уравнений описано учебниках статистики.

В этом случае величину выживаемости получаем из следующей модели

$$N_{n+1} = w_1 w_2 \dots w_m f(x) y N_n \quad (21)$$

$$\lg N_{n+1} = \lg N_n + \sum_1^m \lg w_i = \lg f(x) + \lg y, \quad (22)$$

где:

w_i — непосредственно учтенные воздействия;

x — оценка фактора, действие которого на популяцию учитывается косвенным путем;

y — воздействие группы факторов, остающихся вне рассмотрения.

Очевидно, что если воздействие фактора x не связано с другими воздействиями среды и модель воздействия определена с точностью до неопределенных констант, из уравнения 22 можно получить величину выживаемости. В частности, в рассматриваемом случае, если предположить, что модель верна и корреляции нет, величина $\lg f(x)$ равна логарифму воздействия температуры, включая и все побочные эффекты. Учет четырех факторов позволил объяснить 85% от величины общего варьирования.

4. Особый метод оказывается эффективным в случаях, когда в популяции непрерывно происходит процесс размножения. В этой ситуации необходимо учитывать изменения числа выживших и убитых особей на единице площади с возможно короткими интервалами. Цифры за определенный отрезок времени получаются как суммы приращений. Однако, так как для насекомых такой случай не типичен, мы его не излагаем.

5. Особо следует остановиться на технике изучения выживаемости стволовых вредителей. Период жизни от яйца до вылета имаго у этих видов как бы протоколируется на стволе в виде личиночных ходов и лётных отверстий, что упрощает исследование выживаемости. В качестве учетных периодов при работе со стволовыми вредителями надо выбирать естественные величины, как-то: начало питания личинки, вбурывание в древесину, достижение определенной длины хода, образование куколочной колыбельки, образование лётного отверстия и т. д. Причины гибели также бывает обычно нетрудно определить по характерным остаткам внутри хода (кокон паразитов) или по внешнему виду хода (засмоленные ходы, расклеванные дятлами).

Используя данные по сухостою определенной давности усыхания, нетрудно получить достаточно точную картину выживаемости за ряд предыдущих лет. Техника изучения выживаемости взрослых насекомых не имеет существенных особенностей и может производиться любым из вышеописанных методов.

6. В заключение нужно сказать несколько слов о подсчете плодовитости и соотношения полов. Соотношение полов должно подсчитываться на фазе имаго. Обычно удобнее всего подсчитывать соотношение полов чешуекрылых по куколкам, из которых вывелись бабочки. У видов с сильно развитым половым диморфизмом имеет смысл рассчитывать смертность дифференцированно по полам на фазах, где диморфизм выражен. В расчетах используется отношение самок $N_{\frac{1}{2}}^{\circ}$ к самкам и самцам $N_{\frac{1}{2} + \frac{1}{2}}^{\circ}$ — половой индекс, выраженный в долях единицы R .

$$R = \frac{N_{\frac{1}{2}}^{\circ}}{N_{\frac{1}{2} + \frac{1}{2}}^{\circ}}. \quad (23)$$

Плодовитость P_p — среднее число яиц или личинок, которое может отложить одна самка, защищенная от факторов смертности, — лучше всего может быть определена в инсектарии. От нее следует отличать потенциальную плодовитость P — среднее число яиц или личинок, которое откладывает самка данного вида (расы) в идеальных условиях.

$$P_p = P \cdot p_1 p_2 \dots p_n = k_p P, \quad (24)$$

где k_p — коэффициент редукции плодовитости.

Время оплодотворения — время, которое проходит от выхода из куколки до конца оплодотворения в природе. Эта величина (случайная) зависит от плотности популяции и от соотношения полов. Если она велика по сравнению с выживаемостью самок, то необходимо исследовать ее связь с плотностью популяций самцов. Выражение коэффициента размножения становится громоздким. Мы не будем останавливаться на этом случае, так как при средних и высоких численностях временем оплодотворения обычно можно пренебречь. С того момента, как определилось различие между половами, должна учитываться только смертность самок. Важно подчеркнуть, что если время оплодотворения велико, то высокий половой индекс уменьшает коэффициент размножения.

Число яиц, отложенное одной самкой P_{ϕ} , подсчитывается как частное от деления общего числа отложенных яиц N_y на число вылетевших самок $N_{\frac{1}{2}}^{\circ}$.

Часто выгоднее подсчитывать P_{ϕ} по формуле

$$P_{\phi} = \sum_{\Delta t_1}^{\Delta t_n} \frac{N_{\frac{1}{2} + \frac{1}{2}} P_{\Delta t}}{N_{\frac{1}{2}}^{\circ}}, \quad (25)$$

где:

$P_{\Delta t}$ — среднее число яиц, отложенное самкой в период времени Δt ;

$N_{\frac{t}{\Delta t}}$ — плотность популяции самок в период времени Δt .

Средняя продолжительность жизни самок $l_{\frac{t}{\Delta t}}$

$$l_{\frac{t}{\Delta t}} = \sum_{t=0}^{t=n} N_{\frac{t}{\Delta t}} \frac{t}{N_{\frac{t}{\Delta t}}}. \quad (26)$$

Если $l_{\frac{t}{\Delta t}}$ значительно меньше естественной продолжительности жизни, то

$$l_{\frac{t}{\Delta t}} = w \Delta t + w^2 \Delta t + w^3 \Delta t \dots,$$

где

w — выживаемость в течение отрезка времени Δt .

При этом, зная ход яйцекладки самки $P_{\Delta t i}$, можно получить реальную плодовитость по следующей формуле

$$P_{\phi} = \sum_{i=1}^{\infty} P_{\Delta t i} w^i. \quad (27)$$

Развернутое выражение изменения плотности популяции на фазе имаго, таким образом, запишется в виде следующей формулы

$$N_{\text{я}} = R N_{\text{к}} \sum_{i=1}^{\infty} P_i w^i, \quad (28)$$

где

$N_{\text{я}}, N_{\text{к}}$ — соответственно плотность популяции в начале фазы яйца и в конце фазы куколки.

Из формулы (28) видим, что при изучении плодовитости следует обращать внимание не только на общее число отложенных яиц, но и на протекание яйцекладки во времени. Только в том случае, если этот процесс изучен, можно оценить величину выживаемости путем наблюдений в природе.

Так как в условиях низкой плотности популяции процесс оплодотворения затягивается, то число отложенных самкой яиц в этих условиях должно сокращаться, что, наряду с увеличением вероятности неоплодотворения, представляет собой механизм положительной обратной связи, который интересно было бы исследовать.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДОСТОВЕРНОСТИ ПОЛУЧЕННЫХ ОЦЕНОК ВЫЖИВАЕМОСТИ

Оценка выживаемости является случайной величиной. Закон распределения ее плотности вероятностей резко отличается от нормального и пока недостаточно изучен.

Для того, чтобы определить интервал, в котором с заданной вероятностью заключено истинное среднее арифметическое значение выживаемости, желательно иметь несколько наблюдений выживаемости и трансформировать полученные значения таким образом, чтобы распределение стало нормальным. Для этого нужно вычислить значения

величины выживаемости как для отдельных факторов и периодов, так и для групп факторов и генераций для каждой пробы в отдельности. Перспективно применять преобразование

$$u = \arcsin \sqrt{w}.$$

Разберем определение доверительного интервала на примере. Пусть мы получили следующие результаты

Фактические данные w

Номер пробы	1	2	3	4	5
Выживаемость от хищников	0,74	0,45	0,33	0,69	0,77

Трансформированные данные

$$u = \arcsin \sqrt{w}$$

Номер пробы	1	2	3	4	5
Выживаемость от хищников	52	42	35	56	61

Среднее значение и дисперсия результатов трансформации оцениваются как обычно.

$$\bar{u} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n u_j = \frac{252}{5} = 50$$

$$S_u^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{j=1}^n (u_j - \bar{u})^2 = \frac{527}{4} = 130.$$

$$S_u = \sqrt{S_u^2} = 11,$$

где \bar{u} , S_u^2 , S_u — соответственно оценки средней, дисперсии и среднего квадратического отклонения.

Находим в таблицах, имеющихся во всех учебниках статистики, критерий t Стьюдента для 90% уровня значимости

$$t = 2,13.$$

Доверительные отклонения равны

$$\pm S_{\bar{u}} = \pm t \frac{S_u}{\sqrt{n}} = \pm 2,13 \frac{11}{\sqrt{5}} = \pm 10.$$

Отсюда истинное значение W заключено в округленных границах 0,40—0,75.

Вышеописанным методом можно выяснить, с какой точностью определена выживаемость, имевшая место в данном году в данной популяции. Если ставят вопрос о среднем значении выживаемости вообще, т. е. о средней геометрической выживаемости по годам, то следует иметь в виду следующее. Выживаемость сильно варьирует по годам, и ее значения в последовательный ряд лет взаимозависимы. Поэтому для оценки точности выживаемости нужно иметь наблюдения, произведенные в разные моменты и в разных точках ареала, взаимо независимые. Используя данные наблюдений, можно вычислить среднюю выживаемость по ареалу в разные годы и оценить точность полученного результата по обычной формуле. При вычислении доверительных границ следует пользоваться логарифмами выживаемости.

Если выживаемость вычисляется по серии наблюдений, произведенных в следующие один за другим годы, то после проведения трансформации ошибку средней при достаточно большом количестве наблюдений можно приближенно оценить по формуле (29) (В. С. Пугачев, 1960).

$$S_{\bar{n}} \approx \sqrt{\frac{1}{n} \left[k_u(0) + 2 \sum_{r=1}^{n-1} \left(1 - \frac{r}{n} \right) k_u \left(\frac{rT}{n} \right) \right]}, \quad (29)$$

где $k_u(\tau)$ --- корреляционная функция, о вычислении которой будет сказано ниже, там же будут определены другие входящие в формулу символы.

Здесь же заметим только, что вычисление средней выживаемости имеет смысл производить лишь тогда, когда имеется достаточно длинная серия наблюдений (порядка десяти генераций).

ОФОРМЛЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

Для иллюстрации динамики численности обычно приводят кривую изменения логарифма плотности популяции в течение генерации (рис. 6).

Роль различных факторов в динамике численности иногда характеризуют величиной, на которую бы увеличилась конечная численность или коэффициент размножения при исключении действия данного фактора. Для этого плодовитость или начальную численность умножают на выживаемость или точнее на величину, характеризующую воздействие всех факторов динамики численности, кроме иллюстрируемого (рис. 7). Наиболее полно картину динамики чис-

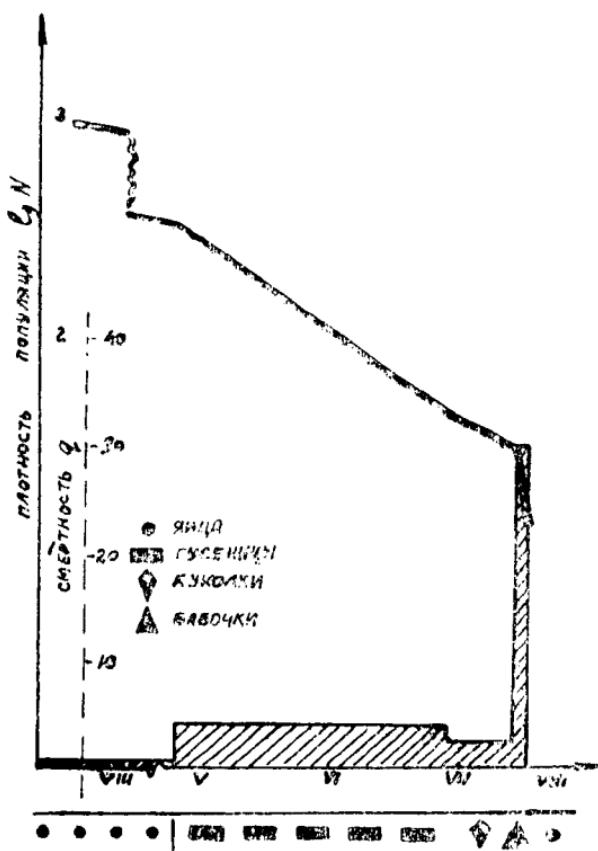


Рис. 6. Кривая выживаемости *Porthetria dispar*. (по Ф. Н. Семевскому, 1964)

ленности можно охарактеризовать, если привести множители при потенциальной плодовитости, возникающие при всех сочетаниях, действующих на различных фазах генерации факторов (табл. 5).

Таблица 5

Таблица динамики численности

Воздействие факторов $F_i - P_i$ и W_i					
Паразиты F_1	Хищники F_2	Болезни F_3	Прочие F_4		
W_1	W_2	W_3	P_4		
Воздействие попарных комбинаций $F_i F_j - P_{ij} и W_{ij}$					
$F_1 F_2$	$F_1 F_3$	$F_1 F_4$	$F_2 F_3$	$F_2 F_4$	$F_3 F_4$
$W_{1,2}$	$W_{1,3}$	$P_{1,4}$	$W_{2,3}$	$P_{2,4}$	$P_{3,4}$
и так далее					

В таблице желательно приводить доверительные границы полученных оценок. Хорошо также указать, получена ли данная цифра на основе какой-либо гипотезы или определена непосредственно.

Наконец, можно выразить картину динамики численности моделью действия факторов, представив коэффициент размножения K через изученные в ходе работы величины x_i .

$$K = f(x_1, x_2 \dots x_n). \quad (30)$$

Эта форма выражения является наиболее полной.

Первая модель такого типа была построена группой Морриса (R. F. Morris, 1963). В модель, в частности, должна входить исходная плотность генерации, так как взаимодействие между факторами тесно связано с этим параметром.

В заключение этого раздела следует сказать несколько слов о таблицах выживаемости (табл. 6).

Легко видеть в таблицах выживания для различных фаз цикла приводятся не величины выживаемости, а проценты гибели от различных причин. Это не одно и то же. Для каждой фазы дается условная выживаемость, т. е. зависящая от выживаемости в предыдущие моменты времени. Таблицы выживания подходят для описания резуль-

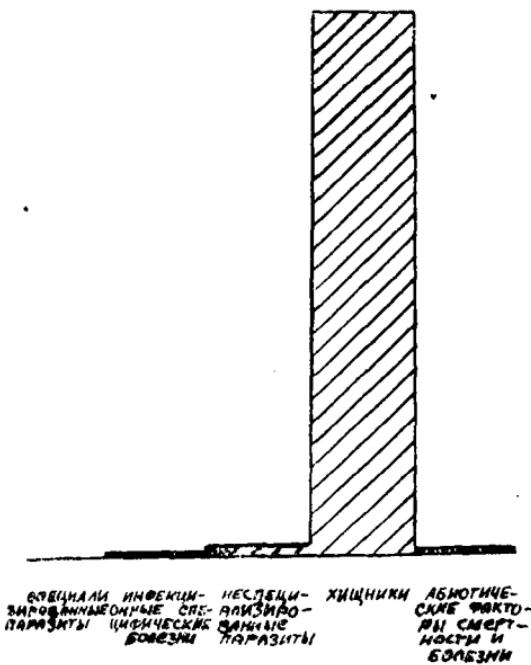


Рис. 7. Роль различных групп факторов в динамике численности популяции *Porteria dispar*. (коэффициенты Бесса).

Таблица 6

Таблица выживания пихтовой хвоевертки (*Choristoneura fumiferana* Cl.) в течение генерации 1952—1963 гг.
(из кн. R. F. Morris, C. A. Miller, 1954)

Возрастной интервал (*)	Плотность популяции к началу периода x (I_x)	Факторы, вызывающие убыль популяции ($d_x F$)	Количество особей, поги- бающих в те- чение интер- вала x от фак- тора F (d_x)	Количество особей, поги- бающих в те- чение интер- вала x от фак- тора F в % $\left(\frac{d_x}{I_x}\right) 100\%$
				1
1	2	3	4	5
Яйца	174	Паразиты Хищники Другие факторы Итого	3 15 1 19	2 9 1 11
Гусеницы I возраста	155	Миграции и прочее	74,4	48
Зимующие гусеницы	80,6	Зимняя смертность	13,7	17
Гусеницы II возраста	66,9	Миграции и прочее	42,2	63
Гусеницы IV—III возрастов	24,7	Паразиты Болезни Птицы Другие факторы внутреннего характера Итого	8,92 0,54 3,39 10,57 23,42	36 2 14 43 95
Куколки	1,28	Паразиты Хищники Другие факторы Итого	0,10 0,113 0,23 0,46	8 10 18 36
Бабочки В целом за одну генерацию	0,82	—	—	0
			173,18	99,53

татов, полученных путем только полевых наблюдений, и не подходят для случаев, когда все или часть воздействий на популяцию определены экспериментально.

Вообще следует иметь в виду, что таблица выживания несет сравнительно мало информации, и ее ни в коем случае нельзя рассматривать как итог исследования динамики численности.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

В результате исследования динамики численности мы получаем значения плотности популяции и различных воздействий на плотность популяции в последовательные генерации. Последовательность этих значений описывается с помощью корреляционной функции. Процессы динамики и движения численности можно считать стационарными и эргодическими. В этом случае корреляционная функция $k_x(t)$ определяется формулой

$$k_x\left(\frac{mT}{n}\right) = \frac{1}{n-m} \sum_{t=1}^{n-m} |x(t+m) - \bar{x}| |x(t) - \bar{x}|, \quad (31)$$

где $\frac{T}{n}$ — интервал времени равный 1 генерации;

$m=0, 1, 2, \dots$ — переменная величина;

$x(t_i)$ — значение величины x в момент времени t_i ;

\bar{x} — среднее арифметическое.

В случае анализа последовательных значений плотности популяции и выживаемости желательно в качестве $x(t_i)$ брать логарифм этих величин.

Пример корреляционной функции последовательности значений плотности популяции приведен на рис. 8. Интервал между последовательными измерениями плотности популяции может быть и меньшим, но обязательно кратным генерации. Этот случай мы разбирать не будем.

Корреляционная функция при $m=0$ показывает величину дисперсии процесса и при $m=1, 2$ и т. д. корреляционный момент между расположенными рядом, через одну генерацию и т. д. значениями анализируемой последовательности.

Быстрое убывание корреляционной функции соответствует слабой связи между удаленными во времени значениями последовательности, в частности, случай, когда при $m > 0$, $k_x = 0$ соответствует процессу без последствия. Близкой к этому случаю является, например, последовательность среднегодовых температур.

Случаю, когда раз произошедшие отклонения от среднего уровня сохраняются длительное время, соответствует медленно убывающая корреляционная функция. Такой характер свойственен, например, процессам изменения генетического состава популяции. Случаю отрицательной обратной связи соответствует переход корреляционной функции через ось абсцисс.

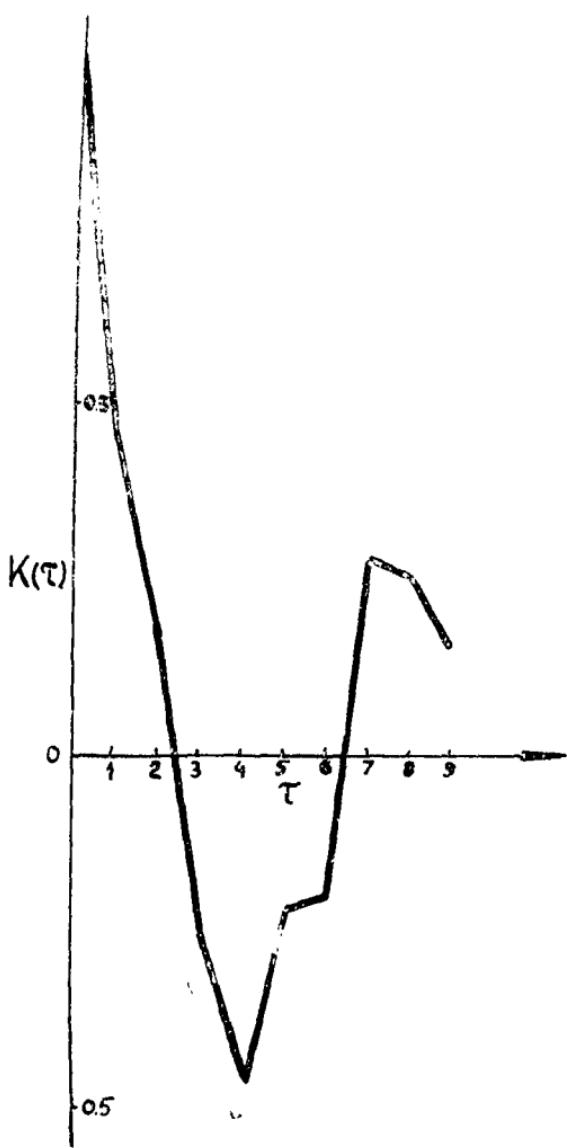


Рис. 8. Корреляционная функция процесса движения численности популяции *Diprion hercyniae* (Htg.), рассчитанная по данным R. F. Morris (1959). τ — измеряется в генерациях.

Зависимость одной последовательности $x(t_i)$ от другой $y(t_j)$ выражается взаимной корреляционной функцией, определяемой формулой

$$k_{xy} \frac{mT}{n} = \frac{1}{n-m} \sum_{r=1}^{n-m} [x(t_{r+m}) - \bar{x}] [y(t_r) - \bar{y}]. \quad (32)$$

Для того, чтобы выяснить достоверность связи, обычно бываю необходимы большие серии наблюдений.

Корреляционные функции служат чисто эмпирической характеристикой процессов движения численности. Если ввести некоторый элемент дедукции, то связь между последовательными значениями измеряемых величин можно представить несложными моделями вида

$$N_{n+1} = K_n N_n \quad K_n = P W_{1(n)} W_{2(n)} \dots W_{m(n)}; \\ W_{j(n)} = f_j(N_n, N_{n-1}, N_{n-2}, W_{j(n-2)} W_{j(n-1)} W_{j(n-3)}); \\ j = 1, 2, \dots m, \quad (33)$$

где:

N_i и $W_{j(i)}$ — значения плотности популяции и воздействий на популяцию в генерации i ;
 P — потенциальная плодовитость.

Константы, входящие в модель, подбираются при помощи имеющихся данных.

Полученная система уравнений дает возможность ответить на вопрос о «вредности» и «полезности» факторов. Достаточно исключить из выражения для K какое-либо воздействие на популяцию. Это будет соответствовать устраниению данного воздействия в природе.

Тогда формулы можно записать в следующем виде:

$$N_{n+1} = K_n N_n; \quad K_n = P W_{1(n)} W_{2(n)} \dots W_{m-1(n)}; \\ W_{j(n)} = f_j(N_n, N_{n-1}, N_{n-2}, W_{j(n-1)} W_{j(n-2)} W_{j(n-3)}); \\ \dots \quad j = 1, 2 \dots m-1. \quad (34)$$

Обе системы рекурентных формул позволяют вычислять значения плотности популяции в последовательных генерациях.

Сравнивая дисперсию и математическое ожидание полученных в обоих случаях последовательностей, можно разрешить вопрос о роли данного фактора в определении процесса движения численности. Эти величины в случае простых уравнений можно вывести аналитически или рассчитать. Результаты анализа наносятся на фазовую диаграмму (рис. 9). Следует иметь в виду, что устранение воздействий на практике, конечно, не приведет к полученным при анализе модели результатам, так как при этом анализируемая система, как правило, будет претерпевать глубокие изменения. Однако направление, в котором будет меняться поведение системы при стимуляции или подавлении данного влияния, все же таким способом возможно предсказать.

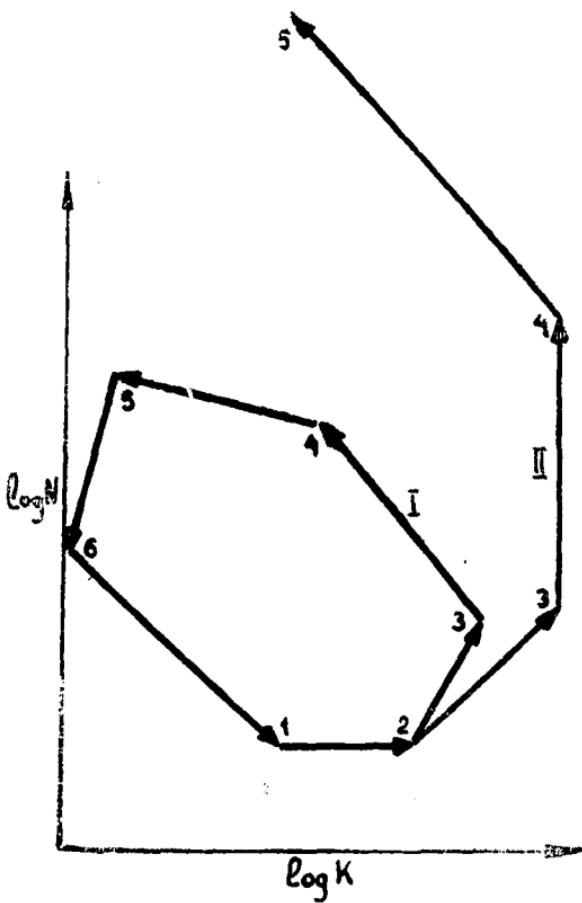


Рис. 9. Фазовый портрет для первой (I) и второй (II) модели.

Моделирование — важный и единственный путь к выбору перспективных направлений экспериментирования.

Мы рассмотрели задачу приблизительного предсказания результатов изменений системы. Что касается предсказания поведения системы данной структуры в будущем по состоянию в прошлом, то это вполне разрешимая задача. Так как решение ее имеет большое практическое значение, приведем его. Предсказание с помощью математической модели в настоящее время широко практикуется (R. L. Edwards, 1962, 1964; A. Kawada, 1963; R. F. Morris, 1959, 1963; M. M. Neilson, R. F. Morris, 1964). Мы в настоящей статье приводим математическое обоснование линейного предсказания, базируясь на работах В. С. Пугачева, 1960; У. Гренандера, 1961; А. Л. Свешникова, 1961; Е. J. Hannan, 1963.

Рассмотрим решение задачи для частного случая стохастической стационарной последовательности N_i . Трансфор-

мируем наши данные так, чтобы $M.O.(N) = 0$. Определим линейную комбинацию значений этой последовательности в текущий и предшествующие моменты времени таким образом, чтобы удовлетворить условию оптимальности. Естественно потребовать, чтобы дисперсия прогноза была минимальной.

$$M.O. \left[\left(N_{j+m} - \sum_{k=1}^n a_k N_{j-k} \right)^2 \right] = \min. \quad (35)$$

Для определения коэффициентов a_k , удовлетворяющих условию (35), достаточно решить систему линейных алгебраических уравнений

$$\sum_{l=1}^n a_l K_N(k-l) = K_N(k+m) \quad (36)$$

$$k=1, 2 \dots n,$$

здесь $K_N(k-l)$, $K_N(k+m)$ — значения корреляционной функции.

Решение приведенного уравнения при условии, что определитель системы не равен 0, занишется в следующем виде

$$a_l = \frac{L'_l}{L}, \quad (37)$$

где $L = |b_{kl}|$; $b_{lk} = K_N(k-l)$,

L'_l — определитель, получающийся из определителя L заменой элементов столбца l элементами $K(m+1)$, $K(m+2) \dots K(m+n)$.

Таким образом, описанное построение линейной предсказывающей модели на основе теории случайных функций отличается от построения множественного корреляционного уравнения, излагаемого в учебниках статистики и основанного на методе наименьших квадратов. Мы считаем возможным использовать положенный в основу этого метода принцип в предсказывающих моделях, т. е. вычислять моменты между входящими в них величинами по всей совокупности имеющихся в распоряжении исследователя данных.

Следует разделять действующие на популяцию процессы по характеру их корреляционных функций. Процессы без последствия не имеет смысла включать в предсказывающую модель; наоборот, процессы, не зависящие от плотности популяции, но имеющие медленно убывающие корреляционные функции, должны включаться в первую очередь. Значения плотности популяции в прошлые моменты времени

также необходимо учитывать. Зависящие от плотности популяции процессы целесообразно учитывать, когда они по-разному связаны с плотностью популяции и обладают различной устойчивостью. Что касается формы модели, то она должна обеспечивать удобство подбора констант, т. е. быть линейной. Однако, так как в качестве переменных можно брать любую функцию от экспериментально определяемых оценок, следует использовать трансформацию этих оценок с тем, чтобы модель отражала представления о взаимодействии введенных в нее величин.

В заключение обзора направлений, в которых используются результаты исследования динамики численности, нужно сказать несколько слов об оценке эффективности тех или иных единовременных мероприятий. Пусть в результате проведения этих мероприятий имеет место смертность $q_1 = 1 - w_1$. Выживаемость от прочих факторов w_2 . Выживаемость от обоих факторов $w_1, 2$. Предполагается, что все три величины определены экспериментально. Тогда эффективность мероприятия должна измеряться величиной $\frac{w_1, 2}{w_2}$, а не величиной $1 - w_1$, как обычно делается, например, при оценке эффективности химической борьбы. Иначе говоря, для оценки эффективности следует сравнивать коэффициенты размножения обработанной и контрольной частей популяции. При этом учитывается только эффект, имеющий место в данной генерации. Для учета последствий данного мероприятия необходимо увеличить промежуток времени, для которого сравниваются коэффициенты размножения.

Для оценки полного эффекта химической борьбы Уатт (K. E. F. Watt, 1963) предложил использовать вариант динамического программирования. Поскольку процесс движения численности включает запаздывающие компоненты, предлагается модификация метода, названная автором «смотрящим вперед программированием».

На фактическом материале строится модель, выражающая плотность популяции в $n+3$ -й генерации (N_{n+3}) через плотность популяции в предыдущих генерациях и показатели погоды T_i . В нее вводится функция, выражающая увеличение коэффициента размножения за счет усиленной селекции в результате проведения борьбы R , и функция, выражающая эффект борьбы Q . Задается порог плотности популяции, при превышении которого имитируется борьба различной интенсивности. Модель имеет вид

$$N_{3+n} = QN_{2+n} \exp \{a_1 - a_2 T_1, n+1 + a_3 T_2, n+1 - a_4 \lg N_{1+n} - a_5 \lg QN_{2+n}\} R. \quad (38)$$

Вычисляя последовательно N_i по приведенной формуле

при различных правилах проведения борьбы и сравнивая с контролем ($Q=1$, $R=1$), автор оценивает эффект, полученный в различных случаях по сумме ΣN_i .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная математика обладает достаточным арсеналом средств для анализа сложных процессов динамики численности. Безусловно, такой анализ выходит за рамки компетенции эколога, не обладающего математическим образованием, и в нашу задачу не входило его изложение. Однако в основу любых математических построений должны быть положены фактические данные о протекании процессов динамики численности во времени. Сбор этих данных — чрезвычайно трудная задача. Она может быть удовлетворительно решена только в том случае, если в эту работу включатся производственные организации.

Л и т е р а т у р а

- Гренандер У., 1961. Случайные процессы и статистические выводы, изд. Иностр. лит., М.
- Пугачев В. С., 1960. Теория случайных функций и ее применение к задачам автоматического управления, Физматгиз, М.
- Свешников А. А., 1961. Прикладные методы теории случайных функций, Судпромгиз.
- Семевский Ф. Н., 1964. Динамика численности непарного шелкопряда на низких уровнях плотности популяции, автореферат канд. диссертации, М.
- Edwards R. L., 1962. A critical appraisal of grasshopper forecast maps in Saskatchewan 1936—1958, J. econ. ent., v. 55, No 3.
- Hannan E. J., 1963. Regression for time series with errors of measurement. Biometrika, v. 50, No 3—4.
- Harcourt D. G., 1962. Design of a sampling plan for studies on the population dynamics of the imported cabbageworm, *Pieris rapae* (L.) (Lepidoptera, Pieridae), Canad. ent., v. 94, No 8.
- Kawada A., 1963. Forecasting the outbreak of injurious insects and diseases of rice in Japan, Symposium of rice problems, Univ. of Hawaii.
- Morris R. F., 1959. Single — factor analysis in population dynamics, Ecol., v. 40, No 4.
- Morris R. F., ed., 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations, Memor. ent. soc. Canad., 31.
- Morris R. F., 1965. Contemporaneons mortality factors in population dynamics, Canad. ent., v. 97, No 11.
- Morris R. F., Miller C. A., 1954. The development of live tables for the spruce budworm, Canad. J. zool., v. 95, No 4.
- Nelson M. M., Morris R. F., 1964. The regulation of European sawfly numbers in the Maritime provinces of Canada from 1937 to 1963, Canad. ent. v. 96, No 5.
- Watt K. E. F., 1961. Mathematical models for use in insect pest control, Canad. ent. suppl. 19.
- Watt K. E. F., 1963. Dynamic programming «look ahead programming», and the strategy of insect pest control, Canad. ent. v. 95, No 5.

РОЛЬ ПИТАНИЯ СОСНОВОГО ШЕЛКОПРЯДА В РАЗВИТИИ МИКРОСПОРИДИОЗА

Среди микроорганизмов, паразитирующих на чешуекрылых-вредителях леса, менее других изучены простейшие (Евлахова, Швецова, 1956, Дядечко, 1966). В последние годы в литературе появились указания о значительной эффективности в подавлении численности насекомых паразитических простейших — главным образом микроспоридий (Исси, 1963; Евлахова, Вихрева, Воронина, 1964; Полтев, Сулимов, 1964; Weiser, 1961). Обнаружено, что микроспоридии способны вызывать эпизоотии, но искусственное создание длительных очагов инфекции оказалось затруднительным. Некоторые исследователи объясняли это редким появлением спор паразита в экскрементах хозяина (Weiser, 1958). Вместе с тем, для пебрины доказано, что наиболее часто заражение происходит именно перорально. В этом случае источником заражения гусениц тутового шелкопряда является пища, находившаяся в непосредственном контакте с экскрементами инфицированных гусениц. Для некоторых насекомых наряду с такой пассивной передачей отмечена и трансовариальная передача инфекционного начала (Суитмен, 1964). Возможно, что различные виды микроспоридий имеют неодинаковый характер распространения.

Помимо прямого действия, оказываемого простейшими на насекомых, когда последние погибают в результате общей инфекции, приводящей к прекращению функционирования органов, микроспоридии вызывают глубокие изменения в физиологии насекомых. Эти изменения выражаются в нарушении фотопериодической реакции, отставании в росте и весе, снижении плодовитости и выживаемости (Veber, Jasic, 1951, Canning, 1962, Исси, Масленникова, 1964; Евлахова, Вихрева, Воронина, 1964).

Ослабление организма хозяина под влиянием абиотических и иных факторов также способствует активации его эндогенных паразитов. Так, известно, что нозематоз пчел служит не первичной, но побочной причиной заболевания, развивающегося лишь у тех пчел, которые по каким-либо иным причинам оказались в ослабленном состоянии. Несмотря на существование ряда подобных наблюдений вопросы возникновения и динамики течения эпизоотий микроспоридиоза остаются почти не изученными.

В случае бактериальных и вирусных заболеваний чешуекрылых показано, что возникновению эпизоотий часто предшествуют условия, способствующие активации латентных

микроорганизмов, присутствующих во внешне здоровых осоках (Кожанчиков, 1956, Гершензон, 1964, Полтев, 1963 и др.). К таким условиям в первую очередь следует отнести характер питания. Нехватка корма или питание неблагоприятным кормом часто приводят к ослаблению популяции, что предшествует развитию эпизоотии. Заметную роль при этом для фитофагов играет соотношение в корме азотистых веществ и углеводов. Смещение содержания обоих веществ или одного из них в любую сторону от оптимума способно вызвать у насекомых депрессию и понижение устойчивости к инфекции (Тимофеева, 1952, Евлахова, Швецова, 1956). Некоторые авторы выдвигали предположение, что подобная зависимость существует и при эпизоотиях, вызываемых простейшими.

Целью настоящего исследования и было выяснить, существует ли прямая связь между условиями питания соснового шелкопряда и развитием его паразита из рода *Nosema*.

Работа проводилась в Негорельском лесхозе Белорусской ССР. Фактором, изменяющим качество корма шелкопряда — сосновой хвои, служил многолетний люпин *Lupinus polypodus* Lindl., введенный в однотипные с контролем культуры сосны за 10 лет до постановки опыта. Контрольными являлись условия сухого сосновяка верескового типа. Именно в таких насаждениях в Белоруссии наиболее часто возникают очаги соснового шелкопряда. Контроль находился в непосредственной близости от опытной площади.

Гусениц соснового шелкопряда выращивали в изоляторах на растущих деревьях. На контрольной и опытной пробных площадях модельные деревья выделяли методом случайной выборки. При размещении изоляторов всюду соблюдали равные условия их освещенности. Общее число гусениц в варианте, необходимое при изучении разности средних, вычисляли по формуле $n = \frac{t^2}{k^2}$, где t — показатель вероятности безошибочных суждений ($t = 1,96$), k — показатель точности, т. е. допустимая неточность ($k = 0,20$). Объем выборки, вычисленный по этой формуле, позволяет с достаточной точностью характеризовать генеральную совокупность. В пределах пробной площади молодых гусениц, только что вышедших из яиц, размещали в 6 изоляторах по 50 штук в каждом. Перезимовавших гусениц размещали в 9 изоляторах по 25 штук. По мере роста гусениц и уничтожения ими хвои изоляторы снимали и после проведения необходимых учетов вновь развещивали на те же деревья. Ни в одном случае гусеницы не испытывали нехватки корма: смена изоляторов производилась всегда при наличии в них большой части неповрежденной хвои. Настоящий опыт охватывал 2 независимые генерации соснового шелкопряда.

Для первоначального распределения по изоляторам гусеницы были получены из смешанных образцов яиц, отложенных бабочками в лаборатории. Таким образом, вероятность занесения инфекции с опытным материалом была равной для контроля и опыта. В дальнейшем распространение микроспориоза и его развитие было связано лишь с состоянием гусениц.

Внешние симптомы заболевания гусениц микроспориозом фактически отсутствуют. О начавшемся заболевании можно судить лишь по потере аппетита и по неравномерному росту гусениц одной кладки. Единственным достоверным критерием поражения гусениц болезнью служит обнаружение в погибших особях спор паразита. Учитывая это, всех погибших гусениц собирали и хранили на ватных матрасиках для последующего микроскопического их исследования. Определение непосредственной причины гибели гусениц было осуществлено научным сотрудником ВИЗР А. Я. Лесковой. Во всех погибших гусеницах были обнаружены споры микроспоридии *r. Nosema*.

Введение многолетнего люпина в культуру сосны обычновенной приводит к значительным изменениям в характере всего биогеоценоза. В заметной степени при этом меняется качество (химический состав и физические свойства) хвои (Воронцов, Ижевский, 1966). Условия опыта нивелировали все факторы внешнего воздействия на гусениц, кроме пищевого. Это позволило все отмеченные различия в характере развития шелкопряда отнести за счет влияния качества корма.

Хвоя сосны в своем составе всегда содержит необходимые для развития соснового шелкопряда питательные вещества. Тем не менее количество последних и соотношение различных их групп значительно варьирует в процессе роста дерева под влиянием постоянно изменяющейся внешней среды и не одинаково в различных экологических условиях. Ранее показано (Ижевский, 1966), что более полное по сравнению с белками усвоение гусеницами растворимых углеводов (пентоз, гексоз и олигосахаридов) и одновременно значительно более высокая изменчивость их концентрации в корме под влиянием внешних условий приводят к тому, что углеводы выступают в роли минимум-фактора при питании соснового шелкопряда. Поэтому для характеристики качества корма гусениц особое значение имеют сведения по содержанию в ней этих веществ. Кроме того, для гусениц, только что вышедших из яиц, важную роль играют физические свойства корма — жесткость хвои. Явное предпочтение гусеницы в этот период отдают более мягкой хвои с тонким эпидермальным слоем.

Таблица I

Характеристика качества корма соснового шелкопряда
(однолетняя хвоя)

Показатели качества корма	Пробная площадь	$M \pm m$	σ	td	ti
Влажность хвои (в % к сырому весу)	Контрольная	$46 \pm 0,6$	2,98	6,5	2,1
	С люпином	$51 \pm 0,5$	2,43		
Коэффициент жесткости хвои	Контрольная	$33,3 \pm 0,5$	3,16	4,8	2,8
	С люпином	$37,4 \pm 0,7$	4,01		
Белковый азот	Контрольная	$1,08 \pm 0,02$	0,08	5,0	3,8
	С люпином	$1,18 \pm 0,01$	0,04		
Гексозы	Контрольная	$2,48 \pm 0,23$	0,72	0,8	
	С люпином	$2,26 \pm 0,17$	0,54		
Олигосахариды	Контрольная	$5,14 \pm 0,09$	0,31	5,8	
	С люпином	$4,04 \pm 0,17$	0,56		
Сумма сахаров	Контрольная	$7,90 \pm 0,11$	0,39	6,6	
	С люпином	$6,70 \pm 0,14$	0,49		

В табл. 1 приведены некоторые показатели, характеризующие качество корма гусениц на контроле и в опыте. За исключением гексоз значения всех приведенных показателей обнаруживают достоверные различия на контроле и на пробе с люпином. Эти различия оставались достоверными на протяжении двух вегетаций при всех погодных изменениях. Хвоя сосен, находящихся под влиянием люпина, значительно жестче, чем хвоя контрольных сосен, содержит больше белковых веществ и обеднена растворимыми углеводами.

Питание хвоей разного качества приводит к заметным изменениям в характере развития соснового шелкопряда. Коэффициент усвоения корма, показывающий отношение усвоенной части корма ко всему поглощенному, на контроле значительно выше, чем на пробе с люпином. Питание менее благоприятным кормом приводит к замедлению развития гусениц на пробной площади с люпином. Прежде всего это выражается в более медленном накоплении их биомассы (табл. 2). В опыте, когда все погибшие гусеницы в той или иной мере были заражены микроспоридиозом, снижение темпов роста гусениц можно отнести как за счет питания неполноценным кормом, так и за счет ослабляющей деятельности патогенных микроорганизмов.

Показатели развития гусениц в разных условиях

Показатели развития	Пробные площадки	
	н контрольная	с люпином
Вес гусениц (в мг):		
ко времени ухода на зимовку	136	127
к моменту окукливания	3433	3290
Средний вес куколок	2955	2799
Суточная прибавка в весе (в мг) за период:		
до зимовки	2,6	2,5
после зимовки	40,8	39,2
Коэффициент усвоения пищи за период:		
до зимовки	40,7	32,5
после зимовки	42,6	33,6

Сами по себе отмеченные различия в качестве корма едва ли способны привести к существенным изменениям в выживаемости гусениц. Однако обедненная углеводами более жесткая хвоя приводит к ослаблению организма гусениц, снижает их сопротивляемость внешним воздействием и, в частности, способствует активации и развитию микроспоридий. Деятельность микроспоридий на фоне существующих различий в физиологическом состоянии гусениц проявляется в изменении смертности гусениц из опыта в сравнении с контрольными.

Выживаемость гусениц в насаждении с люпином была постоянно ниже, чем в контрольном. Изменение выживаемости за генерацию хорошо описывается гиперболой вида $y = a - bx + \frac{c}{x}$. Наиболее интенсивно снижение выживаемости происходит на ранних возрастах гусениц. Гусеницы старших возрастов в состоянии поглощать хвою любой жесткости, предпочитая при этом наиболее питательную ее часть. К тому же взрослые гусеницы более устойчивы к инфекционным заболеваниям и, в частности, к микроспоридиозу (Blunck, 1956, Исси, 1964). По мере роста гусениц и отпада на ранних этапах развития наиболее слабых особей, постепенно происходит снижение темпов смертности. У гусениц IV—V возрастов после зимовки выживаемость фактически остается на одном уровне.

Анализ выживаемости гусениц за генерацию показал высокую достоверность влияния качества корма шелкопряда на смертность от микроспоридиоза (табл. 3). Таким образом, приведенные данные позволяют заключить, что изме-

Смертность гусениц от микроспоридиоза

Пробная площадь	С м е р т н о с т ь						
	за осень	за весну-лето	за генерацию			в % к контролю	
			M ± m	σ	td		
Контрольная	12,7	9,1	20,6 ± 2,34	5,23	4,5	2,6 4,0	100
С люпином	26,1	16,6	38,4 ± 3,20	7,16		6,9	146

нения в качестве корма соснового шелкопряда, вызванные введением в насаждение многолетнего люпина, способствуют активации микроспоридий р. Nosema, находящихся ранее в латентном состоянии. Смертность гусениц от микроспоридиоза возрастает на 46% за генерацию. При условии, когда отношения между шелкопрядом и средой удерживаются в пределах, близких к норме для данного вида насекомого (в контроле), заметной эпизоотии не возникает. Но при смещении экологических условий (изменении качества корма), в сторону от оптимума микроорганизмы выходят из-под контроля хозяина и возникает эпизоотия.

Л и т е р а т у р а

Воронцов А. И., Ижевский С. С., 1966. Роль многолетнего люпина в устойчивости сосновых культур к сосновому шелкопряду. Сб. «Пути повышения продуктивности лесов». Материалы Всесоюзного совещания по повышению продуктивности лесов, Минск.

Гершензон С. М., 1964. Основные черты эпизоотологии вирусных болезней насекомых. Сб. Исследования по биометоду борьбы с вредителями сельского хозяйства и лесного хозяйства, Новосибирск.

Дядечко Н. П., 1966. Микробиологический метод борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур в США. Журн. «Микробиология», т. 35, вып. 6.

Евлахова А. А., Вихрева И. В., Воронина Э. Г., 1964. Некоторые результаты изучения энтомофторозов и протозоонозов. Сб. Исследования по биометоду борьбы с вредителями сельского хозяйства и лесного хозяйства, Новосибирск.

Евлахова А. А., Швецова О. И., 1956. Состояние и перспективы микробиологического метода борьбы с вредными насекомыми. В кн. «Инфекционные и протозойные болезни полезных и вредных насекомых», Сельхозгиз, М.

Евлахова А. А., Швецова О. И., 1966. Задачи исследований по микробиологическому методу борьбы с вредными насекомыми. Журнал общей биологии, т. 27, № 4.

Ижевский С. С., 1966. Влияние люпина на устойчивость культур сосны к поражению сосновым шелкопрядом. Журн. «Лесное хозяйство», № 12.

Исси И. В., 1963. Протозооноз капустной белянки в Ленинградской области и его значение для прогноза. Труды ВНИИ защиты растений, вып. 19.

Исси И. В., 1964. Микроспоридиоз капустной белянки и других насекомых и его биологическое значение. Автореферат канд. диссертации.

Исси И. В., Масленникова В. А., 1964. Влияние микроспоридиоза на диапаузу и выживаемость наездника *Apanteles glomeratus* L. (Нутиноптера, Braconidae) и капустной белянки *Picris brassicae* L. Энтомол. обозр., т. 43, № 1.

Кожанчиков И. В., 1956. Эпизоотия и эколого-физиологические особенности насекомых. В кн. «Инфекционные и протозойные болезни полезных и вредных насекомых», Сельхозгиз, М.

Полтев В. И., 1963. Теоретические основы микробиологического метода борьбы с вредными насекомыми. В кн. «Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми», АН СССР, М.

Полтев В. И., Сулимов В. Т., 1964. Микроспоридиоз сибирского шелкопряда. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биологическая, № 12(3).

Суитмен Х., 1964. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями. «Колос», М. (пер. с англ.).

Тимофеева Е. Р., 1952. Значение пищевого фактора в полиэдрином заболевании пешарного шелкопряда. Труды ВНИИ защиты растений, вып. 4, Л.

Blunck H., 1956. Is there a possibility of using Microsporidiosis for biological control of Picidae. — Proc. of the 10 th Intern. Congress of Entomology, 4.

Canning E. V., 1962. The pathogenicity of Nosema *locustae* Canning. — J. Insect. Pathology, v. 4, № 2.

Veber J., Jasic J., 1961. Microsporidia as a factor in reducing the fecundity in insect. — J. Insect Pathology, v. 3, № 2.

Weiser J., 1958. Unterlagen der Taxonomie der Microsporidien. — 1 Int. Conf. Insect Pathology and Biol. Control, Praha.

Weiser J., 1961. Protozoa deatthes in insect. control. Proc. X intern. Congr. entomol., v. 4.

Г. Г. МАРТЫНОВА

К БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ СОСНОВОЙ ПЯДЕНИЦЫ В ПЕРИОД ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ (1960—1966 гг.)

Сосновая пяденица широко распространена в Европе и Азии. На территории СССР очаги массового размножения сосновой пяденицы отмечаются во многих местах: на севере, в центре и на юге Европейской части, на Кавказе, Урале, в Сибири, Саянах и Алтае. («Вредители леса», Справочник, 1955).

Как «вредное лесное насекомое», сосновая пяденица достаточно подробно описана в русской литературе еще в 1845 г. («О вредных лесных насекомых», 1845). Однако о вредной деятельности ее в лесах России не было ничего известно вплоть до сообщений Рудзкого о повреждении гусеницами сосновой пяденицы нескольких сот десятин соснового жердняка в 1856 г. во Владимирской губернии и в 1860 г. в Рожновом бору (Кеппен, 1883). Затем за 30 по-

следних лет XIX столетия наблюдался ряд вспышек массового размножения сосновой пяденицы (1870—1871, 1884, 1887—1890, 1899 гг.). Характерной для них была внезапность появления огромного числа вредителей и значительный ущерб, причиненный лесам России (Тидеман, 1877; Генко, 1889; Якобий, 1890; Архипов, 1891; Тольский, 1902; Колосов и Никитин, 1929).

Условия первой четверти XX столетия явно не благоприятствовали размножению сосновой пяденицы. Повышение ее численности наблюдалось только в 1910 г. в Курляндии. (Плотников, 1914).

С 1928 г. вспышки массового размножения сосновой пяденицы наблюдаются почти непрерывно то в одной, то в другой части ее ареала (рис. 1).

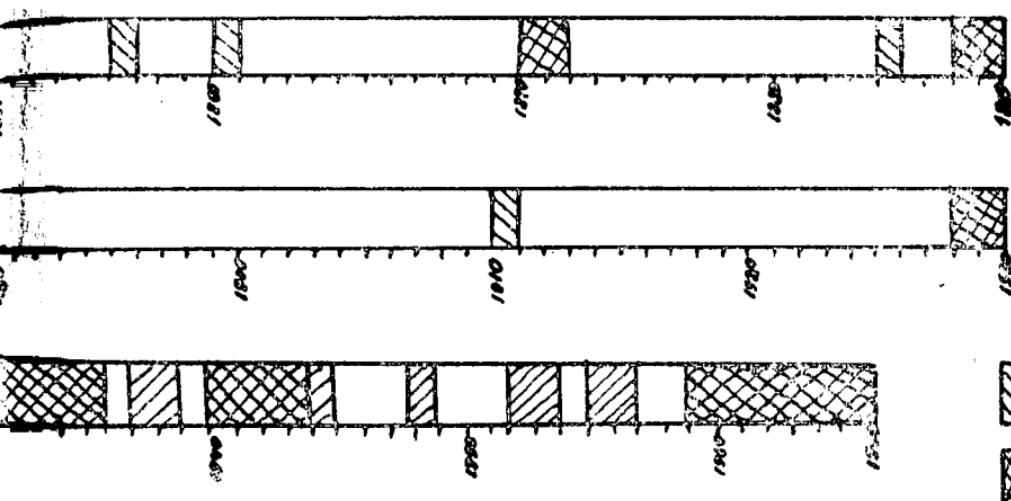


Рис. 1. Вспышки массового размножения сосновой пяденицы на территории СССР за 115 лет:

I — площадь распространения вспышки менее 10 тыс. га;
II — площадь распространения вспышки более 10 тыс. га.

Последняя вспышка массового размножения сосновой пяденицы в Советском Союзе имела место в 1960—1966 гг.

По силе распространения эта вспышка намного превосходила все описанные выше. Она охватила ряд лесхозов Белоруссии и Украины (Рывкин, 1964; Авраменко, Спектор, 1965; Анфинников, 1965). На территории РСФСР градация сосновой пяденицы распространилась на значительной части сосновых лесов в 28 областях, краях и автономных республиках. Особенно сильного развития вспышка достигла в Белгородской, Воронежской, Ульяновской, Томской, Курганской, Челябинской областях, Татарской и Чувашской АССР.

В период с 1960 по 1966 гг. подъем и спад численности

сосновой пяденицы охватывали не сразу весь ареал, а постепенно. Так, в 1963—1964 гг. в Пензенской, Ульяновской, Томской и Саратовской областях происходило затухание вспышки сосновой пяденицы, в то время, как в Белгородской, Воронежской, Курганской областях продолжалось расширение ее очагов и нарастание численности в них. Отличительной чертой этой вспышки явилось то, что в большинстве районов она не достигла большой силы. На значительной площади (свыше 150 тыс. га) очаги затухли в результате деятельности паразитов и болезней. На площади 200 тыс. га очаги были ликвидированы при помощи химборьбы. В ряде районов произошло усыхание насаждений, объеденных сосновой пяденицей.

Наибольшего распространения вспышка сосновой пяденицы достигла в 1962 г. В течение 1963 г. площадь очагов ее значительно сократилась, а в 1964 г. резко пошла на убыль.

Площадь очагов сосновой пяденицы по РСФСР составляла на конец 1965 г. 53,1 тыс. га, на конец 1966 г. — 8 тыс. га. В оставшихся очагах произошло в 1967 г. резкое падение численности сосновой пяденицы (по данным Министерства лесного хозяйства РСФСР).

Изучение биоэкологических особенностей сосновой пяденицы проводилось в период ее вспышки в сосновых насаждениях Белгородской и Воронежской областей в 1964—1966 гг.

ОЧАГИ СОСНОВОЙ ПЯДЕНИЦЫ

Эшерих (Escherich, 1931) считает, что очаги сосновой пяденицы возникают прежде всего в скучных плохо растущих насаждениях в возрасте 35—70 лет на тощих почвах. По Энгелю (Engel, 1942) численность сосновой пяденицы в смешанных насаждениях не достигает такого высокого уровня как в чистых, хорошо сомкнутых культурах.

А. И. Ильинский (1952) указывает, что первичные очаги сосновой пяденицы приурочены к внутренним частям сосновых насаждений с полнотой 0,8—1,0 чистых, чаще искусственного происхождения, расположенных на ровных и повышенных рельефах и относящихся чаще к группе боров зелено-мошников, реже — к кустарниковым борам. Вторичные очаги вспышек возникали в насаждениях тех же типов, но с меньшей полнотой или в смешанных насаждениях.

По А. И. Воронцову (1963) очаги сосновой пяденицы образуются преимущественно в сосновых культурах 25—70-летнего возраста, приурочены чаще всего к соснякам-зелено-мошникам, но в годы пандемических вспышек могут распространяться и в более влажных типах леса (сосняках мози).

ниевом и долгомошниковом). Очаги также встречаются в сухих борах и сосново-еловых субборях.

С. С. Прозоров (1956) в Западной Сибири наблюдал очаги сосновой пяденицы чаще всего в типе бор ягодниковый, реже — в типе бор травяной, еще реже — в типе сухой бор.

Во время градации сосновой пяденицы в Курганской области (1959—1964 гг.) наибольшее распространение пяденица имела в типах леса: бор-зеленомошник и бор-брусличник. Очаги сосновой пяденицы в Белгородской и Воронежской областях мы наблюдали только в типе леса — свежая субборь. Сосновые насаждения в Белгородской области произрастают в неблагоприятных условиях. Бедная, скудная почва, неравномерное выпадение осадков, частые засухи и связанные с ними резкие колебания уровня грунтовых вод препятствуют нормальному развитию насаждений. Ежегодное сгребание подстилки населением приводит к обеднению почв в насаждениях, оскудению биоценозов. Слой гумуса в таких насаждениях не превышает 0,7—1,5 см, напочвенный покров представлен 3—7 видами растений (в основном мх). Многие насаждения заражены корневой губкой. Очаги сосновой пяденицы имели распространение в культурах сосны в возрасте от 14 до 37 лет.

В лесах Белгородской и Воронежской областей встречались как первичные, так и вторичные очаги сосновой пяденицы, возникшие после проведения в этих насаждениях химборьбы (урочища «Новиковская сосна», «Голофеевская сосна»). Миграционных очагов сосновой пяденицы не наблюдалось.

ФАЗЫ ВСПЫШЕК МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ СОСНОВОЙ ПЯДЕНИЦЫ

Кривая изменения численности популяции для каждого вида на протяжении одного периода массового размножения специфична. У сосновой пяденицы по К. Эшериху (1931) вспышка длится 5—6 лет, причем начальная фаза длится 1 год, проромальная — 1—2 года, эруптивная (фаза кульминации) — 2 года и кризис — 1 год; во время кульминации вспышки вредитель сильно или наголо объедает кроны деревьев. Наблюдались случаи более коротких вспышек, которые после первого же года заметного объедания хвои в насаждении шли на убыль в результате резких колебаний погодных условий или деятельности паразитов. Вспышки такого рода наблюдались в Германии в 1936—1937 гг., 1941—1945 и 1952—1956 гг. в ФРГ (Subkley, 1939; Engel, 1942; Schwerdtfeger, 1952; Ohnesorge, 1964).

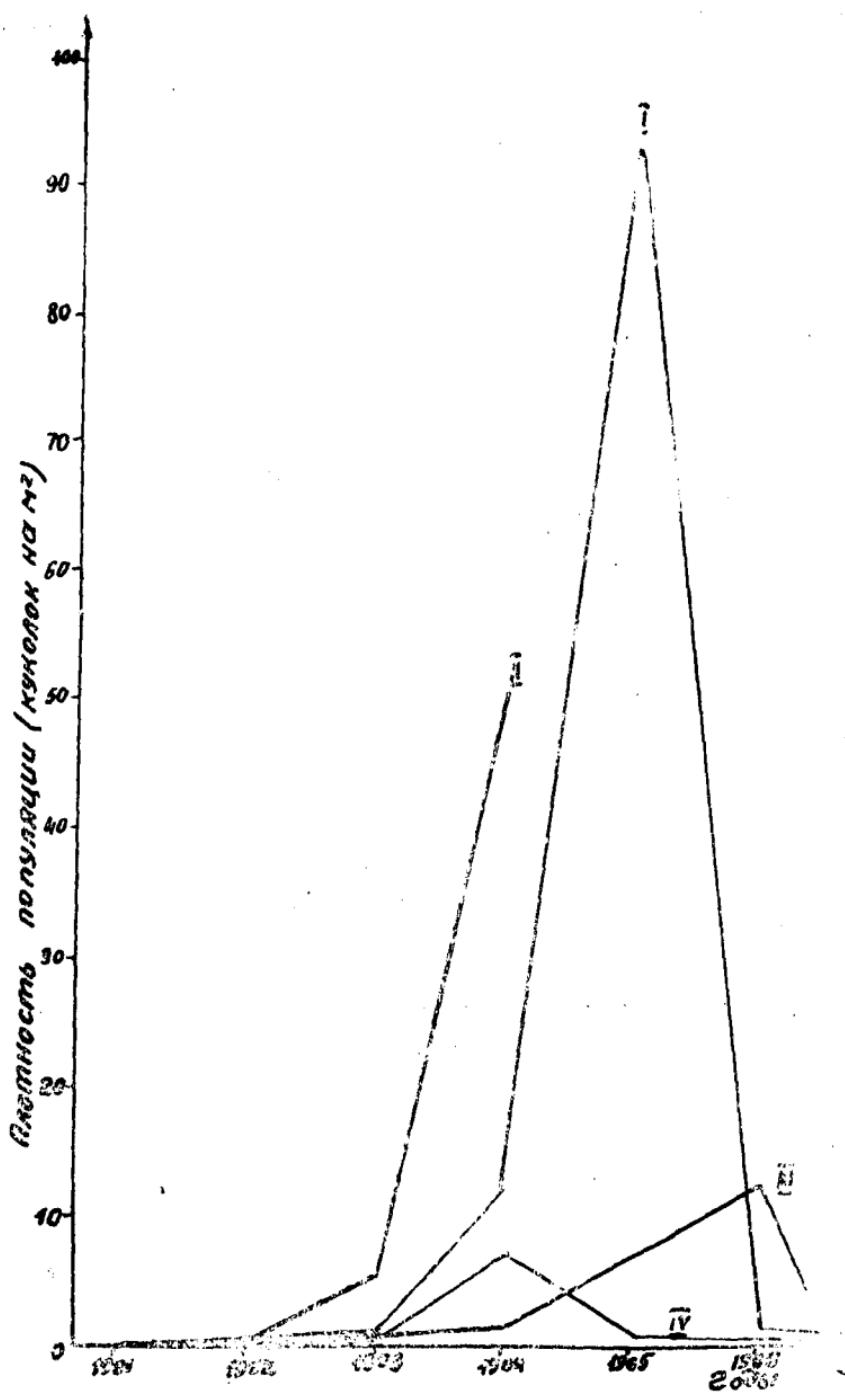


Рис. 2. Схема развития вспышки массового размножения различных популяций сосновой пяденицы:
 I — Цавыдовский лесхоз (кв. № 40); II — Старо-Оскольский лесхоз (ур-ще «Барские бугры»); III — Старо-Оскольский лесхоз (ур-ще «Обуховская дача»); IV — Валуйский лесхоз (ур-ще «Пристенская сосна»).

По А. И. Ильинскому продолжительность вспышек сосновой пяденицы составляет 8 лет, из которых 3 года приходятся на вторую фазу. А. И. Воронцов (1962) считает, что вспышка сосновой пяденицы длится 6—8 лет. По Ю. И. Новоженову (1966) протекание вспышки в каждой из популяций сосновой пяденицы, населяющей изолированный древостой, специфично, причем максимальный уровень численности популяции подчас наблюдается в разные годы.

Как уже говорилось выше, вспышка массового размножения сосновой пяденицы 1960—1966 гг. проходила по-разному в различных географических районах. В Белгородской области увеличение численности сосновой пяденицы впервые отмечено в 1961 г., однако вспышка протекала по-разному как в разных насаждениях, так и в разных участках одного насаждения (рис. 2). В одних насаждениях продолжительность вспышки составила 3 года, в других — 4—5 лет. Максимальный уровень численности пяденицы в этих насаждениях также приходится на разные годы. Только в двух насаждениях (вернее в их частях) вспышка достигла кульминации, т. е. насаждения были объедены почти наголо. В остальных насаждениях кризис наступил после продромальной фазы (табл. 1). Количественные показатели вспышек различных популяций сосновой пяденицы очень варьировали.

ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ СОСНОВОЙ ПЯДЕНИЦЫ

Уровень численности сосновой пяденицы в период вспышек ее массового размножения на территории СССР бывает чаще всего довольно высоким. Н. Генко (1889) отмечает, что во время градации сосновой пяденицы 1887—1888 гг. в Симбирской губернии численность куколок ее составляла от 17 до 411 штук на 1 м². А. Якобий в то же время в Казанском уезде наблюдал 154—190 куколок на 1 м². А. Тольский (1902) отмечает, что во время подъема численности сосновой пяденицы в 1899 г. плотность ее составляла от 80 до 260 куколок на 1 м². По В. Плотникову (1914), в 1910 г. в Курляндии численность оккуливающих гусениц сосновой пяденицы составила 230 шт. на 1 м².

Во время градации сосновой пяденицы в Челябинском и Курганском округах (1928) численность куколок пяденицы на 1 м² достигала 214 штук (Колосов и Никитин, 1929). В Воронежской области в 1929—1932 гг. плотность пяденицы достигала 500 куколок на 1 м² (Белоус, 1932; Захаров, 1930).

В Германии, по Эшериху (1931), наличие 6 куколок сосновой пяденицы на 1 м² грозит сплошным объеданием хвои и является критическим числом для насаждений любого возраста. По наблюдениям Зубклева (1939) и Энгеля (1942),

Плотность популяций сосновой пяденицы в сосновых насаждениях Бел

Лесхоз	Урочище	Участки	Весна 1964 года		
			фаза вспышки	плотность сред- няя	макси- маль- ная
Валуйский	«Пристенская сосна»	молодняки средневозрастные	нарастание	1,0 3,5	6 15
	«Двулученская сосна»	средневозрастные	нарастание	1,0	5
Ново- Оскольский	«Раевка»	молодняки средневозрастные	нарастание нарастание	1,2 1,0	4 3
Старо- Оскольский	«Барские бугры-І»	молодняки средневозрастные (кв. 169), то же (кв. 163)	нарастание нарастание кульминация	18,4 15,1 50,1	34 25 99
	«Барские бугры-ІІ»	средневозрастные	нарастание	0,9	7
	«Сорокинское болото»	средневозрастные	нарастание	4,0	11
	«Обуховская дача»	молодняки средневозрастные	--	--	--
	«Новиковская сосна»	средневозрастные	--	--	--
	«Голофеевская дача»	молодняки	--	--	--
Давыдовский	«Николаевская сосна»	средневозрастные	--	--	--

в очагах сосновой пяденицы 1936—1937 гг. в Германии численность ее составляла 10—23 куколки на 1 м². По данным Ф. Швердтфегера (1952), плотность популяций сосновой пяденицы в период депрессии редко опускается ниже 10 куколок на га.

Во время последней градации сосновой пяденицы 1960—1966 гг. в СССР плотность популяций сосновой пяденицы достигала в Сумской области 380 куколок на 1 м² (Анфинников, 1965), нескольких сотен штук куколок на 1 м² в Чувашской и Татарской АССР, 390 куколок на 1 м² в Курган-

Таблица 1

городской и Воронежской областей в 1964—1965 гг. (по куколкам на 1 м²)

Весна 1965 года			Осень 1965 года			Весна 1966 года		
фаза вспышки	плотность		фаза вспышки	плотность		фаза вспышки	плотность	
	сред- няя	макси- маль- ная		сред- няя	макси- маль- ная		сред- няя	макси- маль- ная
кризис	0,2	2	депрессия	0,05	1	—	—	—
кризис	0,9	7	депрессия	0,03	2	—	—	—
кризис	0,7	2	—	—	—	—	—	—
—	—	—	кризис	0,1	2	—	—	—
кризис	0,1	1	—	—	—	—	—	—
после хим. борьбы	0,2	1	—	—	—	—	—	—
—	0,3	2	—	—	—	—	—	—
нарастание	6,0	8	кризис	1,1	2	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—
нарастание	0,1	1	нарастание	12,5	38	кризис	12,3	41
нарастание	5,2	11	нарастание	12,5	38	кризис	12,3	41
нарастание	0,2	2	нарастание	0,7	1	нарастание	0,7	2
нарастание	-0,2	4	нарастание	1,7	4	нарастание	1,6	4
кризис	94,6	270	кризис	1,4	4	—	—	—

ской области, 8—10 куколок на 1 м² в Московской области (Щелковский, Ногинский лесхозы), 141 куколка на 1 дерево в Савальском лесничестве Воронежской области.

Максимальная плотность куколок на 1 м², обнаруженная нами, составила 270 штук в Воронежской области и 99 штук в Белгородской области (табл. 1). Средняя и максимальная плотности у разных популяций сосновой пяденицы в одном и том же году и в одной популяции в разные годы варьируют в широких пределах (табл. 1).

В литературе приводятся данные о том, что численность

сосновой пяденицы гораздо ниже в смешанных насаждениях (Echerich, 1931; Engel, 1942; Малышева, 1963). Мы наблюдали сосновую пяденицу почти исключительно в чистых сосновых насаждениях и только в одном насаждении — «Обуховская дача» — с небольшой примесью берески. Максимального уровня численность сосновой пяденицы достигла в этом насаждении позже, чем в других, и он был сравнительно невысок (12,3 шт. на 1 м²). То же наблюдалось и в Московской области, где в сосново-еловых насаждениях численность была в 4 раза меньше, чем в чистых сосновых.

Как уже говорилось выше, очаги сосновой пяденицы, исследуемые нами, приурочены к типу условий местопроизрастания В₂ (свежая суборь). Однако насаждения резко отличаются по типам напочвенного покрова, поэтому мы разбили их на три группы.

- I — подстилка систематически убирается, покрытие мхом не более, чем на 30% («Пристенская сосна»);
- II — подстилка убирается местами, покрытие мхом до 70% («Обуховская дача»);
- III — подстилка не убирается, слой ее достигает толщины 10 см («Николаевская сосна»).

Наибольшая как средняя, так и максимальная плотность популяции сосновой пяденицы наблюдалась в насаждении, где подстилка не убиралась. В насаждениях, где подстилка ежегодно сгребается, плотность пяденицы неодинакова, но может быть высокой («Барские бугры-1»). Во всяком случае отсутствие подстилки не является сдерживающим фактором при распространении вспышки массового размножения сосновой пяденицы.

Результаты многочисленных исследований очагов различных вредителей показывают, что очаги всегда возникают в ослабленных насаждениях, чаще всего подвергающихся разнообразным отрицательным воздействиям или произрастающим в неблагоприятных условиях жизни (Ханисламов, 1958, 1962; Гриимальский, 1961; Руднев, 1962).

Состояние сосновых насаждений Белгородской и Воронежской областей, созданных на старых пашнях, летучих песках и пустырях, неудовлетворительное. Средняя высота и диаметр деревьев в насаждениях значительно ниже нормальных, разряды высот IV и V. Среди указанных насаждений есть более и менее ослабленные. К наиболее ослабленным насаждениям относится урочище «Барские бугры-1», Старо-Оскольского лесхоза. В насаждении действует очаг корневой губки, подстилка ежегодно сгребается, слой гумуса не превышает 0,7 см, грунтовые воды расположены глубоко.

Насаждения Валуйского («Пристенская сосна») и Давыдовского лесхозов («Николаевская сосна») находятся в лучшем состоянии. В Валуйском лесхозе это обусловлено

близким расположением грунтовых вод. В Давыдовском лесхозе не сгребается подстилка, почвенные условия гораздо лучше, кроме того, насаждения там представлены крупным массивом и менее подвержены неблагоприятным влияниям.

К относительно ослабленным можно отнести насаждения урочища «Обуховская дача». Почвенные условия в них значительно лучше (эти насаждения произрастают на серых лесных почвах), но там широкое распространение получила корневая губка.

Анализ плотности сосновой пяденицы в этих насаждениях показывает, что она достигла высокого уровня как в ослабленных насаждениях, так и в насаждениях, находящихся в лучшем состоянии (табл. 1). Однако темпы развития вспышки наибольшие в ослабленных насаждениях и только в них она достигла своей кульминации. В лучших же насаждениях плотность сосновой пяденицы достигала значительной величины (до 270 шт. на 1 м²), но эта популяция была в них обречена на гибель в связи с высокой степенью зараженности ее паразитами.

В довольно ослабленном насаждении «Обуховская дача» максимальная плотность сосновой пяденицы была сравнительно невелика (12,5), причем большая часть из них была заражена паразитами. Темпы вспышки замедленные. Объясняется это в какой-то степени сложностью биоценоза: в нем произрастает береза, имеется подрост дуба и осины, несколько богаче энтомофауна.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОСНОВОЙ ПЯДЕНИЦЫ В НАСАЖДЕНИЯХ

Распределение сосновой пяденицы в насаждениях изучалось на фазе яйца, гусеницы, пронимфы и куколки.

Количество яиц в кронах молодых насаждений значительно меньше, чем в средневозрастных насаждениях (табл. 2). Количество яиц, отложенных на деревьях вблизи опушки, намного меньше, чем на деревьях внутри насаждений. В низкополнотных насаждениях количество отложенных яиц значительно меньше, чем в высокополнотных (табл. 2).

Таблица 2

Количество яиц сосновой пяденицы в центральной части и вблизи опушек насаждений разного возраста и полноты (Валуйский лесхоз, 1964 г.)

Характеристика насаждений	Среднее количество яиц на крону	
	в центре насаждения	вблизи опушек
Молодняки, полнота 0,9	39±18	4±1,4
Средневозрастные, полнота 0,8	320±78	18±4,6
Приспевающие, полнота 0,5	10±6,2	—

На деревьях, расположенных в пониженных местах, яиц откладывается больше, чем на деревьях, расположенных на всхолмлениях (табл. 3).

Таблица 3

Количество яиц в кронах деревьев в зависимости от рельефа
(Валуйский лесхоз, 1964 г.)

Характеристика насаждений	Среднее количество яиц на крону		
	для всего насаждения	в пониженнях	на всхолмлениях
Средневозрастные, полнота 0,8	310±71	465±95	73±17

Количество яиц, отложенных в крону, находится в прямой зависимости от величины кроны. Предпочтения угнетенным деревьям (по Крафту) при откладке яиц бабочками сосновой пяденицы не обнаружилось (табл. 4).

Таблица 4

Количество яиц сосновой пяденицы в кронах деревьев, различных по классам Крафта (Валуйский лесхоз, 1964 г.)

Деревья по классам Крафта	Средняя длина ветвей кроны в пог. м.	Среднее количество яиц на крону	Среднее количество яиц на пог. м. ветки
I — исключительно господствующие	87,0	308±256	9,4
II и III — господствующие и соподствующие	53,1	319±142	6,0
IV — угнетенные	21,8	87,3±52	4,0
В среднем	53,9	310±107	5,8

Мы изучали распределение гусениц в кроне в зависимости от состояния деревьев.

По литературным данным (Ханисламов и др., 1962), поселение гусениц некоторых первичных вредителей леса в связи с их избирательной способностью к корму в кронах ослабленных, плохо развитых деревьев значительно выше, чем в кронах здоровых, хорошо развитых деревьев.

У сосновой пяденицы такой зависимости между поселением гусениц и состоянием кроны нами не было обнаружено. Напротив, коэффициенты поселения гусениц в кронах хорошо развитых деревьев намного выше, чем таковые в кронах угнетенных деревьев (табл. 5).

О распределении окукливающихся гусениц и куколок в литературе имеется много данных, иногда противоречивых.

Коэффициенты поселения гусениц сосновой пяденицы в кронах деревьев, различных по классам Крафта (Валуйский лесхоз, 1964 г.)

Классы Крафта	Число осмотренных деревьев	Коэффициенты поселения
I	15	501
II—III	40	271
IV	15	74

При мечание. Коэффициент поселения находится делением общего числа обнаруженных гусениц сосновой пяденицы на количество обследованных сосен.

По мнению Г. Тидемана (1877), на буграх с сухой почвой оккукливаются очень мало гусениц, в более низких местах со свежей почвой они встречаются в наибольшем количестве.

По Архипову (1891), большинство куколок находится на повышениях.

Я. П. Щелкановцев (1928) отмечает, что в России гусеницы сосновой пяденицы оккукливаются частью во мху и подстилке (35%), частью (60%) в поверхностном перегнойном слое и частью (5%) более глубоко в земле.

По Эшериху (1931) оккулирование происходит не всегда вблизи ствола или в проекции кроны объединенного дерева, но больше всего рассеяно по всему насаждению. Гусеницы вбираются в почву более или менее глубоко, чаще всего на глубину 4—5 см. Окукливаются они в подстилке, мхе, в слое гумуса, в минеральном слое, причем в минеральном слое оккулирование происходит в основном там, где подстилка регулярно удаляется.

В. Старк (1931) отмечает, что на размещение куколок в подстилке влияют травянистый покров, рельеф, влажность почвы. Энгель (1939) находил куколок сосновой пяденицы во всех типах леса под мхом, травянистым покровом, вереском, в минеральном слое. По его мнению, размещение куколок зависит от типа покрытия почвы. Это связано не только с предпочтением определенной флоры, но и с тем, что напочвенный покров каждого насаждения определяется его освещенностью и почвенными факторами. Особенно мало куколок в низкоподлесковых насаждениях, больше всего в насаждениях с высокой полнотой. Внутри одного насаждения с одинаковой полнотой и напочвенным покровом плотность куколок снижается от центра к краям. Глубина залегания куколок — от 2 до 6 см в зависимости от подстилки. В основном куколки распределяются в пределах кроны, причем наименьшая плотность куколок в зоне от 0 до 1 м, наибольшая — в зоне от 1 до 4 м.

По данным Гоутермана (Houterman, 1939 а, 1939 б), не-посредственно вблизи ствола меньше куколок, но затем число их возрастает и достигает максимума у краев проекций крон. На южной стороне проекции кроны куколок меньше, чем на северной. Гусеницы для окукливания предпочитают прежде всего мох, затем вереск, затем подстилку.

По данным Швенке (1952), площадь под кроной практически приравнивается к площади окукливания. Внутри этого пространства определяющим является напочвенный покров. Внутри насаждения почти постоянно наблюдается снижение плотности куколок с запада на восток.

По С. С. Прозорову (1956), распределение окукливания гусениц связано с определенными условиями местопроизрастания. В сухом боре в минеральном слое находится 95% гусениц, так как мертвая подстилка в этих условиях лежит чрезвычайно тонким слоем. В бору зеленомошнике в зависимости от микрорельефа, мощности напочвенного покрова и других причин на небольшом участке встречается большее разнообразие в вертикальном распределении мест зимовки куколок.

Нами проводилось изучение влияния на распределение куколок возраста насаждений, полноты, подлеска, удаленности от опушки, рельефа, напочвенного покрова. Тип леса во всех исследуемых насаждениях, по П. О. Погребняку (1955) — свежая суборь. Было установлено, что плотность куколок наибольшая в высокополнотных средневозрастных насаждениях (табл. 6).

Таблица 6

Численность куколок сосновой пяденицы в насаждениях разного возраста и полноты

Лесхоз	Возраст насаждений (лет)	Полнота	Численность куколок на 1 м ²	
			в центре насаждения	вблизи опушки
Валуйский (1964 г.)	35	0,8	3,6±0,45	0,2±0,03
	16	0,9	1,0±0,13	0,09±0,01
	62	0,5	0,1±0,06	—
Старо-Оскольский (1964 г.)	35	0,8	56,1±7,8	10,3±0,14
	16	0,9	18,4±2,76	—

Высокополнотных приспевающих и спелых насаждений сосны в районах исследований не имеется. В низкополнотных (0,4—0,5) приспевающих и спелых насаждениях куколок сосновой пяденицы или не встречалось, или было очень мало (табл. 6). В молодняках с высокой полнотой численность куколок значительно ниже, чем в средневозрастных насаждениях.

В насаждениях с подлеском из аморфы численность куколок сосновой пяденицы несколько ниже, чем в таковых без подлеска (табл. 7). Вблизи опушек численность куколок очень низка.

Таблица 7

Численность куколок сосновой пяденицы в насаждениях одинакового возраста и полноты в зависимости от наличия подлеска (Валуйский лесхоз, 1964 г.)

Насаждение с подлеском (аморфа)			Насаждение без подлеска		
средняя	максималь- ная	минималь- ная	средняя	максималь- ная	минималь- ная
0,9±0,18	3	0	3,5±0,44	11	0

В насаждениях с холмистым рельефом наибольшая плотность популяции наблюдалась в понижении, наименьшая — на холмах (табл. 8).

Таблица 8

Численность куколок сосновой пяденицы в высокополнотном средневозрастном насаждении в зависимости от рельефа (Валуйский лесхоз, 1964 г.)

Численность куколок на 1 м²

в понижениях			на вхолмлении		
максималь- ная	средняя	минималь- ная	максималь- ная	средняя	минималь- ная
11	5,9±0,69	1	2	0,8±0,4	0

Микрорельеф также оказывает влияние на распределение куколок, причем это влияние на холмах и в низинах совершенно разное (табл. 9).

Таблица 9

Численность куколок сосновой пяденицы в зависимости от микрорельефа шт. на 1 м
(Валуйский лесхоз, 1964 г.)

В понижениях			На вхолмлении		
микро- понижение	микро- повышение	среднее	микро- нижение	микро- повышение	среднее
0,7	5,1	5,3	1,2	0,1	0,8

Как правило, численность куколок сосновой пяденицы между рядами сосен выше, чем в рядах (табл. 10).

Напочвенный покров в исследуемых насаждениях в основном представлен мхами — *Dicranum undulatum* Ehrh., *Pleurocium Schreberi* Rhoth, *Polytrichum juniperinum* Willd. Степень покрытия мхом в различных насаждениях различна

Таблица 10

Численность куколок сосновой пяденицы в культурах сосны
между рядами и в рядах

	Между рядами	В рядах
Максимальная	11	7
Минимальная	2	1
Средняя	3,8	3,2

(от 0 до 70% площади), остальное пространство лишено растительности. Толщина подстилки там, где она не сгребается, достигает 10 см, средняя толщина ее слоя — 4—6 см. В большинстве насаждений подстилка сгребается населением, слой гумуса в таких насаждениях не превышает 3 см.

Наибольшая плотность куколок в насаждениях наблюдалась под мхами; из них предпочтаемым, по нашим данным, является *Pleurocium Schreberi* (табл. 11).

Таблица 11

Численность куколок сосновой пяденицы в зависимости от напочвенного покрова (Старо-Оскольский лесхоз, 1965 г.)

Тип напочвенного покрова	М х и				Слой подстилки до 6 см	Подстилка отсутствует
	под всеми видами	<i>Pleurocium Schreberi</i>	<i>Dicranum undulatum</i>	<i>Polytrichum juniperinum</i>		
Максимальная	42	42	19	7	8	5
Средняя	15,8	20,7	12,8	4,3	6,3	3,8
Минимальная	0	9	5	0	1	0

Глубина и место залегания куколок сосновой пяденицы в насаждении зависит от напочвенного покрова (табл. 12).

Таблица 12

Глубина и место залегания куколок сосновой пяденицы в зависимости от напочвенного покрова
(Старо-Оскольский лесхоз, Обуховская дача, 1965 г.)

Тип напочвенного покрова	М х и			Слой подстилки до 6 см	Подстилка отсутствует
	<i>Pleurocium Schreberi</i>	<i>Dicranum undulatum</i>	<i>Polytrichum juniperinum</i>		
Глубина залегания	4	3	3	4—6	3—4
Место залегания	в дернине мха	между дерниной и минеральным слоем	между дерниной и минеральным слоем	в подстилке и на границе с минеральным слоем почвы	в минеральном слое почвы

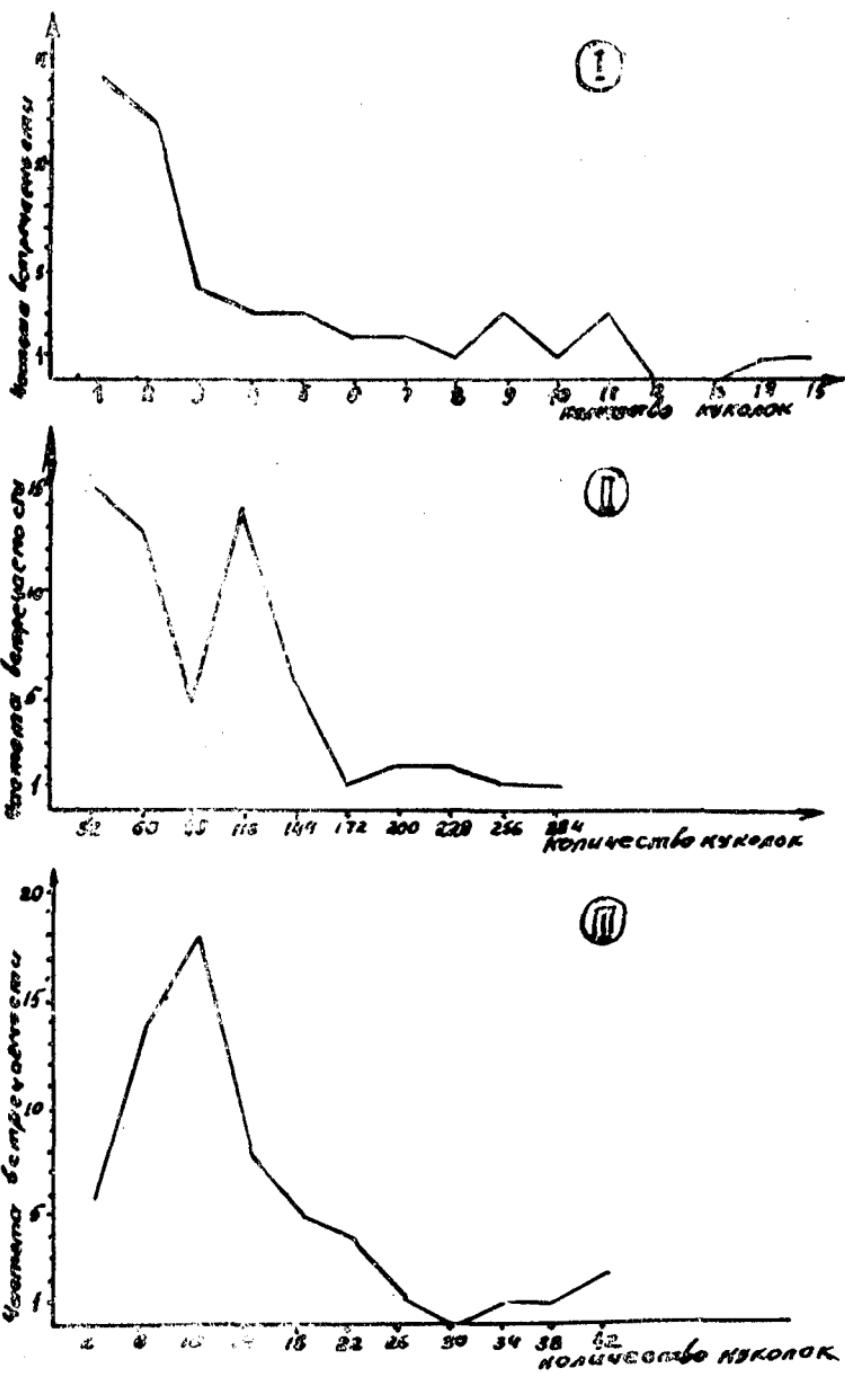


Рис. 3. Кривые распределения куколок сосновой пяденицы в очагах:
I — Валуйский лесхоз, 1964 г.; II — Давыдовский лесхоз, 1965 г.; III —
Старо-Оскольский лесхоз, 1966 г.

Наряду с изучением распределения куколок в насаждениях мы анализировали закономерность распределения куколок на площади отдельного выдела. В насаждениях Валуйского лесхоза мы рассмотрели распределение куколок на 60 площадках в выделе 9 квартала № 174; в Давыдовском лесхозе — на 60 площадках в выделе 1 квартала № 112 и на 60 площадках в выделе 1 квартала № 35 в Старо-Оскольском лесхозе (урочище «Обуховская дача»). По результатам анализа распределения куколок в указанных выделах были вычислены средняя заселенность X , дисперсия D , среднее квадратическое отклонение σ , мера изменчивости v , а также построены кривые распределения куколок (рис. 3).

Наименьшая мера изменчивости наблюдалась в случаях, когда плотность популяции сосновой пяденицы была сравнительно невелика, но близка к критической (Валуйский лесхоз, рис. 3—I). Наибольшая мера изменчивости наблюдалась в насаждениях с наибольшей плотностью популяции, во много раз превышающей критическую (рис. 3—II—III).

ПЛОДОВИТОСТЬ СОСНОВОЙ ПЯДЕНИЦЫ

В литературе имеются многочисленные данные о плодовитости сосновой пяденицы.

По Кнауту (Knauth, 1896) самка сосновой пяденицы откладывает в среднем 127 яиц. Нитше (Nitsche, 1896) наблюдал плодовитость у пяденицы от 90 до 120 яиц. Вольф (Wolff, 1913) считает, что число яиц у самок сильно колеблется и составляет (по подсчетам яиц в брюшке самок) от 30 до 160 штук.

По наблюдению В. Плотникова (1914) плодовитость сосновой пяденицы составляет 127—193 яйца на самку. Вольф и Краузе (Wolff und Krause, 1922) среднюю плодовитость самок пяденицы считают равной 80 яйцам, наибольшую — 120 яйцам. По Ейдманну (Eidmann, 1929) максимальная плодовитость у сосновой пяденицы составляет 180 яиц на самку. По Эшериху (1931) самки сосновой пяденицы откладывают от 80 до 189 яиц. По данным Цвельфера (Zwölfer, 1931) среднее число отложенных яиц сосновой пяденицы равно 120 шт. Швердтфегер (1932) считает, что среднее число яиц у сосновой пяденицы нельзя установить безупречно; достоверное среднее — 100 яиц на самку.

По М. Н. Римскому-Корсакову (1935) самка сосновой пяденицы откладывает 80—150 яиц. Брандт (Brandt, 1934) нашел наименьшее количество яиц у самок сосновой пяденицы, равное 15, наибольшее — 296. По данным Зубклева (1939), число отложенных самками яиц составило 140—153 штуки.

число неотложенных яиц в брюшке самок 15—33. Энгель (1939, 1942) наблюдал плодовитость сосновой пяденицы в различных типах леса и установил, что наибольшее число яиц, отложенное одной самкой в чистом одновозрастном насаждении сосны, равно 105. В разновозрастном и смешанном насаждениях число яиц, отложенных одной самкой, составило 90 шт. Швердтфегер (1952) наблюдал плодовитость сосновой пяденицы в Шорфхайде (ФРГ) в течение 6 лет и установил, что она составляла 132—145 яиц на самку, в том числе отложено было 76—108 яиц, оставалось в брюшке неотложенных 29—69 яиц. Швенке (1954) указывает среднюю абсолютную плодовитость сосновой пяденицы (число яиц в брюшке), равную 131, среднюю относительную плодовитость самки (число отложенных яиц) — 49. По А. И. Ильинскому (1955), плодовитость сосновой пяденицы колеблется от 50 до 250 яиц на самку в зависимости от фазы вспышки. По С. С. Прозорову (1956), в Западной Сибири в среднем одна самка откладывает 102 яйца, максимум — 177, минимум — 60. М. С. Малышева (1962) наблюдала в Савальском лесничестве Воронежской области плодовитость сосновой пяденицы, равную 108—188 яиц. По А. И. Воронцову (1962) плодовитость сосновой пяденицы составляет 150—230 яиц.

Мы изучали плодовитость самок сосновой пяденицы, выведенных в лаборатории из куколок, собранных в лесу. Часть самок мы помещали в садки с самцами, где они после копуляции откладывали яйца. Путем деления количества всех отложенных яиц на число самок получали среднее число отложенных яиц. У самок после их гибели подсчитывали количество неотложенных яиц в брюшке и находили их среднее количество. Путем сложения среднего числа отложенных яиц со средним числом неотложенных яиц получали среднюю плодовитость.

У другой части самок до начала откладки ими яиц вскрывалось брюшко и подсчитывалось количество яиц в нем. Средняя плодовитость определялась путем деления всего найденного числа яиц на число самок. В лесу собирали погибших бабочек для подсчета среднего количества неотложенных яиц в их брюшке. Путем вычитания из средней плодовитости среднего числа неотложенных яиц находили среднее число отложенных яиц.

В результате подсчетов было установлено, что как средняя плодовитость, так и среднее число отложенных яиц различно у различных популяций сосновой пяденицы в одно и то же время и у одной популяции в разные годы (табл. 13).

В лабораторных условиях количество отложенных бабочками сосновой пяденицы яиц значительно меньше, чем в естественных условиях (табл. 14).

Таблица 13

Средняя плодовитость и среднее число отложенных яиц
у популяций сосновой пяденицы в разные годы и на различных фазах
вспышки

Место наблюдения		Год наблюдения	Фаза вспышки	Количество наблюдений	Средняя плодовитость на самку	Среднее число яиц, отложенных одной самкой
лесхоз	урочище, квартал, видел					
Валуйский	«Пристенская сосна», молодняк	1964	Наращение	10	212	100
	«Пристенская сосна», средневозрастные	1964	Наращение	65	235	150
	»	1965	Кризис	8	126	57
	«Двулученская сосна»	1964	Наращение	10	154	—
	»	1965	Кризис	10	113	—
	«Раевка», молодняки	1964	Наращение	8	173	—
	» средневозрастные	1964	»	10	168	—
	«Барские бугры-1», молодняки	1964	Наращение	10	140	—
Старо-Оскольский	«Барские бугры-1», кв. 164, средневозрастные	1964	Кульминация	60	153	—
	«Барские бугры-1», кв. 163, средневозрастные	1964	Наращение	10	164	—
	«Сорокинское болото»	1964	»	5	158	—
	«Барские бугры-II»	1964	»	7	141	—
	» »	1965	»	10	130	—
	«Обуховская дача»	1965	»	10	151	—
	» »	1966	Кризис	7	106	—
	«Новиковская сосна»	1965	Наращение	5	131	—
	»	1966	»	5	118	—
	«Голофеевская сосна»	1965	Наращение	5	129	—
Старо-Оскольский	»	1966	»	5	121	—
Давыдовский	«Николаевская сосна»	1965	Кризис	10	153	75

Средняя плодовитость и среднее число отложенных яиц сосновой пяденицы в лаборатории и естественных условиях в 1964 г.

Лесхозы (участки)	Средняя плодовитость	Среднее число отложенных яиц	
		в лаборатории	в естествен- ных условиях
Валуйский	235	87	150
Ново-Оскольский	168	61	127
Старо-Оскольский (Барские бугры)	153	22	109

Число отложенных самками сосновой пяденицы яиц в естественных условиях значительно снижается при неблагоприятных погодных условиях (ливни), вызывающих гибель бабочек (табл. 15). Такое же явление наблюдал Швенке (1954).

Фактическое число отложенных яиц будет значительно ниже, если ливни имели место в конце массового лёта, когда самки только приступили к откладке яиц, и выше, если ливни имели место в конце лёта, когда кладка яиц в основном закончена.

Таблица 15

Число неотложенных яиц
в брюшке самок сосновой пяденицы
(Валуйский лесхоз, 1964 г.)

№№ самок	Число яиц в брюшке са- мок после их естественной гибели	Число яиц в брюшке са- мок, погибших во время ливня (в период на- чала массово- го лёта)
1	5	201
2	9	76
3	4	138
4	33	122
5	18	107
6	57	153
7	13	114
8	4	92
9	49	142
10	39	191
Sр. число яиц	23,1	133,6

Плодовитость самок одной популяции в одном и том же году чрезвычайно варьирует (рис. 4). Зависимости между

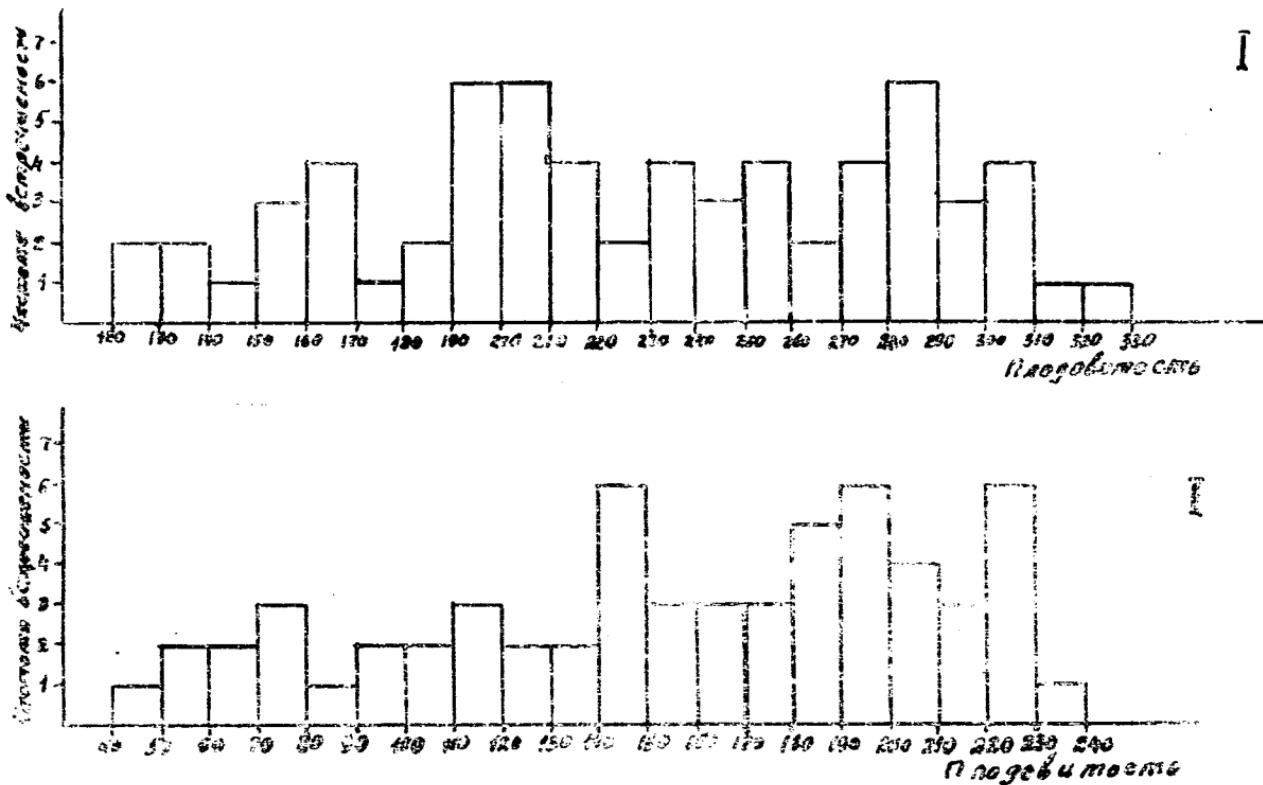


Рис. 4. Распределение бабочек сосновой пяденицы по плодовитости:
 I — в Валуйском лесхозе, 1964 г. (нарастание численности); II — в Старо-Оскольском лесхозе, 1964 г. (кульминация вспышки).

величиной средней плодовитости сосновой пяденицы и возрастом насаждений не обнаружено (см. табл. 13). Плодовитость сосновой пяденицы определялась нами только в типе леса свежая суборь.

СРАВНЕНИЕ ПЛОДОВИТОСТИ НА РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЯХ ЧИСЛЕННОСТИ И ФАЗАХ ВСПЫШКИ

Для большей наглядности мы систематизировали данные различных авторов о плодовитости сосновой пяденицы в зависимости от уровня численности, при котором она изучалась (табл. 16).

Таблица 16

Плодовитость сосновой пяденицы на разных уровнях численности (по литературным данным)

Плодовитость в период подъема численности	Плодовитость в период депрессии	Место и время наблюдения	Источники
127—193	—	Курляндия, 1910 г.	Плотников, 1914
140—153	—	Германия, 1939 г.	Зубклев, 1939
132—148	138—145	Германия, 1935—1945 гг.	Швердтфегер, 1952
—	131	ФРГ, 1952—1954 гг.	Швенке, 1952, 1954
60—177	—	Западная Сибирь, 1933 г.	Прозоров, 1956
108—188	—	Савальское л-во, Воронежской обл., 1956 г., 1960 г.	Малышева, 1962

Из таблицы видно, что существенного различия между плодовитостью сосновой пяденицы во время вспышек ее массового размножения и в межвспышечный период нет. Однако вероятность этого вывода мала из-за немногочисленности данных. По Швердтфегеру (1952) взаимосвязь между популяционной кривой и плодовитостью сосновой пяденицы отсутствует. А. И. Ильинский (1955) считает, что плодовитость сосновой пяденицы меняется по фазам вспышки: в период нарастания численности она значительно выше (220—230 яиц), в период кризиса значительно ниже (50—80 яиц).

Нами плодовитость сосновой пяденицы изучалась в период нарастания численности, на фазе кульминации и на фазе кризиса (табл. 17).

Суммарная средняя плодовитость сосновой пяденицы на разных фазах вспышки

Годы наблюдений	Суммарная средняя плодовитость для очагов, где наблюдалась следующие фазы вспышки		
	нарастание	кульминация	кризис
1964	188	153	—
1965	140	—	120
1966	121	—	106
Средняя для всех лет	150	153	116
По данным А. И. Ильинского (1955)	220—230	130—160	50—80

Средняя плодовитость на фазе нарастания численности варьирует в широких пределах (118—235). В среднем для всех популяций за годы наблюдений она составила 157 яиц — в 1,5 раза меньше, чем плодовитость сосновой пяденицы на этой фазе по данным А. И. Ильинского (1955). В значениях средней плодовитости на фазе нарастания численности ясно выражена тенденция к уменьшению от 1964 г. к 1966 г. (табл. 17).

Плодовитость на фазе кульминации наблюдалась и изучалась только в одном насаждении в 1964 г. Среднее ее значение близко к данным А. И. Ильинского (1955) о плодовитости на этой фазе. Средняя плодовитость сосновой пяденицы на фазе кризиса наблюдалась в пределах от 106 до 126 яиц, среднее ее значение за 1964—1966 гг. составило 115 яиц, почти в два раза больше, чем у А. И. Ильинского (1955). Довольно высокая плодовитость сосновой пяденицы в период кризиса в исследуемых нами насаждениях объясняется тем, что причиной гибели популяций в них явилась не смертность от голода в результате перенаселенности, а воздействие других факторов смертности. Средняя плодовитость на фазе кризиса в 1966 г. меньше, чем таковая в 1965 г.

В одном и том же году средняя плодовитость у популяций на фазе кульминаций и кризиса заметно ниже плодовитости в период нарастания численности. Сравнение средней плодовитости на различных фазах вспышки в разные годы такой зависимости не обнаруживает. Так, средняя плодовитость на фазе кульминации в 1964 г. выше средней плодовитости на фазе нарастания численности в 1965 г., а средняя плодовитость на фазе кризиса в 1965 г. выше средней плодовитости на фазе нарастания численности в 1966 г.

Здесь опять проявляется тенденция к уменьшению плодовитости от 1964 г. к 1966 г.

При сопоставлении данных о плодовитости с погодными условиями в период вспышки сосновой пяденицы выяснилось, что году с наибольшей плодовитостью сосновой пяденицы (1964) предшествовал год с сухой и жаркой погодой в период питания ее гусениц, году с наименьшей плодовитостью (1966) — год с сырой прохладной погодой летом и в начале осени.

Из сказанного выше ясно, что по плодовитости сосновой пяденицы нельзя сделать достоверный вывод о фазе ее градации.

СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ

Соотношение полов определялось по куколкам. По литературным данным соотношение полов у сосновой пяденицы сильно варьирует. По Вольфу (1913), самцы составляют 60% от числа всех куколок. Экштейн (Ekstein, 1923) наблюдал соотношение $\sigma \sigma : \varphi \varphi = 109 : 103$. Швердфегер (1932) считает для сосновой пяденицы правильным соотношение $\sigma \sigma : \varphi \varphi = 2 : 1$. Зублев (1939) в период градации сосновой пяденицы в 1937 г. в Германии наблюдал следующее соотношение полов в пяти пунктах: $\sigma \sigma : \varphi \varphi = 1 : 1; 1 : 1.41; 1.14 : 1; 1.14 : 1; 1.03 : 1$. Энгель (1942) в тот же период обнаружил соотношение $\sigma \sigma : \varphi \varphi$ в одновозрастном сосновом насаждении, равное 1 : 1,25, в разновозрастном — 1 : 1,09, в смешанном — 1 : 0,83. Швердфегер (1952) наблюдал соотношение полов у сосновой пяденицы с 1935 по 1945 гг. За этот период самки составляли 30—65%, в среднем — 54%. По его мнению, резкое сокращение количества самок вызывается неблагоприятными погодными условиями в период питания гусениц (низкие температуры и большое количество атмосферных осадков), увеличение числа самок, наоборот, связано с теплой сухой погодой в период жизни гусениц. Швенке (1953) изучал соотношение полов в период депрессии сосновой пяденицы. Он обнаружил в 1951 г. 49% самок, в 1952 г. — 51% от общего числа куколок. По М. С. Малышевой (1963), в опыленных участках число самок значительно больше числа самцов ($\varphi \varphi : \sigma \sigma = 2 : 1$).

По нашим данным, соотношение полов у сосновой пяденицы сильно варьирует (табл. 18).

Зависимости между популяционной кривой и изменением соотношения полов не обнаружилось. Для фазы кризиса характерно незначительное сокращение числа самок. Из 20 случаев в 19 наблюдалось преобладание самцов и только в 1 случае число самцов и самок было одинаково. Господ-

Соотношение полов у популяций сосновой пяденицы в разные годы
на разных фазах вспышки

Место наблюдений		Время наблюдения	Фаза вспышки	Соотношение ♂ : ♀	Число просмотренных куколок
лесхоз	урочище, участок				
Валуй- ский	«Пристенская сосна» молодняк	1964	Наращение	1,17 : 1	50
	» средневозраст.	»	»	1,1 : 1	150
	» »	1965	Кризис	1,2 : 1	40
	«Двулученская сосна»	1964	Наращение	1,2 : 1	100
Старо-Ос- кольский	» »	1965	Кризис	1,1 : 1	20
	«Барские бугры-1»: молодняки	1964	Наращение	2,0 : 1	100
	» кв. 164 — средневозрастные	»	Кульминация	1,16 : 1	300
	» кв. 163 — средневозрастные	»	Наращение	1,0 : 1	80
	«Сорокинское болото»	»	»	1,4 : 1	120
	«Барские бугры-II»	»	»	1,1 : 1	40
	» »	1965	»	1,3 : 1	100
	«Обуховская дача»	»	»	1,3 : 1	144
	» »	1966	Кризис	1,4 : 1	220
	«Новиковская сосна»	1965	Наращение	1,4 : 1	16
	» »	1966	»	2 : 1	10
	«Голофеевская сосна»	1965	»	1,4 : 1	48
	» »	1966	»	1,1 : 1	30
Давыдов- ский	«Николаевская сосна»	1965	Кризис	1,26 : 1	800
Ново-Ос- кольский	«Раевка» молодняки	1964	Наращение	1,42 : 1	40
	средневозрастные	»	»	1,2 : 1	50

ствующая в период жизни пядениц погода не оказывает существенного влияния на соотношение полов (после жаркого сухого лета 1963 г. соотношение самцов к самкам составило 1 : 1 — 1 : 2, после более влажных и холодных летних периодов 1964 и 1965 гг. — 1 : 1,1—1 : 1,4 и 1 : 1,1—1 : 2).

В насаждениях, ранее опыленных, увеличения числа самок не наблюдалось.

ПЛОДОВИТОСТЬ СОСНОВОЙ ПЯДЕНИЦЫ
И ЕЕ СВЯЗЬ С ВЕСОМ И РАЗМЕРАМИ КУКОЛОК

По литературным данным, существует прямая зависимость между весом куколок самок и плодовитостью бабочек, вылетевших из них. О весе куколок сосновой пяденицы и их размерах имеются многочисленные данные. Якобий (1890) наблюдал куколок сосновой пяденицы, средний вес

которых составлял 83,6 мг, длина — 10,5 мм. Фридерикс (Friderix, 1932) в период после градации сосновой пяденицы обнаружил, что средний вес куколок самок равен 132—139 мг и средняя длина — 12,8—13,6 мм. Брандт (1936) вычислил, что вес куколки самца составляет в среднем 3/4 от веса куколки самки. Вес куколок, взятых в одно и то же время из разных мест, различен. По Энгелю (1942) вес куколок различен в разных типах леса. Наибольший вес куколок наблюдался в смешанном сосново-дубовом насаждении (φ — 135—144 мг, σ — 99—102 мг), несколько меньше он в разновозрастном насаждении (φ — 128—132; σ — 87—106) и еще меньше в чистом одновозрастном насаждении сосны (φ — 120—133; σ — 88—101). Швердфегер (1952) за 11 лет наблюдений установил, что средний вес куколки равен 146 мг, самца — 105 мг. Вес куколки самца от веса куколки самки составляет в среднем 72%. В период наблюдения вес куколок не оставался постоянным. Взаимосвязи с популяционной кривой обнаружено не было. По мнению Швердфегера, решающее влияние на вес куколок оказывают погодные условия в период жизни гусениц: высокая температура и достаточное количество осадков способствуют, а засуха — препятствует нормальному питанию гусениц, и соответственно в первом случае вес куколок больше, во втором — меньше. Швенке (1952) наблюдал вес куколок сосновой пяденицы в период депрессии в различных типах леса и установил, что в более влажном типе леса вес куколок меньше (φ — 150—167 мг; σ — 108—124 мг), в сухом — больше (φ — 155—176; σ — 108—130 мг). По А. И. Ильинскому, вес куколок сосновой пяденицы находится в зависимости от фазы градации. В период I и II фаз он составляет в среднем 180—200 мг, в период III фазы — 140 мг, в период IV фазы — 50—80 мг. М. С. Малышева (1962) в Савальском лесничестве Воронежской области обнаружила, что вес куколок сосновой пяденицы во время подъема численности в 1956 г. был равен 148 мг, в 1960 г. — 155,7 мг. Вес куколок из опыленных участков леса значительно выше среднего.

Данные о весе куколок сосновой пяденицы и мнения о причинах, его обуславливающих, довольно противоречивы. В то же время именно вес куколок является у нас при прогнозах основным показателем фаз вспышки сосновой пяденицы.

Для установления влияния отдельных факторов на вес куколок сосновой пяденицы и надежности веса как показателя фаз вспышек мы изучали вес куколок популяций сосновой пяденицы на разных фазах вспышки (табл. 19).

Из таблицы видно, что средний вес куколок сосновой пяденицы различен у разных популяций в одно и то же

Таблица 19

Средний вес куколок сосновой пяденицы разных популяций

лесхоз	урочище	участок	Год наблюдения, весна	Фаза вспышки	Средний вес куколок, мг		Число взвешенных куколок, шт.	
					♂	♀	♂	♀
Валуй- ский	«Пристен- ская сосна»	Молодняки	1964	Нараствание	184	131	11	10
		Средневоз- растные	1964	»	183	146	40	38
	«Двулучен- ская сосна»	»	1965	Кризис	125	100	32	34
		»	1964	Нараствание	142	108	15	16
		»	1965	Кризис	121	101	24	23
Ново-Ос- кольский	«Раевка» »	Молодняки	1964	Нараствание	147	110	17	32
		Средневоз- растные	»	»	149	112	16	18
Старо-Ос- кольский	«Барские бугры-1» » кв. 164	Молодняки	1964	Нараствание	146	114	21	49
		Средневоз- растные	1964	Кульминация	121	103	130	140
	» кв. 163 «Сорокин- ское болото»	»	1964	Нараствание	158	125	20	20
		»	1964	Нараствание	142	119	16	17
	«Барские бугры-II» »	»	1964	Нараствание	139	113	43	48
		»	1965	Нараствание	127	92	26	29
	«Обуховская дача» »	Средневоз- растные	1954	Нараствание	130	109	43	45
		»	1966	Кризис	120	99	23	25
	«Новиков- ская сосна» »	Средневоз- растные	1965	Нараствание	135	107	12	14
		»	1966	Нараствание	120	102	6	7
	«Голофеев- ская сосна» »	Молодняки	1965	Нараствание	119	98	22	24
		»	1966	Нараствание	114	91	17	15
Давыдов- ский	«Николаев- ская сосна»	Средневоз- растные	1965	Кризис	136	103	100	100

время и у одной популяции в разные годы. Влияния возраста насаждений на вес куколок не обнаружено. Средний вес куколок сосновой пяденицы в опыленных ранее насаждениях (урочища «Новиковская сосна», «Голофеевская сосна») мало отличается от среднего веса куколок в насаждениях, где химборьба не проводилась.

Вес куколок одной популяции в одном году варьирует, но в гораздо меньших пределах, чем плодовитость самок, вышедших из них (рис. 5).

Тип леса во всех насаждениях, где изучался вес куколок пяденицы — свежая суборь. Средний вес куколок сосновой

пяденицы на разных фазах вспышки в разные годы представлен в табл. 20.

Таблица 20

Средний вес куколок сосновой пяденицы на разных фазах вспышки

Фазы вспышки	Средний вес куколок сосновой пяденицы, наблюдаемый нами				по данным А. И. Ильинского (1955)
	в 1964 г.	в 1965 г.	в 1966 г.	за все годы наблюдений	
Нарастание численности	142—184	119—135	114—120	136	180—200
Кульминация	121	—	—	121	140
Кризис	—	121—136	120	124	50—80

Из таблицы видно, что средний вес куколок сосновой пяденицы на фазе нарастания численности у разных популяций различен и находится в пределах 114—181 мг, средний вес для всех популяций за годы наблюдений 136 мг, — значительно ниже, чем средний вес куколок сосновой пяденицы на этой фазе по данным А. И. Ильинского (1955). Средний вес куколок на фазе нарастания численности заметно снижается от 1964 г. к 1966 г.

Вес куколок сосновой пяденицы на фазе кульминации был определен только у одной местной популяции за один год. Средний вес куколок там составил 121 мг, несколько меньше, чем средний вес куколок для этой фазы вспышки, по данным А. И. Ильинского (1955).

Средний вес куколок сосновой пяденицы на фазе кризиса различен у ее разных популяций и находится в пределах 120—136 мг, средний вес для всех популяций за годы наблюдений составил 124 мг. Средний вес куколок, определенный нами для этой фазы, почти в 2 раза больше среднего веса, определенного А. И. Ильинским (1955). Средний вес куколок у популяций сосновой пяденицы на фазе кризиса в 1965 г. был несколько выше, чем в 1966 г.

Сравнение веса куколок сосновой пяденицы на разных фазах ее вспышки не обнаруживает какой-либо зависимости между ними. Так, в 1965 г. на фазе нарастания численности он составил 119—139 мг, на фазе кризиса — 121—136 мг; в 1966 г. на фазе нарастания численности — 114—120 мг, на фазе кризиса — 120 мг. Средний вес куколок сосновой пяденицы в период кульминации ее численности в 1964 г. значительно ниже, чем средний вес куколок в том же году

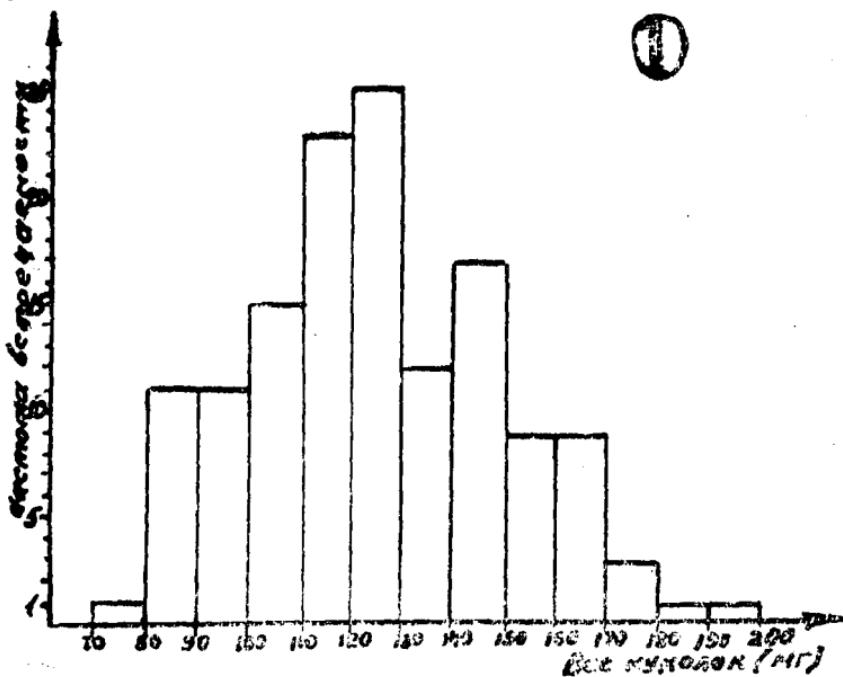
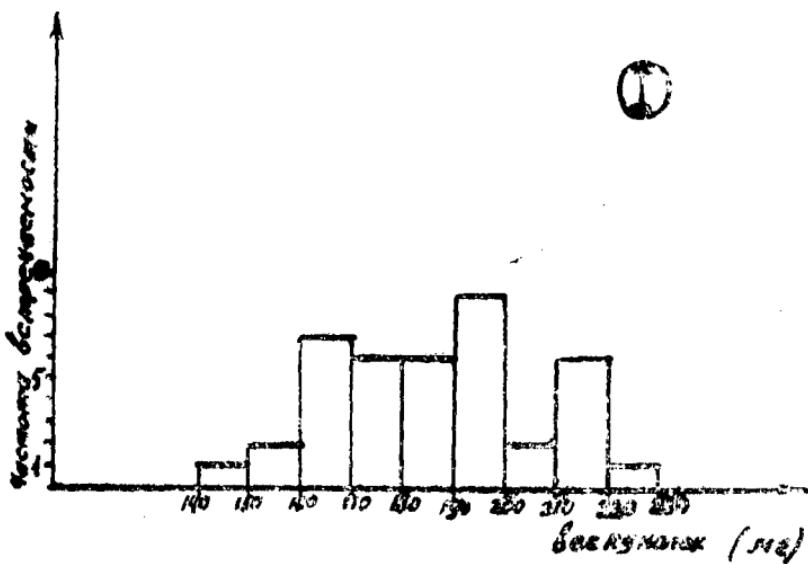


Рис. 5. Распределение куколок самок сосновой пяденицы по их весу: I — в Валуйском лесхозе, 1964 г. (нарастание численности); II — в Старо-Оскольском лесхозе, 1964 г. (кульминация вспышки).

в популяциях с нарастающей численностью и близок к весу куколок на фазах нарастания численности и кризиса в 1965 и в 1966 гг. (табл. 20).

Отсутствие существенных различий в весе куколок сосновой пяденицы на фазах нарастания численности и кризиса мы объясняем тем, что кризис вспышки в исследуемых популяциях сосновой пяденицы был вызван не перенаселенностью вредителя и соответственно недостатком корма, а действием других факторов.

Тенденция к снижению веса куколок от 1964 г. к 1966 г., наблюдавшаяся как на фазе нарастания численности, так и на фазе кризиса, объясняется изменением погодных условий в период вспышки. Году, когда куколки сосновой пяденицы имели наибольший вес, предшествовал год с сухой и жаркой погодой в период питания гусениц, когда куколки имели наименьший вес, — предшествовал год с прохладной сырой погодой в тот же период.

Таким образом, наши данные о влиянии погодных условий на вес куколок противоположны данным Швердфегера (1952). Связи веса куколок с популяционной кривой, так же как Швердфегер (1952), мы не обнаружили. Средний вес куколок, по нашему мнению, за достоверный показатель фазы вспышки массового размножения принять нельзя.

Зависимость количества яиц сосновой пяденицы от веса и размеров куколок изучал Брандт (1936). По его данным, у бабочек сосновой пяденицы, вылетевших из куколок одинакового размера, развивается одинаковое количество зрелых яиц, причем число их не находится в линейной зависимости от веса куколок. Шталь (Stahl, 1939) изучал зависимость между диаметром куколок, их объемом, весом и количеством отложенных яиц. По его данным, длина и диаметр куколок находятся в линейной зависимости. В линейной зависимости находятся также средний диаметр и объем куколок, средний диаметр и вес куколок. Эта зависимость выражается уравнением $у = ах^3$. Зависимости между средним диаметром и количеством яиц, средним весом и количеством яиц обнаруживают большое индивидуальное разнообразие. Швердфегер (1952) отмечает, что между весом куколок и количеством отложенных яиц существует прямо пропорциональная зависимость, однако она не константна и имеет различное положение в системе координат. В течение 11 лет наблюдалось количество отложенных яиц, близкое к константному при различных весах куколок. Швенке (1953) отмечает, что при одинаковых средних колебаниях среди сосновой пяденицы имеет константный средний вес куколок и константное количество яиц, отложенных одной самкой. Эти величины находятся в константной зависимости.

Но зависимость различна для разных условий среды. При одинаковом весе куколок при оптимальных условиях среды продуцируется большее количество яиц, чем в неоптимальных. Во время массовых размножений на соотношение веса куколок — плодовитость может оказывать влияние дегенерация. Швенке считает, что Швердтфегер (1952) получил неизменную зависимость между весом и количеством отложенных яиц ввиду того, что материал был взят из различных типов леса.

По нашим данным (табл. 13, 19), вес и плодовитость пяденицы находятся в прямой зависимости, но эта зависимость у разных популяций в одно и то же время различна. У одной и той же популяции соотношение яиц и среднего веса куколок различно в разные годы.

По литературным данным, в природе за период покоя куколки претерпевают весьма незначительные изменения в весе, не превышающие 3—5% (Brandt, 1936; Stahl, 1939; Müller, Scheu, 1939). Уменьшение веса куколок за зиму в природных условиях, по нашим данным, в среднем составляет 3,6%. В лабораторных условиях потери в весе значительно больше, даже при регулярном увлажнении до 30% куколок высыхают.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Очаги сосновой пяденицы в период вспышки ее массового размножения 1960—1966 гг. в лесостепи имели наибольшее распространение в биологически малоустойчивых насаждениях. Наблюдались как первичные, так и вторичные очаги сосновой пяденицы, причем вспышка массового размножения сосновой пяденицы протекала по-разному как в разных насаждениях, так и в отдельных участках одного насаждения. Максимальная плотность популяций сосновой пяденицы, наблюдалась нами, составила 270 шт. куколок на 1 м². Плотности популяций в одном году и одной популяции в разные годы варьируют в широких пределах.

Наибольшее распространение в период вспышки сосновая пяденица имела внутри высокополнотных средневозрастных насаждений сосны без подлеска, тип леса — свежая суборь. Наиболее предпочтительным напочвенным покровом являются мхи.

Плодовитость сосновой пяденицы у разных ее популяций варьирует в широких пределах. Связь ее с популяционной кривой проявляется слабо. Году с наибольшей плодовитостью сосновой пяденицы предшествовал год с сухой жаркой погодой в период питания гусениц. Плодовитость пяденицы не может служить надежным показателем фазы ее градации. Соотношение полов у сосновой пяденицы также силь-

но варьирует. Зависимости между популяционной кривой и соотношением полов не обнаружено.

Вес куколок сосновой пяденицы различен у разных ее популяций в одно и то же время и у одной популяции в разные годы. Связь между популяционной кривой и весом куколок проявляется слабо. Вес куколок сосновой пяденицы после жаркой и сухой погоды в период питания гусениц значительно выше, чем вес их после холодной и сырой погоды в этот период. Между весом куколок и плодовитостью вышедших из них бабочек существует прямая зависимость.

Л и т е р а т у р а

Авраменко И. Д., Спектор М. П., 1965. Прогноз распространения вредителей леса на Украине. Журн. «Лесное хозяйство», № 5.

Анфинников М. и др., 1965. Борьба с сосновой пяденицей. Журн. «Задача растений от вредителей и болезней», № 7.

Архипов, 1891. Появление сосновой пяденицы в Вятском уезде, «Лесной журнал», вып. 6.

Белоус З. П., 1932. Опыт борьбы с сосновой пяденицей (*Bupalus piniarius* L.) в лесах ЦЧО при помощи аэропланов. Журн. «Лесопромышленное дело», № 9.

Воронцов А. И., 1962. Лесная энтомология. Изд-во «Высшая школа», М.

Воронцов А. И., 1963. Биологические основы защиты леса. Изд-во «Высшая школа», М.

Вредители леса, 1955. Справочник. Изд-во АН СССР, М.—Л.

Генко Н., 1889. О повреждениях, причиняемых пяденицей сосновым лесам в бассейне Суры. «Лесной журнал», т. XIX, вып. 1.

Захаров П., 1930. Из опыта авиахимических работ в лесах ЦЧО и УССР по борьбе с сосновой пяденицей в 1930 г. «Известия Ин-та борьбы с вредителями и болезнями сельского и лесного х-ва», вып. 1.

Ильинский А. И., 1952. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений. Гослесбумиздат, М.

Ильинский А. И., 1955. Краткое руководство по надзору в лесах за массовыми хвое- и листогрызущими насекомыми. Изд. Мин. сельского хозяйства, СССР, М.

Кеппен Ф., 1881—1883. Вредные насекомые, тт. I—III, СПБ.

Колосов Ю. М. и Никитин В. С., 1929. Сосновая пяденица в лесах Челябинского и Курганского округов. Челябинск.

Кондаков Ю. П., Земкова Р. И., 1965. Применение светоловушек с ртутно-варцевыми лампами для изучения влияния авиахимборьбы на энтомофауну лесных насаждений. В кн. «Исследования по защите лесов Сибири». Изд-во «Наука», М.

Малышева М. С., 1963. Биологическая оценка химических обработок против сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* L. (Geometridae) в Савальском лесничестве Воронежской области. Энтомологическое обозрение, т. 42, вып. 4.

Новоженов Ю. И., 1966. Популяционная структура вида и массовые размножения животных, журнал общей биологии, т. XXVII, № 1.

Обухов, 1894. Монашенка, совка и пилильщик в дачах Кыштымского горного округа, «Лесной журнал», вып. 5.

Плотников В., 1914. Наблюдения над жизнью сосновой пяденицы в 1910 г., «Лесной журнал», вып. 5.

Прозоров С. С., 1956. Сосновая пяденица *Bupalus piniarius* L. в лесах Западной Сибири, Красноярск.

Римский-Корсаков М. Н. и др., 1935. Лесная энтомология, Гослесбумиздат, М.

Рывкин Б. В., 1964. Результаты исследования энтомофагов в Белоруссии. Исследования по биол. методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства, изд. СО АН СССР, Новосибирск.

Старк В. Н., 1931. Вредные лесные насекомые, изд. Сельхозгиз, М.—Л.

Тидеман Г., 1877. Заметки о некоторых вредных насекомых в лесах Казанской губернии (пяденица, сосновый лубоед, короед *Stenographus* и др.), «Лесной журнал», вып. 2.

Тольский, 1902. К вопросу о борьбе с сосновой пяденицей, «Лесной журнал», вып. 5.

Ханисламов М. Г. и др., 1958—1962. Исследования очагов вредителей леса в Башкирии, ч. I, II, Уфа.

Шевырев И. Я., 1895. Монашечка и спутники ее в лесах Средней и Восточной России летом 1894 г., журнал «Сельское хозяйство и лесоводство», № 8.

Щелкановцев Я. П., 1928. Очерки по биологии лесных вредных насекомых и меры борьбы с ними, Сельхозгиз, Воронеж.

Якобий А., 1890. *Fidonia piniaria* (*Bupalus piniarius*) в Столбянской лесной даче при д. Матюшиной Казанского уезда, «Лесной журнал», вып. 3.

Brandt N., 1939. Puppengewicht, Puppengröße und Eizahl beim Kiefernspanner, *Bupalus piniarius* L., Mitteilungen für Forstwirtschaft und Forstwissenschaft, B. 10.

Eichmann H., 1929. Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren, I. Morphologische Teil, Zeitschrift für angewandte Entomologie, B. 15.

Engel H., 1942. Über die Populationsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) in verschiedenen Bestandstypen, Zeitschrift für angewandte Entomologie, B. 29, No 1.

Engel H., 1939. Beiträge zur Biologie des Kiefernspanners, *Bupalus piniarius*, Mitteilungen für Forstwirtschaft und Forstwissenschaft, B. 10.

Escherich, 1931. Die Forstinsekten Mitteleuropas, B. 3, s. Berlin.

Houterman P., 1939. Ein Versuch zur Feststellung des Fehlers beim Probesuchen nach Puppen des Kiefernspanners, Mitteilungen für Forstwirtschaft und Forstwissenschaft, B. 10.

Houterman P., 1939. Untersuchungen über die Verteilung der Puppen des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) in Bestände, Mitteilungen für Forstwirtschaft und Forstwissenschaft, B. 10.

Schen G. Zur Methodik der Puppenuntersuchung bei der Kiefernspannerprognose, Mitteilungen für Forstwirtschaft und Forstwissenschaft, B. 10.

Schwenke W., 1952. Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend biozönotischer Grundlage Beiträge zur Entomologie, B. 2, № 1.

Schwenke W., 1953. Beiträge zur Bionomie der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf biozönotischer Grundlage, Beiträge zur Entomologie, B. 3, № 1/2.

Schwenke W., 1954. Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend biozönotischer Grundlage, Beiträge zur Entomologie B. 4, № 3/4.

Schwerdtfeger F., 1952. Untersuchungen über den «Eisern Bestand» von Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.), Forleule (*Panolis flammea* Schiff.) und Kiefernenschwarmer (*Hyloicus pinastri* L.), Zeitschrift für angewandte Entomologie, B. 34, № 2.

ДУБОВАЯ ЗЕЛЕНАЯ ЛИСТОВЕРТКА В ДУБРАВАХ ПОДМОСКОВЬЯ

Вспышки массового размножения дубовой зеленой листовертки *Tortrix viridana* L. в дубравах Подмосковья известны давно. За период с 1835 по 1960 гг. известно 6 вспышек массового ее размножения (Воронцов, 1960; Бенкевич, 1961). Несмотря на это, в дубравах Подмосковья листовертка почти не изучалась. Имеются лишь отрывочные сведения в работах Б. В. Сокановского, А. С. Перевезенцева (1939) и С. П. Берденниковой, И. И. Каримовой (1958), проводивших авиахимическую и аэрозольную борьбу с гусеницами в Останкинской дубраве. На гибель яиц листовертки под Москвой от низких температур 1956 г. указывают А. И. Воронцов (1960) и И. В. Тропин (1958). Погодные условия, предшествующие вспышкам массового размножения листовертки под Москвой, изучены по многолетним метеорологическим данным В. И. Бенкевичем (1961). Однако они не увязаны с прямыми наблюдениями за численностью листовертки и носят абстрактный характер.

Биология и динамика численности дубовой зеленой листовертки неоднократно изучались в ФРГ, в УССР и в лесостепной зоне Европейской части СССР. Однако и для этих географических районов причины массовых размножений листовертки до конца не раскрыты. Ряд исследователей считает, что подъем численности начинается после засушливых лет (Ильинский, 1952, 1965; Апостолов, 1961 и др.). Газов в 1925 г. (Gasov, 1925) на основании анализа обширного материала показал, что вспышки массового размножения листовертки начинались при самых разнообразных погодных ситуациях. Такой же вывод был получен нами при анализе погодных условий для этого вида в СССР.

В работах Шютте (Schüttle, 1957), Н. Н. Егорова, Т. Н. Солжениной, Н. И. Рубцовой (1961) подъем численности листовертки ставится в прямую связь с фенологией дуба. Нет единого мнения и о причинах затухания вспышки. Недостаточно изучены и другие вопросы, особенно фенология популяций в разных условиях и на разных уровнях численности.

В связи с изложенным нами были поставлены исследования по фенологии и динамике численности зеленой дубовой листовертки в дубравах Подмосковья. Работы начаты в 1965 г. и в настоящее время продолжаются. Настоящая статья является предварительной. В ней освещаются главным образом вопросы фенологии и экологии листовертки, знание

которых необходимо производственным организациям для проектирования мер борьбы.

Работа проводилась по следующей методике. В Московской области на территории Мытищинского, Клязьминского, Истринского, Щелковского и Серебряноборского лесхозов и леспаркхозов, а также на территории Тимирязевского и Дзержинского парков и в дубраве Главного Ботанического сада АН СССР была заложена 21 пробная площадь. Наблюдения на всех пробных площадях проводились регулярно в течение вегетационных периодов 1965—1967 гг. и мая 1968 г. За этот период на каждой пробной площади было проведено по 20 учетов. Каждый учет включал средние данные по 3 модельным деревьям. Весной на всех модельных деревьях проводились учеты кладок яиц методами Ильинского (по 3 модельным ветвям), Рубцовой (на 1 пог. м верхней ветви без майского побега) и методом учетной рамки, специально сконструированной в этих целях. Полученные в результате применения разных методов, данные сравнивались и приводились к одной единице учета. Это позволило провести сравнение эффективности и точности учетов с помощью разных методов. Однако освещение полученных при учете данных не входит в задачи настоящего сообщения, которое затрагивает главным образом вопросы фенологии листовертки.

Фенологические наблюдения велись на всех фазах развития листовертки и одновременно на фенофазах дуба и других древесных пород. Учеты выхода гусениц из яиц проводились на ветвях, срезаемых в кронах дуба. Ветви содержались на открытом воздухе. Распускающаяся почка ежедневно фотографировалась.

Для детального наблюдения за развитием отдельных гусениц и для учета их возрастов применялась методика индивидуального выращивания гусениц в пробирках на срезанном листе. Лист стерилизовался в слабом растворе марганцовокислого калия и ставился в агар-агар. В таких условиях лист долго не засыхает. Полное развитие гусениц проходит за 18—20 дней (при температуре 20—25° С).

Одновременно с учетом зеленой дубовой листовертки отмечались и сопутствующие ей виды чешуекрылых, которые приводятся в табл. 1. В этой таблице, как и во всех последующих, где это специально не оговаривается, приведены средние данные по всем пробным площадям.

Как видно из табл. 1 общая численность гусениц на протяжении 2 лет держится на высоком уровне и практически не изменилась. В 1967 г. несколько возросло участие в комплексе ясеневой листовертки, хотя по-прежнему дубовая является преобладающим видом. Среди прочих вредителей отмечены зимняя пяденица, непарный и кольчатый шелко-

Таблица 1

Состав комплекса листоверток на территории Московской области в 1966—1967 гг.

Годы учета	Единица учета	Дубовая зеленая листовертка	Боярышниковая листовертка	Ясеневая листовертка	Свинцово-полосая листовертка	Прочие виды	Всего
1966	Кол-во гусениц на 1000 листьев	128	7	6	1	2	144
	% от общего числа	89,0	4,9	4,2	0,6	1,3	100
1967	Кол-во гусениц на 1000 листьев	106	8	21	3	9	147
	% от общего числа	72,0	5,5	14,4	2,0	6,1	100

пряды, лунка серебристая, пяденицы р. *Biston* и совки.

Фенологические наблюдения показали, что в любом году на всех пробных площадях имеются определенные различия в сроках развития отдельных фаз листовертки. Понятно, что в первую очередь различия должны наблюдаться между районами, отдаленными друг от друга в широтном направлении. Действительно, в наиболее северной точке — район Загорска — наступление всех фаз происходит с запозданием на несколько дней. На рис. 1 и 2 приведены данные по фенологии листовертки за 1966, 1967 гг. в дубраве Главного Ботанического сада и Серебряноборском опытном лесничестве АН СССР (возле ст. Ромашково).

На рисунках приняты следующие условные обозначения: 1 — набухание почки; 2 — раскрытие почки; 3 — появление зеленого конуса; 4 — раскрытие листа; 5 — рост листа; 6 — бабочка; 7 — яйца; 8 — гусеницы; 9 — куколки. Приведены фенофазы дуба и показано восстановление листвы после повреждения ее листоверткой. Даны среднесуточные температуры воздуха. Основные фенодаты повторены в табл. 2, где дополнительно приведены данные за 1965, 1968 гг., не отраженные в схеме.

Из рис. 1, 2 и табл. 2 видно, что постоянно повышенная температура воздуха в дубраве ГБС вызывает более раннее развитие дубовой зеленой листовертки. Наступление всех фаз здесь происходит в среднем на 3—5

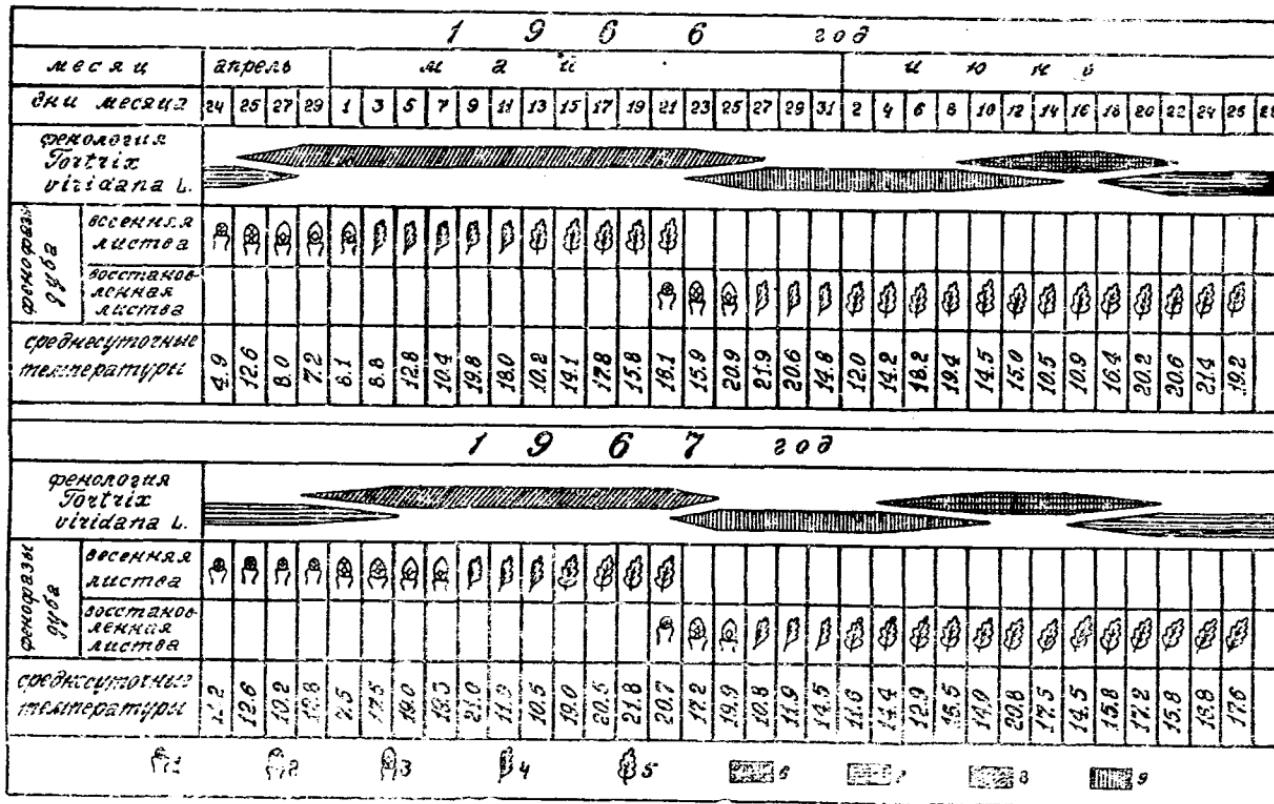


Рис. 1. Схема развития дуба и дубовой зеленой листвовертки и среднесуточные температуры на территории Главного ботанического сада АН СССР за 1966—1967 гг.

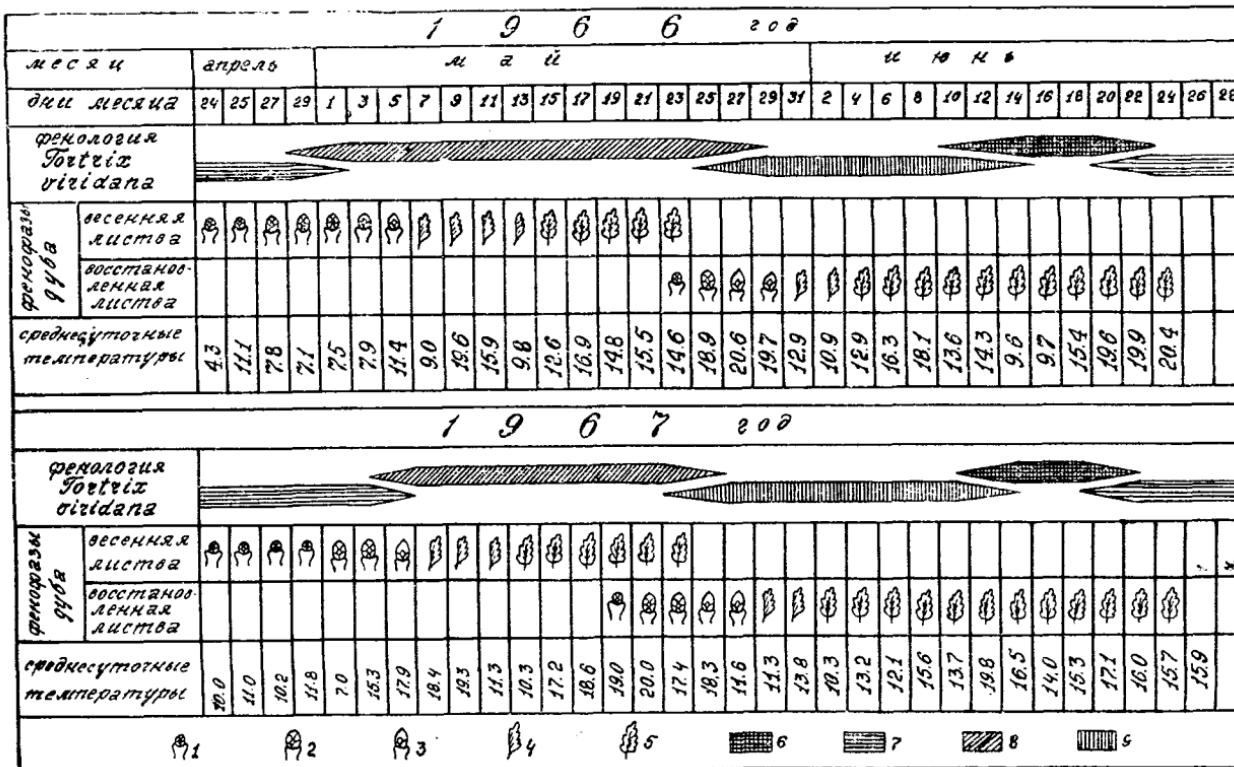


Рис. 2. Схема развития дуба и зеленой дубовой листвовертки и среднесуточные температуры на территории Романово за 1966—1967 гг.

дней раньше. При развитии гусениц листовертки наблюдается совпадение фаз ее развития с фенофазами дуба: выход гусениц совпадает с распусканием почек ранней формы дуба черешчатого, появление гусениц II возраста совпадает с фазой зеленого конуса, гусениц III возраста — с фазой раскрытия листа, IV возраст — с началом роста листа.

Таблица 2

Фенофазы появления зеленой дубовой листовертки в 1965—1968 гг.

Фазы развития	Г Б С				Ромашково		
	г о д ы						
	1965	1966	1967	1968	1966	1967	1968
Появление первых гусениц	5-V	24-IV	29-IV	4-V	27-IV	2-V	6-V
Массовый выход	8-V	27-IV	2-V	7-V	1-V	4-V	10-V
Появление первых куколок	29-V	22-V	23-V	3-VI	24-V	20-V	5-VI
Конец окукливания	—	26-V	27-V	10-VI	28-V	20-V	13-VI
Появление первых бабочек	—	8-VI	3-VI	13-VI	9-VI	9-VI	15-VI
Начало массового лёта	15-VI	11-VI	11-VI	17-VI	13-VI	12-VI	20-VI
Конец лёта	24-VI	22-VI	23-VI	26-VI	23-VI	23-VI	31-VI

В разных частях кроны развитие гусениц протекает неравномерно: после дружного выхода к концу развития гусеницы оказались разного возраста. Наиболее быстро растут гусеницы в верхней части кроны, медленнее — в нижней, поэтому каждый последующий учет обнаруживает гусениц разного возраста на дереве (табл. 3).

Таблица 3

Изменение возрастного состава гусениц по мере объедания кроны

Дата учета	Количество гусениц по возрастам в %				
	I	II	III	IV	V
6 мая	99,4	0,6	—	—	—
23 мая	—	—	25,3	42,0	32,7

Наличие гусениц разного возраста свидетельствует о неравномерности развития после начала питания. Однако к моменту прохождения фазы пронимфы это различие сгла-

живается, так как большинство отставших в росте гусениц погибает.

Восстановление листвы после повреждения совпадает с моментом окончания питания гусениц. Б. В. Сокановский и А. С. Перевезенцев (1939) указывают, что поврежденная листва восстанавливается за 8—10 дней. Если в конце мая наступает похолодание, восстановление листвы после дефолиации затягивается до 20 дней (Кулагин, 1966). По нашим данным, восстановление листвы происходит за 10—14 дней. Для выяснения вопроса, насколько полно восстанавливается листва, нами было подсчитано число съеденных гусеницами почек и почек, вновь давших листву в поврежденных частях кроны. Оказалось, что число восстановившихся почек меньше первоначального их числа и составляет от последнего 80%. Это означает, что плотность восстановившейся листвы всегда будет меньше первоначальной.

По мере объедания верхней части кроны гусеницы спускаются в ее нижнюю часть. Здесь обычно и происходит окукливание. В случае полного объедания кроны гусеницы переходят на подрост и подлесок и окукливаются в его листьях. При отсутствии второго яруса гусеницы окукливаются в трещинах коры деревьев, обходясь без листовой пластинки, или на траве. Окукиливание зеленой дубовой листовертки в условиях Московской области начинается в среднем 22 мая и заканчивается 13 июня. Массовое окукиливание приходится на 27—30 мая. Фаза куколки длится от 13 до 19 дней в зависимости от погодных условий.

Для характеристики состояния популяции был вычислен половой индекс. Оказалось, что в 1966 г. он имел значение 0,55, в 1967 г. — 0,52, а в 1968 г. — 0,54. Наши данные хорошо согласуются с данными Шютте (Schütte, 1957) по Западной Европе. По его мнению, нормальное соотношение полов у этой листовертки 1:1, с незначительными отклонениями в обе стороны. Половой индекс зеленой дубовой листовертки для Воронежской области (Егоров, Рубцова, Соложеникина, 1961) на протяжении трех лет колебался около 0,46. Разница индексов невелика и, возможно, объясняется географической изменчивостью популяции или разными фазами развития вспышки, на которых велся учет.

Куколки разного пола различаются по размерам, так средний вес куколок самок в 1966 г. составил 45 мг, в 1967 г. — 42 мг, в 1968 г. — 48 мг, а вес куколок самцов — соответственно 32, 34, 35. Подобные весовые различия у куколок листовертки обычны (Егоров, Рубцова, Соложеникина, 1961).

Лёт бабочек в условиях Московской области начинается 3—15 июня и к началу июля заканчивается. В условиях

города он начинается немного раньше. На рис. 1 и 2 показан ход вылета бабочек.

Выше уже отмечалось, что численность популяции листовертки на протяжении последних трех лет имела весьма незначительные колебания, оставаясь все годы на очень высоком уровне. Результаты учетов в нескольких наиболее типичных пунктах приведены в табл. 4.

Таблица 4

Изменения численности дубовой зеленой листовертки на фазе яйца за 3 года

Пункты наблюдений	Количество кладок яиц на 1 пог. м верхней ветви		
	1965 г.	1966 г.	1967 г.
Ромашково	57	35	33
Главный Ботанический сад	29	21	28
Парк Тимирязевский	23	25	25
Платформа Семхоз	45	30	51
Клязьминский леспромхоз	30	33	42
Желябино	62	27	30

Материалы, собранные по изменению численности дубовой листовертки в пределах генерации для составления таблиц выживаемости показывают, что сокращение численности больше всего происходит на фазе только что отродившейся гусеницы и на фазе куколки. Средняя зараженность куколок паразитами на протяжении 3 лет колебалась в пределах 25—30%. Гусеницы и особенно куколки активно уничтожаются скворцами и другими насекомоядными птицами, которые концентрируются в очагах листовертки. Некоторое представление об этом дает табл. 5.

Таблица 5

Влияние птиц на плотность куколок зеленой дубовой листовертки

Дата учета	Участок, не посещаемый птицами		Участок, посещаемый птицами	
	единица учета	количество куколок	единица учета	количество куколок
24 мая	200 точек роста	176	1000 листьев	120
5 июня	»	69	»	23
12 июня	»	44	»	14

Однако численность птиц не везде одинакова. Наиболее высокой она была в 1967 г. в ГБС и Клязьминском леспромхозе.

В молодняках и культурах Истринского и Загорского лесхозов наблюдалась частичная гибель молодых гусениц из-за голода, наступившего после обмерзания молодой листвы. Такую же картину в ФРГ наблюдал Штегер (Steger, 1963).

Таблица 6

Видовой состав паразитов дубовой зеленой листовертки
в Московской области

Виды паразитов	Степень нарушения лесной среды	
	слабо	сильно
Ichneumonidae		
<i>Phaeogenes invisor</i> Thunb.	+	+
<i>Apechthis rufata</i> Gmel.	+	+
<i>Apechthis resinator</i> Thunb.	+	+
<i>Itoplectis alternans</i> Grav.	+	—
<i>Pimpla instigator</i> F.	+	+
<i>Pimpla turionellae</i> L.	+	+
<i>Trichonotus</i> sp.	+	—
<i>Scambus</i> sp.	+	—
<i>Glypta bipunctaria</i> Thunb.	+	+
Braconidae		
<i>Apanteles loengatus</i> Ratz.	+	+
Chalcidae		
<i>Mesopolobus subfumatus</i> Ratz.	+	+
Tachinidae		
<i>Pseudoperichouda major</i> .	+	+

Зараженность куколок паразитами, а также утверждение Б. А. Смирнова (1960), что они оказывают решающее влияние на динамику численности листовертки побудило нас изучить видовой состав паразитов и их роль в популяциях вредителя. Оказалось, что видовой состав и фенология паразитов меняются по годам вспышки. В 1965 г. преобладающими видами были наездники *Apechthis resinator* Thunb., *Apechthis rufata* Gmel. В 1966 г. преобладающим видом стал *Phaeogenes invisor* Thunb. Процент куколок, зараженных этим паразитом, составил 75,4 от всего количества зараженных куколок. Роль *Phaeogenes invisor* Thunb. в 1967 г. еще больше возросла. Фактически почти все зараженные куколки были уничтожены этим паразитом. В табл. 6 приведен видовой состав паразитов, обнаруженных за годы вспышки,

и встречаемость их в участках с разной степенью нарушения лесной среды.

Из табл. 6 видно, что в условиях с нарушенной лесной средой, где в насаждениях отсутствует подлесок и обычный для дубрав травяной покров, состав энтомофагов меняется. Некоторые виды исчезают совсем, например, отсутствуют *Trichonotus* sp. и *Scambus* sp., так как их дополнительное питание связано с травянистыми растениями дубрав.

Л и т е р а т у р а

Апостолов Л. Г., 1961. Дубовая листовертка и борьба с ней в насаждениях юго-востока Украины. «Лесной журнал», № 6.

Бенкевич В. И., 1961. К прогнозу массовых появленияй зеленой дубовой листовертки в Московской области. Научные доклады «Высшей школы», сер. биол. наук, № 1, М.

Берденикова С. П. и Каримова И. И., 1958. Вредители дуба в лесопарке и борьба с ними аэрозольным методом. «Бюлл. ГБС, АН СССР», вып. 32, М.

Воронцов А. И., 1960. Биологические основы защиты леса, М.

Воронцов А. И., 1963. Биологические основы защиты леса, М.

Данилевский А. С. и Бей-Биенко И. Г., 1958. Дубовая листовертка и вопрос об устойчивости форм дуба к повреждениям. Ученые записки Ленинградского гос. университета, Л.

Егоров Н. Н., Рубцова Н. И., Соложенинина Т. Н., 1961. Дубовая зеленая листовертка в Воронежской области. «Зоолог. журнал», т. XLI, вып. 8, М.

Ильинский А. И., 1965. Надзор, учет и прогноз за массовыми хвое-листогрызущими насекомыми. Изд. «Лесная промышленность», М.

Ильинский А. И., 1952. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений. Изд. 3-е, Гослесбумиздат, М.Л.

Кулагин Ю. З., 1966. О способности древесных растений к повторному облиствению. «Ботанический журнал», № 5.

Перевезенцев А. С., Сокановский Б. В., 1939. Дубовая листовертка и борьба с ней. Журн. «Лесное хозяйство», № 5.

Смирнов Б. А., 1960. Паразиты дубовой листовертки и их значение в подавлении очага. Труды Воронежского Госзаповедника, т. IX.

Тропин И. В., 1958. Гибель зеленой дубовой листовертки в северных дубравах. Бюллетень научно-техн. информации ВНИИЛМ, № 9, М.

Schütte F., 1957. Untersuchungen über die populationsdynamik des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.) «Z. angew. Entomol.», B. 40, No 1.

Schütte F., 1960. Einfluss von Spätfrosten auf die Belaubung der Eichen und die populationsdichte des Eichenwicklers. «Z. angew. Entomol.», B. 46, No 2.

Steger O., 1960. Spätfrost und Massenwechsel von *Tortrix viridana* L. (Lep. Tort.). «Z. angew. Entomol.».

Gasov H., 1925. Der grüne Eichenwickler (*Tortrix viridana* L.) als Forstschaädling, «Arb. biol.», B. 12, No 6.

К БИОЛОГИИ ЗВЕЗДЧАТОГО ТКАЧА-ПИЛИЛЬЩИКА

Биология звездчатого ткача-пилильщика (*Acantholyda posticalis* Mats (*nemoralis* Thoms.) изучена недостаточно.

Ниже излагаются материалы наших трехлетних наблюдений (1965—1967 гг.) в очагах звездчатого ткача-пилильщика в условиях Бузулукского бора, где он является важнейшим вредителем сосновых культур. Очаги ткача в Бузулукском бору существуют с 1953 г. Несмотря на усиленную химическую борьбу они не ликвидированы и продолжают действовать. Частично это можно объяснить недостаточной изученностью вредителя.

Наблюдения велись на трех постоянных пробных площадях, заложенных в 15—17-летних (пробные площади № 1, 2) и 20—25-летних (пробная площадь № 3) чистых рядовых культурах сосны. Сомкнутость крон 0,8—0,9; бонитет I; тип леса — мшистый сосняк пологих всхолмлений и равнин), почва супесчаная, покров злаковый ранний, подлесок отсутствует.

Наблюдения в природе за развитием, фенологией и особенностями поведения ткача проводились с мая по сентябрь. В период активных фаз развития (имаго, питающаяся личинка) наблюдения велись ежедневно, а в период покоящихся фаз (куколка, эонимфа и пронимфа) через 3—5 дней. Одновременно велись лабораторные работы. Подробное описание опытов, методов наблюдений и учетов излагается в соответствующих разделах статьи.

Биологические особенности звездчатого ткача-пилильщика очень тесно связаны с морфологической структурой вида. В. Кёлером (1957, 1964) описаны три формы звездчатого пилильщика-ткача: *Acantholyda nemoralis* Thoms. f. *graecox* W. K. — восточная или ранняя, *A. nemoralis* Thoms. f. *serotina* W. K. — западная или поздняя, *A. nemoralis* Thoms. f. *typica* W. K. — типичная. Наиболее многочисленны и различаются между собой первая и вторая формы, а третья является очень близкой ко второй и доля ее в популяции ткача обычно незначительная (до 20%).

В отечественной литературе о формах ткача упоминает В. Е. Федоряк (1965), но он различает их только по морфологическим признакам. Между тем они различаются также и по своей фенологии и биологии.

В условиях Бузулукского бора нами обнаружены две основных формы ткача: ранняя *Acantholyda nemoralis* Thoms. f. *graecox* W. K. и поздняя — *A. nemoralis* Thoms. f. *serotina* W. K. Третью форму мы не выделяли. В табл. 1

Таблица 1

Морфологические особенности разных форм звездчатого пилильщика-ткача

Форма	Окраска и рисунок		
	с а м к и	с а м ц ы	окраска зонимф и пронимф
Ранняя	На черном фоне головы, п. сп. и сп. сп. симметрично расположены желтые пятна и полоски, образуя характерный рисунок. Общее число пятен сильно варьирует. Кремово-оранжевая окраска тергитов слабая и проступает на последних 3—4 члениках брюшка.	Единичные экземпляры имитируют рисунок самок, при этом число пятен сильно сокращено и окраска их очень слабая. Окраска тергитов на последних 3 члениках брюшка очень незначительная.	Варианты оранжевых тонов: ярко-оранжевые, желто-оранжевые.
Поздняя	На черном фоне головы, п. сп. и сп. сп. симметрично и очень рельефно расположены ярко-желтые и оранжевые пятна и полоски, образуя характерный рисунок. Общее число пятен слабо варьирует. Окраска тергитов интенсивнее и проступает на всех или более чем на 4 последних члениках брюшка.	Часто имитируют рисунок самок, при этом окраска пятен менее интенсивна. Окраска тергитов брюшка ярко-оранжевая аналогичная самкам.	Варианты зеленых тонов от густо-зеленого до желто-зеленого.

приводятся морфологические различия ранней и поздней формы ткача.

Эонимфы и пронимфы разных форм ткача также отличаются по размерам и окраске. В данном случае получает объяснение смысл разных цветовых аберраций, который был неясен многим исследователям. К ранней форме В. Кёлер (1964) относит эонимф только оранжево-желтого цвета, к поздней — 60—75% личинок, окрашенных в оранжево-желтый цвет, и 25—40% личинок, окрашенных в ярко-зеленый или зелено-желтый цвет.

Нами проверялось это положение в условиях Бузулукского бора. Эонимфы ясно выраженных окрасок (зеленые, желтые и оранжевые) помещались в почвенные изоляторы в естественных условиях в количестве по 50 штук каждой аберрации. Было последовательно прослежено их развитие и получены имаго ранней и поздней форм. Первые из оранжевых, вторые из зеленых и желтых. Цвет покровов сохраняется от эонимф до куколки. Всего в опыте участвовало 150 эонимф. Следует заметить, что между личинками всех цветовых аберраций имеется много промежуточных окрасок, которые, возможно, характеризуют гибридное потомство обеих форм. По размерам наиболее крупными были эонимфы желтой и оранжевой аберраций (максимальная длина 28 мм, минимальная — 19 мм), эонимфы желтой и оранжевой аберраций, имеющих одинаковый максимум — 23 мм, минимальная длина желтых эонимф 19 мм, а оранжевых — 17 мм.

При наблюдениях за развитием и образом жизни ткача мы старались проследить отдельно биологические особенности каждой формы. Оказалось, что они значительно отличаются. Этим объясняются и некоторые противоречия в биологии ткача, замеченные предыдущими исследователями, которые в своих наблюдениях не разделяли ткача на формы.

Получает объяснение прежде всего растянутость отрождения и лета имаго. На Среднем Доне лёт ткача проходил с 25 мая по 15 июня (Авраменко, 1958—1960), В. Е. Федоряк (1952—1960) в Семипалатинске зафиксировал лёт ткача с конца мая по середину июня, а в Кустанайской области (Федоряк, 1960—1964) — с 17 мая по 2 июля. В Красноярском крае А. С. Рожков (1960) наблюдал лёт с 5 июня по 15 июля, а в Читинской области Н. В. Горшков (1962) отметил лёт ткача с начала июня по вторую половину июля. В Прибайкалье ткач летает также с первой половины июня по вторую половину июля (Вержуцкий, 1966).

Исследователи Бузулукского бора приводят довольно сходные даты лёта — с 20 мая по 6—10 июня. (Воронцов, 1959; Точилин, 1960; Давиденко, 1960—1962). В 1965 г. в

Бузулукском бору ткач летал с 22 мая по 24 июня (Новикова и Соколов, 1965).

Все авторы обычно ссылаются на значительную растянутость лёта звездчатого ткача-пилильщика. О сильной растянутости лёта говорят данные В. Е. Федоряка (1960—1964), А. С. Рожкова (1960), Н. В. Горшкова (1962), Б. Н. Вержуцкого (1966). Наблюдения за лётом ткача, проведенные В. Кёлером, дали ему основания предположить два срока лёта и на этом основании выделить две массовых формы ткача.

Лёт ткача мы наблюдали в 1966 и 1967 гг. С этой целью в двух очагах ткача было установлено по три марлевых изолятора размером 0,25 м³, с которых велся ежедневный учет вылетающих особей. В 1966 г. лёт был очень слабым, так как большая часть популяции ткача диапаузировала.

В 1967 г. лёт был массовым, вылетела значительная часть популяции. В связи с этим целесообразно привести данные этого года (табл. 2 и рис. 1).

Таблица 2

Динамика вылета ткача по данным почвенных изоляторов в 1967 г.

Дата наблюдения	Среднесуточная температура воздуха, °C	Число вылетевших особей по дням			
		ранняя форма		поздняя форма	
		самки	самцы	самки	самцы
19 мая	19,4°	5	29	0	3
20 »	18,4	9	57	0	4
21 »	19,7	10	54	0	7
22 »	23,1	39	19	2	3
23 »	23,3	32	31	2	9
24 »	23,9	25	8	5	4
25 »	23,5	4	1	5	0
26 »	23,4	5	6	11	2
27 »	18,2	4	0	20	0
28 »	13,3	2	0	14	0
29 »	11,9	1	14	6	6
30 »	12,3	1	1	1	1
31 »	11,1	0	4	0	6
1 июня	9,5	0	0	5	0
2 »	7,5	0	0	0	0
3 »	4,9	0	0	3	0
Всего вылетело за время лёта		137	224	74	45

Данные динамики вылета подтверждают наличие двух сроков лёта ткача. Начинают лёт самцы ранней формы при средней суточной температуре воздуха +14,2° С. При этом температура почвы на глубине залегания ранней формы (10 см) достигла +16° С, а на поверхности — +21° С. Самки ранней формы начали выходить вместе с самцами поздней формы. К моменту их появления сумма положи-

тельных температур почвы на глубине 10 см составила 283°C . Позже всех появляются самки поздней формы, спустя четыре дня после первых самок ранней. В это время сумма положительных температур воздуха приближается к 500°C , а почв на глубине 20 см — 388°C . Среднесуточная температура воздуха к моменту вылета самок поздней формы дости-

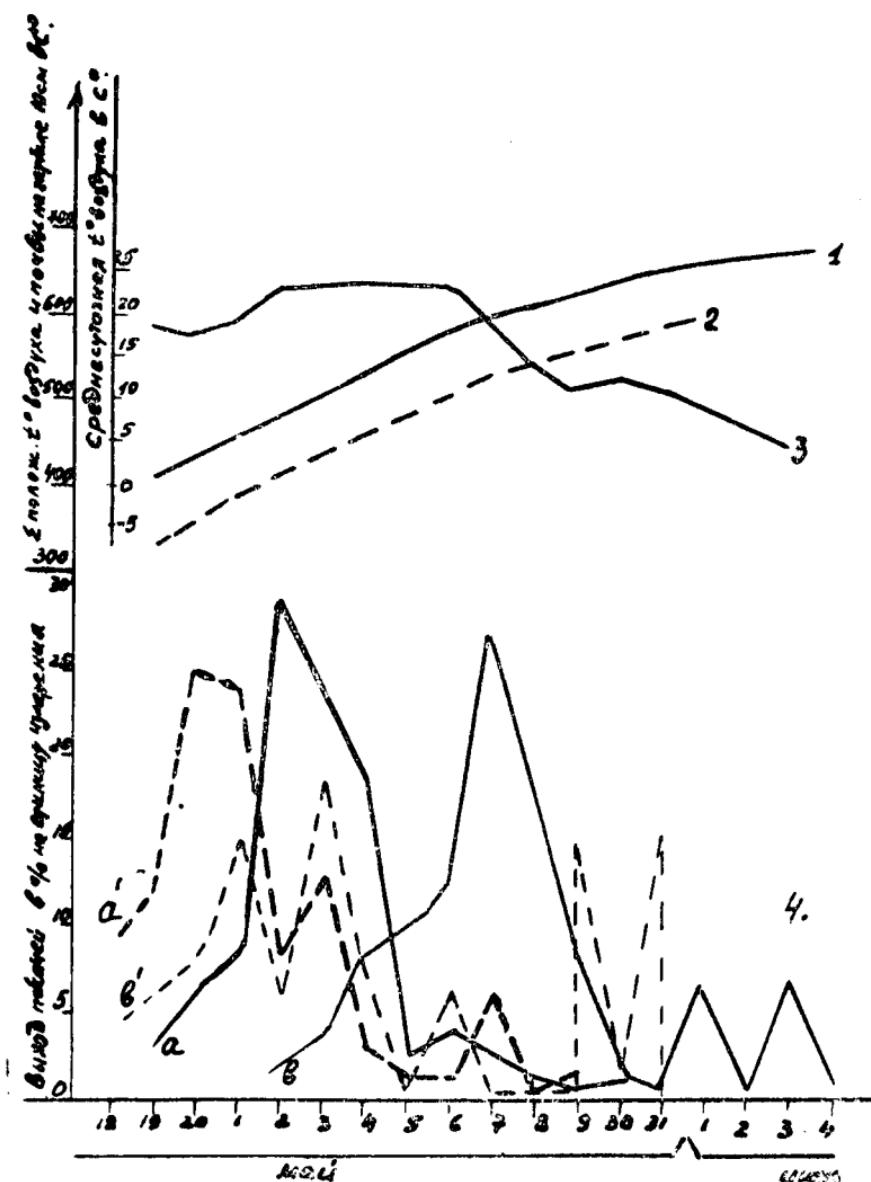


Рис. 1. Выход имаго разных форм звездчатого ткача-пиляльщика из почвы в связи с температурой (Бузулукский бор, 1967): 1 — Σ положительных температур воздуха; 2 — Σ положительных температур почвы на глубине 10 см; 3 — среднесуточная температура воздуха; 4 — кривые появления ткача: а — самки ранней формы; а' — самцы ранней формы; в — самки поздней формы; в' — самцы поздней формы.

гает 23° С. Если лёт самок имеет ясно выраженные признаки массового выхода, то выход самцов более растянут по времени. Поведение особей ткача разных форм во время лёта также существенно различается, в особенности это заметно на поведении самок.

Самки ранней формы мельче по размерам и менее активны, чем самки поздней формы. Выйдя из почвы, мало подвижные самки тотчас копулируют с самцами обеих форм и вскоре приступают к откладке яиц, преимущественно в нижних частях кроны. Вскрытие 28 самок до копуляции, в момент выхода, показало, что все они имеют уже вполне обособленные, зрелые яйца.

Самки поздней формы крупнее и намного подвижнее. После выхода из почвы они сразу ползут в верхнюю часть кроны. При попытке самцов к копуляции они оказывают большое сопротивление. Защищаясь, они пускают в ход жвалы и усики, приподнимают крылья, извиваются и сбрасывают самцов. При этом они издают довольно сплитный гул — жужжание. Борьба наблюдается постоянно и часто самки остаются неоплодотворенными. Лишь при очень массовом нападении самцов (до 8—10) происходит копуляция и чаще всего с одним или двумя самцами, тогда как самку ранней формы могут оплодотворять на пути ее к месту яйцекладки до 5—7 самцов. Вскрытие первых самок поздней формы обнаружило, что к моменту вылета самок большинство их яиц находится в полузрелом состоянии и лишь незначительная часть яиц (5—8 шт.) обособлена. Самки поздней формы приступают к откладке яиц преимущественно в верхних частях кроны. При этом яйца откладываются в основном неоплодотворенные.

Партеногенетическое размножение ткача отмечается многими исследователями (Авраменко, 1959; Федоряк, 1966; Келлер, 1964; Коломиец, 1967). При этом авторы не относят партеногенез к какой-либо из форм. Наши наблюдения позволяют предположить, что половое размножение преимущественно в большинстве самкам ранней формы, в то время как партеногенез — поздней форме. Как известно, при партеногенезе развиваются яйца, то есть специализированные зародышевые клетки (Дубинин, 1966). В целом все авторы считают, что самки ткача при партеногенезе дают мужское потомство. На этот счет у нас противоположное мнение. Известны примеры существования целиком партеногенетических линий, например, у *Drosophila mangabeirai*, M., у которой в течение более полутора лет в потомстве не обнаружено ни одного самца.

Наши учеты имаго ткача показали, что в ранней форме ткача, которая размножается преимущественно половыми

путем, преобладают самцы, а в популяции поздней формы, которой свойственен партеногенез, соотношение или равное, или самок больше.

Нами было замечено, что в период яйцекладки самки обеих форм постоянно нуждаются в воде. В поисках воды они ползают по веткам. В утренние часы часто можно наблюдать самок, пьющих воду из пазух хвоинок. Мы наблюдали также, как самки соскабливают с хвоинок текущего года волоски.

В лабораторных условиях ткачи, изолированные на ветках, лишенных воды, погибали через два дня, а с водой жили 8—10 дней. Было опробовано несколько режимов питания, как-то: без воды, с водой, с водным раствором меда, с букетами из смеси цветущих трав. Ткачи охотно потребляли воду и мед, их совершенно не привлекали цветы. В целом имаго ткача с трудом переносят лабораторные условия, по-видимому, это связано с характером поведения: в естественных условиях они очень подвижны, а в садках их движения очень ограничены.

О дополнительном питании ткача никто из исследователей не говорит. На возможность антофилии у ткачей семейства *Pamphilidae* указывает Э. К. Гринфельд (1962). Ткачи в прошлом были хищниками и попутно питались пыльцой цветочных растений. В дальнейшем эволюция этого семейства перепончатокрылых пошла по линии афагии. О хищничестве свидетельствуют лишь острый вершинный и боковой зубцы на мандибулах.

Самки ранней формы, имея при выходе уже зрелые яйца в первую половину лёта совершенно не способны к перелетам. Яйцекладка и копуляция таких самок идут непрерывно и заканчиваются в более сжатые сроки. Самки, лишенные яиц, встречались уже 28 мая, то есть спустя 9 дней от начала лёта или 6 дней после массового выхода ранней формы. Следовательно, большую часть яиц самка ранней формы откладывает в первую неделю лёта. Именно к концу первой недели у самок ранней формы в брюшке чаще всего находятся в среднем 6, а максимально — 9 яиц. Единично встречаются самки с 11 и 16 яйцами в брюшке.

Развитие яиц у поздней формы идет постепенно, а поэтому самки откладывают их более равномерно за период лёта. Спустя 7 дней после массового выхода этой формы начали попадаться самки с минимальным количеством яиц (10 штук). Большинство же самок в это время имело до 30 штук яиц в брюшке. В период, когда начинают попадаться самки ранней формы с числом яиц до 9 штук и самки поздней формы с числом яиц до 17 штук, наступает некоторый спад в яйцекладке. Постоянные наблюдения за цветковыми растениями в районе очага позволили сделать интерес-

ное наблюдение. Оказалось, что «облегченные», отложившие часть яиц самки начинают делать более дальние перелеты и, в частности, могут посещать цветущий молочай, где по нашим наблюдениям, происходит их дополнительное питание. 28 мая пойманная на молочае самка ранней формы, имела в брюшке лишь 2 яйца. Постоянны дожди и сильные ветры с 26 по 31 мая, резкое снижение температуры с 1 по 6 июня, нарушило дополнительное питание. Всего за период с 1 по 8 июня нами учтено на цветущем молочае 49 особей, из них 8 ранней и 41 поздней формы. За весь период наблюдений на цветах ни разу не встретились самцы. Интересно отметить, что опушечные деревья очага по границе с полосой молочая шириной в 10 и длиной 200 м, 8 июня были сплошь облеплены самками, завершившими яйцекладку или с малым числом яиц в брюшке. Соотношение их по формам было 1 (ранняя) : 6 (поздняя). Среднее число яиц в брюшке самок, посещавших молочай, равно 6, максимальное — 17, минимальное — 2 шт.

Посещение молочая самками не продлевает яйцекладку и жизнь насекомого. Само посещение цветущих трав интересно, оно указывает на возможную в прошлом антофилию этого вида.

Данные о плодовитости звездчатого ткача недостаточны и разнородны. А. И. Воронцов (1959), считая плодовитость по годам непостоянной, максимальным порогом называет довольно высокое число — 120 шт., при среднем числе — 60 шт., и минимуме — 30 шт. на одну самку. Другой исследователь Бузулукского бора А. И. Точилин (1960) еще менее точен. По его данным, плодовитость ткача колеблется в больших пределах от 40 до 150 шт., а средняя плодовитость равна тоже 60 шт. По данным Л. К. Давиденко (1960—1962), плодовитость колеблется в малых пределах: 40—60, что согласуется с нашими данными за 1965 г. При вскрытии 100 шт. самок, взятых из почвы, были получены следующие данные о потенциальной плодовитости в шт.: макс. — 67; мин. — 17; средн. — 35.

Предельную плодовитость, равную 60—65 отмечают Н. Д. Авраменко (1959) и В. Е. Федоряк (1962, 1966). В. Кёлер (1957—1964), оговаривая тот факт, что плодовитость поздней формы выше чем ранней, называет пределы ее: 20—50 шт., в среднем — 40 шт., что наиболее согласуется с нашими данными.

В 1966 г., в межлетний год, в Бузулукском бору летали в основном ткачи поздней формы. Максимальное число яиц половозрелой самки было равно 47 шт., мин. — 10 шт., средн. — 36 шт. Учет потенциальной плодовитости у разных форм ткача, проведенный в лётный 1967 г. по изоляторам показал, что плодовитость ранней формы находится в пре-

делах 12—41 шт., при этом средняя плодовитость самки равна 27 шт., а плодовитость поздней формы выше, ее пределы 15—50 шт., при средней — 35 шт. (рис. 2).

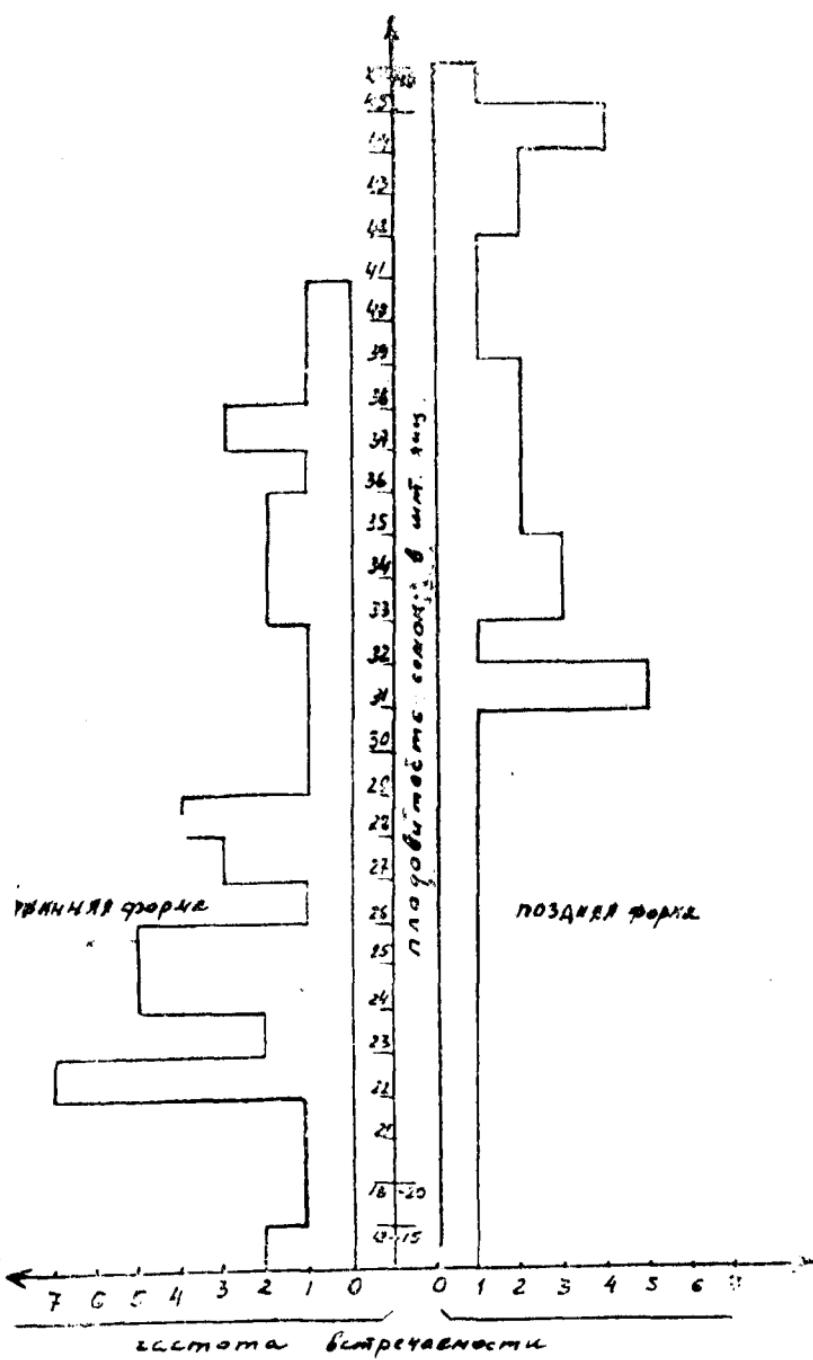


Рис. 2. Распределение разных форм звездчатого нилыльщика по плодовитости.

Вес яиц определялся нами сразу же после выхода самок из почвы и в период активного лёта. Оказалось, что самка ранней формы при выходе из почвы имеет средний вес яйца 1,57 мг. (макс. — 1,72; миним. — 1,47), а в период лёта и массовой копуляции 3,69 мг. (макс. 5,33; миним. 2,46).

Развитие яиц у самки поздней формы протекает постепенно. Средний вес яйца только что вышедшей самки равен 1,54 мг. (макс. — 1,71; миним. — 1,37), а спустя двое суток с момента выхода средний вес яйца такой самки равен 2,43 мг. (макс. — 4,66; миним. — 1,44). В период активной откладки яиц средний вес яйца самки поздней формы равен 3,47 мг (макс. — 9,0; миним. — 1,58). Интересно отметить, что в период активного лёта обеих форм встречаются самки с весом яиц до 1,5 мг. Так, 3 июня из 10 самок 4 имели следующий вес яиц: 1,4; 1,47; 1,32; 1,4. Подобный вес может объяснить природу разнополого потомства.

Литературные данные по соотношению полов в популяциях звездчатого ткача противоречивы. По данным К. Сайо (Sajo, 1898) и Б. Альтума (Altum, 1898) количество самцов намного превышает количество самок (в 3—5 раза). В Забайкалье, по данным Н. В. Горшкова (1962), также преобладают самцы почти в 2 раза. У В. Кёлера (1964) соотношение равно 2:1, при этом не указывается форма ткача. По учетам В. Е. Федоряка (1966) из 4 массовых сборов за период с 1963 по 1965 гг. в трех случаях соотношение было в пользу самок 1,8:1; 1,3:1; 1,6:1 и лишь в одном случае соотношение было равно 1:1. В Кетских борах (по измерению головных капсул) преобладали самки, при соотношении 1,5:1 (Коломиец, 1967).

По нашим данным, в межлетний 1966 г. соотношение было явно в пользу самцов. Из 16 учетов имаго ткача в 9 случаях в значительном количестве преобладали самцы (в период массового лёта с 30 мая по 9 июня), в 5 случаях — самки (период с 14 по 26 июня) и в 2 случаях было равенство (при минимальном учете с 10 по 15 июня).

По данным всех учетов лётной фазы ткача в популяции преобладали самцы: 73 самки; 603 самца, т. е. 1:8. Учеты по почвенным изоляторам дали соотношение 1:2 (без разделения по формам).

В популяции лётного 1967 г. учет всех особей велся с разделением по формам. По трем изоляторам соотношение ранней формы было: 1:0,9; 1:3,4; 1:2, а в популяции поздней формы: 1:0,5; 1:1,5; 1:1. Всего за сезон 1967 г. (с 19 мая по 3 июня) было учтено 504 особи с 4 м². Из них самок: ранней формы — 152 шт., поздней формы — 75 шт.; самцов: ранней формы — 234 шт., поздней формы — 50 шт. Итак, общее соотношение для ранней формы оказалось 1:1,5; а для поздней — 1:0,7.

По куколкам в период весенних раскопок, соотношение полов в очаге, где преобладала ранняя форма ткача, было 1:3 (число учтенных особей: 38 самок, 114 самцов), в очаге, где преобладала поздняя форма ткача, — 1:0,8 (число учтенных особей — 99 самок и 81 самец).

Данные по двум годам исследования с очевидностью показывают, что в популяциях ранней формы постоянно преобладают самцы, а для популяций поздней формы характерно относительное равенство соотношения или преобладание самок. Объяснение подобного явления следует искать в генетических особенностях обеих форм ткача, обусловленных их способом размножения и наследственностью. Вопрос этот требует отдельного рассмотрения.

О предпочтаемых местах кладок яиц в кроне существует не совсем четкое мнение. По А. И. Воронцову (1959) самки сначала откладывают яйца в нижней части кроны на текущую хвою, а затем идет распространение по кроне вверх. У. В. Е. Федоряка (1963), напротив, ткач предпочитает верхнюю часть кроны и хвою прошлого года. В. Кёлер (1964) считает, что поздняя форма ткача предпочитает верхнюю часть кроны, а ранняя — пучкообразные редкие иглы нижней кроны, по которым легче передвигаться относительно малоподвижной самке ранней формы, со зрелыми яйцами.

Нами в Бузулукском бору было замечено, что характер повреждения крон у сосен в очаге ткача различен. В год массового повреждения (1965) из 200 учтенных деревьев 41% составляли сосны, объеденные исключительно с вершиной (1—4 мутовки), 15% сосен с полностью объеденной кроной и 44% имели повреждение частичное в нижней и средней частях кроны (Новикова и Соколов, 1967).

Мы провели учеты яиц ткача по частям кроны на хвое разных лет. Оказалось, что в 1967 г. в очаге, где популяция была представлена обеими формами ткача в соотношении 2:1 в пользу ранней формы, количество яиц, отложенных в нижних частях кроны, составило 57%, в верхней — 35% и в средней — 8%. При этом, если в нижней части кроны масса яиц была отложена на хвою прошлых лет, то в средней и верхней частях, наоборот, основная масса яиц была отложена на хвою текущего года (табл. 3).

В 1966 г., когда в популяции преобладала поздняя форма ткача, подавляющая часть яиц была отложена на хвою текущего года (92,5%). Следует заметить, что подобным образом откладка яиц происходит лишь на деревьях, не повреждавшихся в прошлом. Так, по данным 5 моделей с признаками ослабления (сильные следы объедания, сухохронность, суховершинность), соотношение кладок по частям кроны в том же очаге было: в нижней части 80%, средней —

12%, верхней — 8%. При этом, из 50916 учтенных яиц на хвое текущего года было отложено лишь 12227, что составило 24%, остальные яички располагались на старой хвое.

Таблица 3

Данные учета кладок яиц ткача по частям кроны и возрасту хвои

Место учета яиц в кроне	Число учтенных яиц, штук	Из них по частям кроны, шт./%		
		нижняя	средняя	верхняя
В целом на хвое обоих лет	1508	858 57	125 8	525 35
На хвое 1967 г.	761	300 34	76 61	385 73
На хвое 1966 г.	747	558 66	49 39	140 27

Яйцо ткача довольно крупное и достигает в длину 3 мм, а в толщину 0,6—0,8 мм. (Воронцов, 1959; Кёлер, 1964). По данным А. И. Воронцова, длительность развития яйца составляет 8—18 дней. В условиях Казахстана срок развития яйца колеблется в пределах 7—15 дней (Федоряк, 1964).

В. Кёлер считает, что развитие яйца зависит от метеоусловий и в среднем длится от 11 до 20 дней, что согласуется с нашими данными по Бузулукскому бору в 1967 г.

За период развития зародыша яйцо претерпевает хорошо различимые на глаз изменения. Оценка степени развития зародыша в яйце по внешнему виду имеет практическое значение, так как позволяет быстро и достаточно точно определить день массового выхода личинок. В. Кёлер (1964), изучая эмбриональное развитие зародыша, установил и описал 5 фаз, отличающихся окраской, размером и формой яйца. Мы объединили эти фазы в три, хорошо различающиеся по признакам, доступным глазомерному учету, вполне достаточному для практических целей:

I фаза — яйцо лимонного или сероватого оттенка. Концы заострены или слабо сглажены; узкое тонкое по форме напоминает «лодочку». Срок созревания 9—12 дней.

II фаза — цвет яйца от сероватого до оливково-синего в передней части. Вдоль боковой стороны яйца обозначена полоска, над которой в передней части едва просвечивает буроватое пятнышко — глазок эмбриона. Концы яйца округлены, яйцо как бы налитое. Срок созревания 5—7 дней.

III фаза — ясно обозначено очертание глазка эмбриона, сквозь покровы яйца видны членистые усики, и можно заметить движение головы. Срок созревания 2—4 дня.

Сумма положительных температур к моменту окончания развития зародыша составила 673° С.

Первые личинки в 1965 г. были отмечены 6 июня, в 1966 г. — 5 июня. К этому времени сумма положительных температур достигла в 1965 г. 620° С, в 1966 г. 750° С. В 1967 г. первые личинки были отмечены 26 мая в нижней части кроны на хвое 1967 г. и 1966 г. Это была кладка ранней формы, замеченная 17 мая. Сумма положительных температур достигла 584° С. Значительное понижение температуры с 28 мая по 3 июня сказалось на общей картине выхода личинок. В этот период совершенно отсутствовал выход личинок в верхних частях кроны, тогда как в нижних частях кроны выход шел равномерно с 26 мая нарастающим итогом. Для выхода личинок из яиц, отложенных поздней формой ткача, необходима сумма положительных температур более 600° С (табл. 4).

Таблица 4

Динамика выхода личинок ткача по данным модельных деревьев в 1967 г.

Возраст хвои	Части кроны	Даты первого появления личинок	% вышедших особей по дням учета				
			м а й		и ю н ь		
			26	28	2	3	12
Двухлетняя	верхняя	2/VI	—	—	21	27	44
	нижняя	26/V	7	15	13	18	34
Однолетняя	верхняя	2/VI	—	—	2	6	26
	нижняя	26/V	2	8	11	14	28
Сумма положительных температур воздуха в период выхода личинок из яйца.			584	616	668	673	795

Выход личинок из яиц, отложенных самками поздней формы, протекает быстрее, чем из яиц, отложенных самками ранней формы. Это связано, очевидно, с тем, что в месте откладки яиц самками поздней формы ткача (верхняя часть кроны) сумма критических температур выше, чем в нижней части кроны — место яйцекладки самок ранней формы ткача.

Выход личинки из яйца подробно описан В. Кёлером (1964). В яйце личинка поконится головой вниз. В этом положении идет развитие зародыша. Перед выходом зародыш поворачивается таким образом, что голова оказывается в противоположном конце яйца, происходит переворачивание

личинки через голову. Затем яичная оболочка лопается и через продольную щель личинка сокращениями тела проталкивается наружу и ползет к основанию хвоинки на спине, попеременно поворачивая голову из стороны в сторону. Этими колебательными движениями головы личинка строит «веревочную лестницу» вокруг тела и хвоинок, не рискуя упасть.

Личинки обеих форм начинают питаться хвоей текущего года. Личинки, вышедшие из яиц, отложенных самкой ранней формы, раньше (уже в третьем возрасте) переходят на хвою прошлых лет и даже съедают хвою трехлетнего возраста. Личинка поздней формы при обилии в районе обитания хвои текущих лет может закончить свое развитие на ней. За период питания личинка-самка линяет 5 раз, а личинка-самец — 4 раза. В это время личинки малоподвижны. Только после исчезновения пищи в ближайшем районе они покидают свои старые гнезда-туннели и переходят на новые побеги. Обычно личинка, приступая к питанию, закрепляет свое тело в районе двух-четырех хвоинок. По мере роста личинка расширяет район своего обитания, и в 4–5 возрасте гнездо ее представляется собой довольно плотный туннель длиной до 3 см, где личинка непосредственно питается, и обширное «пастбище» протяженностью 10–15 см, опутанное нитями. Личинка не любит покидать туннель, она выходит лишь в поисках пищи, которую чаще всего затаскивает за собой в туннель или поедает вблизи него. Мы наблюдали, как личинка 5 возраста затаскивала в туннель одновременно до 4 хвоинок. Хвоинка перегрызается у основания и съедается до вершинки, так что на месте ее остается пинчик. На хвое старших лет личинки часто перегрызают одну хвоинку, иногда две, но не у основания, а на половине длины. Тогда остаются высокие пинчики или одиночные хвоинки. Иногда личинке не удается удержать кончики хвоинок, и они повисают на паутинках гнезда, засоряя его.

Личинки пытаются интенсивно, особенно в трех последних возрастах. Мы занимались изучением питания личинок в лабораторных условиях. Хвоя для личинок бралась с деревьев, не поврежденных в прошлом ткачом (табл. 5).

Из табл. 5 следует, что общее число съеденных хвоинок одной личинкой равно 290 шт., а сухой вес пищи — 2,54 г. Наши данные близки данным В. Е. Федоряка (1962), по которым средний вес съеденной пищи самкой хвои равен 3,5–3,6 г, а самцом — 1,6–1,7 г.

Длина тела и ширина головных капсул личинок ткача разных возрастов зависит от формы и пола личинки, а потому колеблется. По данным М. Нумберга (1947), средняя длина тела у личинок по возрастам в миллиметрах равна:

I—5, II—7, III—10, IV—13 и V—19.

Таблица 5

Среднее количество съеденной пищи и ее усвоение у личинок ткача разного возраста

Место сбора хвои	Число личинок в опыте	Показатели питания	Среднее количество съеденной пищи по возрастам						Всего за период фазы
			I	II	III	IV	V	VI	
В неповрежденной части очага	6	Сухой вес съеденной хвои, г	0,018	0,2	0,57	0,7	1,1	—	2,54
		Кол-во съеденной хвои молодой, шт.	—	13	27	22	4	—	69
		Кол-во съеденной хвои старой, шт.	—	—	36	42	62	—	140
		% усвоения пищи	—	70	70	70	75	—	—

Таблица 6

Данные размера и веса тела разных форм ткача на основных фазах его развития

Фаза развития	Пол, возраст	Автор	Длина тела, мм				Вес тела, мг							
			ранняя форма		поздняя форма		ранняя форма		поздняя форма					
			мин.	сред.	макс.	сред.	мин.	сред.	макс.	сред.				
Имаго	♀	Кёлер	11	12,3	13	13	14,2	16	нет данных					
		Новикова	12	14,3	17	14	15,4	18	35	90,5	121	74	112,6	169
Ложногусеница	♂	Кёлер	нет данных											
		Новикова	9	11	12	10	12	13	не взвешивались					
Пронимфа	V-VI	Кёлер	—	15,7	—	—	16,5	—	103	—	—	113	—	
	VI	Новикова	20	22	25	23	26	28	130	165	264	135	180	236
Куколка	♀	Новикова	17	21	23	19	22	25	139	176	233	121	188	236
	♂	Новикова	14	15	17	15	17	18	62	109	119	65	105	111

Соответственно ширина головных капсул в миллиметрах равна:

I—0,75, II—1,2, III—1,5 IV—1,9, V—2,3.

Среднюю длину тела сформировавшихся личинок V—VI возрастов разных форм ткача приводит В. Кёлер: ранняя — 15,7 мм, поздняя — 16,5 мм.

Нами проведены замеры длины тела и веса всех фаз развития ткача, с учетом его форм. Данные сведены в табл. 6, где приведены и данные В. Кёлера (1964).

В условиях Бузулукского бора звездчатый ткач-пильщик обеих форм имеет размеры тела больше, чем ткач польских очагов.

Интересно сравнить показатели веса. На фазах питающейся личинки и имаго поздняя форма имеет средние показатели веса больше чем ранняя. Средние показатели веса пронимфы и куколки ранней формы выше, что можно объяснить ускоренным развитием этих фаз у ранней формы ткача.

Разделение по цветовым aberrациям на стадии питающейся личинки возможно с IV возраста. Пестрые, серовато-бурового оттенка личинки с полосками бурачного цвета на боках, спине и брюшке всегда дают эонимф оранжевых тонов, соответствующих ранней форме. Личинки серовато-зеленого оттенка с коричневыми полосками по телу приобретают при спуске в землю окраску зеленых тонов и соответствуют поздней форме ткача.

Чтобы проследить спуск личинок на зимовку, нами в очагах ткача были подготовлены учетные площадки трех типов. Первый тип учетных площадок представлял собой хорошо очищенные большие пространства в 9, 10 и 16 м² среди культур, куртин или группы деревьев, что облегчало учет продукции на одно дерево. Второй тип площадок — ямы размером 0,5 м³ в количестве 9 шт. в одном очаге и 3 шт. во втором очаге. Земля в ямах в дни учета перелопачивалась. Третий тип учетных площадок — почвенные насыпи в количестве 3 шт. размером 0,25 м³, которые не плотно, но гладко утрамбовывались, а в день учета также перелопачивались.

В результате учетов нам удалось установить некоторые особенности спуска личинок разных форм ткача в почву (табл. 7).

Личинки обеих цветовых aberrаций начинают спуск одновременно, причем первыми спускаются мелкие личинки. К 10 июня почти все оранжевые личинки (86%) спустились в почву. Спуск крупных личинок на этом и прекратился, мелкие же личинки этой aberrации еще спускались.

Для личинок зеленої aberrации массовый спуск был

Таблица 7

Динамика спуска личинок ткача на зимовку по данным всех учетных площадок в 1967 г.

Форма личинок	Размер личинок	Дата первого спуска личинки	Число спустившихся личинок по дням учета, шт.							Число учетных площадок	
			июль				август		всего личинок		
			6	8	10	16	1	2			
Ранняя	Крупные	—	—	—	26	—	—	—	26	15	
	Мелкие	6/VII	5	1	23	1	1	—	31		
Поздняя	Крупные	—	—	—	3	17	2	1	23	15	
	Мелкие	6/VII	4	—	4	12	—	2	22		

между 10–16 июня. За этот период спустилась основная часть популяции (80%).

При перекопке постоянных почвенных площадок в период спуска личинок ткача в землю мы проследили, на какую глубину спускаются личинки разных форм, разных цветовых аберраций.

Большинство личинок оранжевого цвета и особенно мелкие ярко-оранжевые (ранняя форма) зарываются на глубину до 10 см, тогда как часть крупных оранжево-желтых и подавляющая часть личинок зеленых тонов (поздняя форма) зарываются на глубину 15–25 см. Исследования ряда авторов (Пашковский, 1949; Воронцов, 1957; Федоряк, 1960; Давиденко, 1962) показали, что предельная глубина залегания эонимф ткача 20 см. В. Кёлер (1964) считает, что ранняя форма залегает на глубине от 3 до 10 см, а форма поздняя может спускаться на глубину до 20 см.

На примере свекловичного долгоносика (Пятницкий, 1940) и колорадского жука (Ушатинская, 1966) выяснено, что глубже залегают личинки и жуки с более длительным сроком диапаузы. Жуки, имеющие двухлетнюю диапаузу, зимуют в более глубоких горизонтах почвы, чем жуки, зимующие один год. Кроме того, оказалось, что в более затяжной диапаузе остаются самки и реже — самцы. Все эти данные, по нашим наблюдениям, применимы к ткачу.

К моменту спуска в землю личинка ткача сокращается в размерах, становится упругой и приобретает относительно постоянный вес. Очень пестрая окраска начинает исчезать, и личинка становится эонимфой. Массовые замеры длины и веса личинок по двум основным цветовым аберрациям показали большой диапазон колебаний. Так, зеленые (позд-

ная форма ткача) колебались по длине в пределах 25—15 мм, а в весе — от 236 до 65 мг, длина оранжевых личинок (ранняя форма) колебалась в пределах 23—14 мм, а вес от 233 до 62 мг. В. Кёлером (1964) отмечалось, что личинки самцов значительно меньше и тоньше личинок самок. Руководствуясь этим положением, мы решили выяснить связь веса и длины тела с полом. Летом 1966 г. были заложены опыты. В природные почвенные изоляторы, в каждый по 25 шт., помещали эонимф с признаками пронимф. В первом изоляторе содержались личинки длиною более 18 (зеленая aberrация) и более 16 мм (оранжевая aberrация). Вес каждой из личинок обеих цветовых форм был более 115 мг. Во втором изоляторе содержались личинки обеих цветовых aberrаций длиной до 16 мм и весом до 100 мг. Оказалось, что сохранившиеся особи в первом изоляторе превратились в самок, а особи во втором изоляторе в самцов.

По результатам опыта мы считаем возможным разделять личинок ткача, при массовых осенних раскопках, глазомерно — на крупных, предполагая в них самок, и мелких, предполагая самцов. Для точного соотношения полов на стадии пронимфы и эонимфы следует взвесить или замерить длину тела у 50—100 личинок каждой из выделенных групп крупности. Личинок весом менее 120 мг и длиной менее 17 мм можно считать самцами, а свыше этих размеров — самками.

Предкуколочному периоду в жизненном цикле ткача предшествует выход эонимф из диапаузы, так называемый пронимфальный период.

Первые признаки пронимфы можно обнаружить уже в первых числах августа. В 1967 г. первые признаки выхода из диапаузы у эонимф прошлых лет появились 9 июля. При летнем анализе из 60 эонимф всех aberrаций 21 имели начальные признаки пронимф, при этом соотношение по формам было: ранних — 61%; поздних — 39%. Нами выделено 5 последовательных фаз формирования пронимфального глаза, а именно:

I фаза — в височной области головы у личиночного глаза, касаясь его, появляется «черточка — пятно» черного цвета.

2 фаза — черточка разрастается в пятно треугольной формы.

3 фаза — пятно принимает форму серпика, несколько отделяясь от личиночного глаза.

4 фаза — пятно очень заметно и имеет форму полувала.

5 фаза — крупное пятно формы полного овала — фасеточный глаз взрослого насекомого. Фазы перехода эонимфы в пронимфу описаны также А. И. Ильинским (1965) и

В. Е. Федоряком (1966), они близки к нашим. В 1967 г. к 8 августа, практически все эонимфы, вышедшие из диапаузы, находились во 2—3 фазах развития пронимфальной стадии.

Фазы перехода эонимфы в пронимфу описаны также А. И. Ильинским (1965) и В. Е. Федоряком (1966), они близки к нашим. В 1967 г. к 8 августа практически все эонимфы, вышедшие из диапаузы, находились во 2—3 фазах развития пронимфальной стадии.

На стадии эонимфы и пронимфы ткач весьма устойчив к низким температурам. Так, например, суровая зима 1967 г., поздний снежный покров, сильные ветры значительно сократили запас хруща в почве (по данным отдела лесозащиты Управления лесного хозяйства «Бузулукский бор»). В местах сплошного выдувания снега почва промерзла на глубину 1 м. Гибель личинок хруща последних возрастов в таких местах была очень значительна. Однако ранние весенние раскопки (в апреле) в очагах ткача обнаружили вполне нормальное состояние его личинок. Глубина залегания их оставалась в прежних пределах.

По данным А. И. Воронцова (1959) фаза куколки длится 6—10 дней. В. Кёлер (1957) считает, что длительность развития куколки зависит от механических свойств почвы. На легких почвах формирование куколок заканчивается в 2—3 недели, а на тяжелых — 14—20 дней. По данным В. Е. Федоряка, куколка развивается от 7 до 24 дней, в среднем 11—12 дней. В Кетских борах в 1965 г. куколки встречались с 15 мая по 11 июня (Коломиец, 1967).

Л. К. Давиденко (1960—1962) проследила весь ход окукливания в зависимости от нарастания сумм температур почвы. Массовое окукливание (71%) занимает 15 дней. В 1960 г. оно происходило с 18 мая по 1 июня, в 1961—1962 гг. — с 13 мая по 27 июня. Наши раскопки в 1965 г. показали, что окукливание происходило в те же сроки. В 1966 г. в Бузулукском бору мы проследили динамику окукливания отдельно по цветовым aberrациям личинок (табл. 8).

Следует привести некоторые метеорологические данные, характеризующие весну 1966 г.: снежный покров сошел 8 апреля, сумма положительных температур к началу таяния снега достигла на поверхности почвы 8°С и на глубине 10 см — 26°С. К началу окукливания сумма положительных температур на этих же точках измерения соответственно равнялась 21 и 52,7°С.

По нашим данным, ранняя форма ткача начала окукливаться 3 (самцы) — 8 (самки) мая. Весь процесс окукливания длился 18 дней.

В 1967 г. весна была затяжной, снег начал таять 20 марта, а сошел 14 апреля. Положительная температура устано-

Таблица 8

Динамика окукливания ткача по данным раскопок 1966 г.

Цветовые aberrации пронимф	Дата появления первых куколок	Количество окуклившихся пронимф по дням учета, шт./%						Число ям	
		м а й							
		6	9	12	15	18	21		
Зеленые (поздняя форма)	5.V	1 33,4	3 43	35 50	17 57	63 84	74 99	12	
Оранжевые (ранняя форма)	3.V	1 33,4	1 33,4	8 44,5	7 70	6 86	1 100		

вилась с 1 апреля. Затем начался бурный подъем температур так, что сумма температур 1 декады апреля достигла 40° С, тогда как в 1965 г. была всего 29° С. Сумма температур за весь апрель равнялась 292° С, против 224° С в 1965 г. Очень жаркими были две первых декады мая, поэтому окукливание шло очень быстро. К 15 мая до 5% всех куколок находилось уже в стадии хитинизации, и первый самец ранней формы появился 16 мая.

Наши наблюдения за спустившимися личинками популяции 1967 г. показали, что из 176 личинок 38, т. е. 21%, имели одногодовую генерацию. Причем, это были мелкие личинки, в основном, золотисто-желтые, оранжевые и личинки промежуточных окрасок. Все они не спускались глубже 10 см. Большая часть личинок впадает в диапаузу и спускается глубже, долго мигрируя в почве. Среди массы личинок зеленой окраски на этой глубине встречается редко и оранжевая aberrация.

О диапаузе ткача и в связи с ней о генерации имеется несколько мнений. Большинство европейских авторов (Altum, 1882; Escherich, 1942; Koehler, 1957, 1964; Brauns, 1964) называют в своих трудах трехлетнюю генерацию ткача. Из отечественных исследователей трехлетнюю генерацию отмечают М. А. Холодковский (1931), Н. Н. Егоров (1959). Некоторые авторы считают возможным завершение развития ткача в один год (Авраменко, 1959; Воронцов, 1962, 1967). В. Кёлер (1964) считает, что ранняя форма ткача способна закончить свое развитие за один год, но у большей части особей ранней формы генерация длится 2 года, а у поздней — 3 года и более из-за диапаузы.

Н. Г. Коломиец (1967) многолетними исследованиями установил наличие факультативной семилетней генерации ткача.

Ранее мы отмечали разную степень вредоносности разных форм ткача (Новикова, 1967). Оказалось, что наиболь-

ший вред приносит поздняя форма. Необходимость точного прогнозирования соотношений обеих форм в популяции на-кануне лёта очевидна. По данным В. Кёлера (1964), ранняя форма принимает окраску тела исключительно оранжевых тонов, а форма поздняя может иметь окраску тела как зеленых тонов, начиная с ярко-зеленого, так и оранжевого цвета. Мы имеем основание предположить, что отнесение В. Кёлером части личинок оранжевого цвета к поздней форме ошибочно. Эта часть популяции может быть гибридной между типичной, поздней и ранней формами. По нашим наблюдениям, гибридные формы при своем развитии именно в стадии эзонимфы и особенно пронимфы принимают смешанные окраски совсем необычных сочетаний, например, зеленая личинка с буроватыми пятнами на конце или в головной части тела. Более подробное исследование связи цветовых aberrаций с формами ткача могло бы иметь большой практический интерес и достаточно важный генетический смысл.

Сопоставление данных почвенных раскопок в разных частях территории Бузулукского бора (западной — Куйбышевской области и восточной — Оренбургской) показало существенные различия в соотношениях эзонимф и пронимф разных цветовых aberrаций в отдельных очагах. Было замечено также, что процент паразитированных больных особей ткача также различен среди личинок разных цветов и, следовательно, форм ткача. По-видимому, эти и приведенные выше данные об особенностях биологии форм ткача являются причиной чрезвычайной устойчивости его очагов в Бузулукском бору и характеризуют высокую степень приспособленности звездчатого ткача к изменяющимся условиям внешней среды.

Л и т е р а т у р а

- Авраменко И. Д., 1959. Пилильщики-ткачи и меры борьбы с ними. «Лесное хозяйство», № 9.
- Авраменко И. Д., 1959. Пилильщики-ткачи (Pamphilidae) в сосновых насаждениях Вешенского механизированного лесхоза. Вопросы сельскохозяйственной энтомологии, т. 20. Харьков. Труды Харьковского с.-х. ин-та им. Докучаева.
- Авраменко И. Д., 1960. Хвоегрызущие вредители Казанско-вешенского песчаного массива и меры борьбы с ними. Автореф. дисс. канд. биолог. наук, Харьков.
- Вержуцкий Б. Н., 1966. Пилильщики Прибайкалья, М. Изд. «Наука».
- Воронцов А. И., 1959. Биология звездчатого пилильщика-ткача в Бузулукском бору и меры борьбы с ним. Научные доклады высшей школы «Лесонженерного дела», № 2.
- Воронцов А. И., 1967. Лесная энтомология. М. Изд. «Высшая школа».
- Горшков Н. В., 1962. Звездчатый пилильщик-ткач (*Acantholyda stellata*) в сосновых лесах Читинской области. Сб. «Вредители леса и плодово-ягодных культур Забайкалья». Улан-Удэ.
- Гринфельд Э. К., 1962. Происхождение антофилии у насекомых. Изд. Ленинградского университета.

Давиденко Л. К., 1963. Звездчатый ткач и борьба с ним в Бузулукском бору. Сб. «Защита лесных насаждений от вредителей и болезней», М.

Давиденко Л. К., 1964. Ткач-пилильщик. Журн. «Защита растений от вредителей и болезней», № 3.

Дубинин Н. П., 1966. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат.

Егоров Н. Н., 1959. Вспышки вредных насекомых в ленточных борах. Журн. «Лесное хозяйство», № 7.

Ильинский А. И., 1959. Краткое руководство по надзору в лесах за массовыми хвое- и листвогрызущими насекомыми, М.

Ильинский А. И., Тропин И. В. (ред.), 1965. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листвогрызущих насекомых в лесах СССР. М., Изд. «Лесная промышленность».

Коломиец И. Г., 1967. Звездчатый пилильщик-ткач. Новосибирск. Изд. «Наука».

Новикова Л. К., Соколов В. К., 1967. Звездчатый ткач-пилильщик в Бузулукском бору. Сб. работ, вып. 15, Вопросы защиты леса, МЛТИ, М.

Новикова Л. К., 1967. Вредоносность разных форм звездчатого ткача в Бузулукском бору. В сб. Научно-техническая конференция, Рефераты докладов, Секция лесного хозяйства, Вопросы биологии леса, МЛТИ, М.

Пашковский К. А., 1949. О распространении соснового пилильщика-ткача (*Lyda stellata* Christ.) в сосновых борах Казахстана. «Вестник АН Казах. ССР», № 5.

Точилин А. Г., 1960. Звездчатый пилильщик-ткач и борьба с ним в Бузулукском бору. Издание Упр. лесн. хоз. и охраны леса «Бузулукский бор», с. Борское.

Точилин А. Г., 1960а. Звездчатый пилильщик-ткач в Бузулукском бору. Журн. «Лесное хозяйство», № 7.

Федоряк В. Е., 1962. Звездчатый ткач в ленточных борах Казахстана. Доклады научных учреждений МСХ Казахской ССР, вып. 2.

Федоряк В. Е., 1963. Звездчатый ткач в Казахстане. Журн. «Защита растений от вредителей и болезней», № 10.

Федоряк В. Е., 1965. Морфологические особенности звездчатого ткача (*Acantholyda nemoralis* Christ.). Труды Казанского научно-исследов. института лесного хозяйства, т. 5.

Федоряк В. Е., 1966. Звездчатый ткач (*Lyda nemoralis* Thoms.) и меры борьбы с ним в борах Кустанайской области. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Алма-Ата.

Eshierich K. und Baer W., 1913. Eizahl von *Lyda Stellata*. Naturw. Zeitschr. f. Frost. u. Landwirtschaft 11.

Härdtl H., 1943. Über die Lebenweise der *Lyda stellata* als Grundlage einer Bekämpfung. Zeitschr. f. angew. Entomologie, B 30, 12.

Koehler W., 1957. Osnuja gwiazdrista (*Acantholyda nemoralis* Thoms) na tle jej gradacji w Borach Slavka. Roczniki nauk leśnych, t15, № 158, W.

Koehler W., 1964. Osnuja sosnowe. Państw. wyd. rol. i lesne. Warszawa.

Sajo, K., 1898. Zur Lebensweise von *Lyda erythrocephala* und *Lyda stellata* Christ. Forstl. natur. Zeitschr. 7.

Scheidter Fr., 1926. Parasiten aus den Eiern der *Lyda stellata* Christ. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh und Pflanzenschutz 36.

Weiser J., a Koehler W., 1955. *Neoaplectana janickii* n. sp. nowyca zopasnik, larwy ploskohibetyk *Acantholyda nemoralis* Thoms. v. Polscu. Roczniki nauk leśnych, t 11.

БИОЛОГИЯ ПИХТОВОЙ СМОЛЕВКИ

Пихтовая смолевка (*Pissodes piceae* Hl.) в пределах нашей страны повреждает кавказскую и белую пихты в лесах Кавказа и Карпат (Зюзин, 1936; Загайкевич, 1956, 1958; Гурьянова, 1964). Она распространена также в странах Западной Европы (Escherich, 1923).

В 1963—1966 гг. мы изучали стволовых вредителей пихты кавказской в Тебердинском заповеднике, расположенным на северных склонах Главного Кавказского хребта. При этом было выявлено, что пихтовая смолевка заселяет пихту одна из первых. При массовом размножении она может принести значительный вред, так как заселяет деревья еще достаточно жизнеспособные. Поэтому нами были изучены некоторые ранее не исследованные стороны биологии этого вредителя: количество генераций, особенности и сроки лёта в горных условиях, дополнительное питание, плодовитость, продолжительность откладки яиц.

Процесс откладки яиц у долгоносиков изучен недостаточно, поэтому плодовитость даже хорошо изученного большого соснового долгоносика разными авторами оценивается по-разному (Харитонова, 1958, 1965; Гусев и Римский-Корсаков, 1961; Воронцов, 1967 и др.).

Нельзя не согласиться с Ю. А. Малоземовым (1967), который отмечает, что здесь сказывается не только индивидуальная и географическая изменчивость, но и методические причины — исследователи изучали плодовитость жуков разной степени половозрелости. Далее Ю. А. Малоземов предлагает определение плодовитости большого соснового долгоносика проводить в период массового лёта жуков, когда они достигают полного созревания, и откладка яиц только начинается.

Однако эти рекомендации недостаточны, так как у видов, проходящих дополнительное питание, яйца созревают постепенно и откладка яиц происходит в несколько приемов, чередуясь со спариванием и дополнительным питанием. Это побудило нас более подробно осветить вопросы плодовитости и продолжительности откладки яиц на примере пихтовой смолевки.

Пихтовая смолевка широко распространена во всех насаждениях Тебердинского заповедника. Она встречается и в чистых пихтарниках и в смешанных насаждениях из пихты, ели и бука. Из 294 проанализированных деревьев, заселенных стволовыми вредителями, пихтовая смолевка была отмечена на 182 (62%). Она заселяет деревья диаметром

от 12 см и выше. В Тебердинском заповеднике поселяется на усохших деревьях, свежем ветровале, буреломе, свежих бревнах, вокруг раковых ран на жизнеспособных деревьях. Район поселения ее зависит от толщины коры дерева. На деревьях диаметром 12–13 см она не поднимается выше 2–3 м. На деревьях старших возрастов с диаметром 48 см и выше поселяется от комля в высоту иногда до 25 м.

Сложный горный рельеф заповедника создает исключительное разнообразие условий среды, поэтому лёт и заселение деревьев пихтовой смолевкой растянуты с апреля до августа. В нижнем поясе пихтарников в долине Теберды (1400 м над уровнем моря) на прогреваемых местах жуки покидают места зимовки в конце апреля — начале мая. Массовый лёт здесь проходит в конце мая и первой декаде июня и совпадает с цветением ясменника душистого (*Asperula odorata*). Выше в горах и на склонах северных экспозиций жуки появляются на две-три недели позже, и массовый лёт на высоте 1900 м продолжается в июле. В южной части заповедника на Домбае, который расположен на 300 м выше, чем северная часть, лёт пихтовой смолевки начинается примерно на две недели позже. Его продолжительность зависит от высоты. В 1965 г. массовый лёт, дополнительное питание и откладка яиц здесь, на высоте 1650 м начались только с середины июня.

Жуки пихтовой смолевки отрождаются неполовозрелыми и для созревания яиц нуждаются в дополнительном питании. Они питаются свежим лубом, выедая в нем небольшие площадки, как правило, в местах свежих изломов на буреломных деревьях, в кронах ветровальных и буреломных деревьев с гладкой корой. Жуков также можно было видеть на пихтовом подросте, где они проходили дополнительное питание и на молодой коре выедали небольшие площадки. Однако при осмотре подроста пихты было выявлено незначительное количество таких повреждений, и большого вреда для подроста не отмечено (Гурьянова, 1964).

Жуки откладывают яйца в полости, сделанные при дополнительном питании; таким образом пихтовая смолевка откладывает яйца на деревья с сочным свежим лубом, внешне не отличимым от здорового. Вход в полость с кладкой жук закрывает пробкой. Поскольку в местах с поврежденной корой жукам легче добраться до луба, они охотно выбирают эти места для откладки яиц, и на буреломных деревьях с толстой корой ходы смолевки начинаются от мест изломов. Наблюдения за жуками, откладывающими яйца на свежеспиленные бревна, показали, что самки в первую очередь откладывают яйца в затески на коре и торцы бревен. При необходимости иметь жуков для лабораторных опытов достаточно было сделать свежие затески на буреломах.

ме и ветровале, и здесь вскоре появлялись жуки. На усыхающих деревьях при отсутствии внешних повреждений на коре самки откладывали яйца в трещины коры, в ее толщу.

На деревьях с толстой корой смолевка откладывает яйца группами на расстоянии нескольких миллиметров от каждой кладки. В кроне дерева, в районе тонкой коры, где у пихты расположено больше смоляных ходов, пихтовая смолевка предпочитает откладывать яйца около сучьев, и число кучек яиц здесь бывает меньше. При анализе 100 кладок было установлено, что число яиц в них колеблется от 1 до 19, чаще 1—10, а в среднем 6 штук и редко — больше.

На дереве, стоящем в редине на опушке (склон северной экспозиции, высота 1500 м), фаза яйца длилась 25 дней. Из яиц, отложенных 20 мая, личинки начали отрождаться только 15 июня. В лаборатории из яиц смолевки, содержащихся в пробирке, поставленной открытым концом в воду, личинки также отродились на 24 день.

В год откладки яиц у большей части популяции личинки успевают закончить питание и зимуют в колыбельках. Личинки, отродившиеся из поздно отложенных яиц, зимуют в ходах. В нижнем поясе пихтарников в долине Теберды закончившие к осени питание личинки начинают окукливаться в следующем году в конце мая. Фаза куколки здесь длится около трех недель. К концу июня на модельных деревьях преобладали куколки. Вылет жуков начинается в третьей декаде июня.

На разных секторах дерева (стоящего и лежащего) развитие личинок идет очень неравномерно и вылет жуков из одного дерева продолжается до осени. Взрослые жуки могут перезимовывать в колыбельках. Очень часто личинки на нижних секторах бурелома, особенно в среднем и верхнем высотных поясах пихтовых лесов, остаются зимовать второй раз.

Жуки отрождаются неполовозрелыми. Они приступают к дополнительному питанию, и к осени происходит дифференциация половых органов. Регулярные вскрытия отродившихся жуков показали, что яйца в яйцевых камерах самок начинают оформляться только к осени, яйцеприемники остаются пустыми. Перезимовавшие жуки весной приступают к дополнительному питанию и откладке яиц. Таким образом, генерация пихтовой смолевки двухлетняя, существуют два колена, и лёт жуков проходит каждый год.

Соотношение полов было почти равным — 54 : 50 в пользу самцов. Откладка яиц пихтовой смолевкой на одном дереве может продолжаться более трех месяцев, так как оно привлекает жуков, развитие которых проходило при разных термических режимах. К началу лёта жуки находятся в разных стадиях половой зрелости. Кроме того, откладка яиц

каждой самкой тяньется долго и прерывается повторными спариваниями и дополнительным питанием. Так, на ветровальной пихте диаметром 36 см с гладкой корой, на которой жуки могли проходить дополнительное питание (склон северной экспозиции, 1450 м над уровнем моря), в течение всего времени лёта через 5 дней приблизительно в одно и то же время были проведены учеты жуков. Всего в опыте было учтено 210 жуков. Пик лёта наблюдался во второй половине мая — начале июня; лёт продолжался три месяца. В конце июля на этом дереве можно было найти как свежеотложенные яйца, так и личинок, достигших к этому времени 1 см в длину.

Откладка яиц в лабораторных условиях длилась в среднем два месяца. Жуки откладывали яйца постепенно по мере прохождения дополнительного питания.

В лабораторных условиях был поставлен опыт в пяти вариантах для определения плодовитости и длительности откладки яиц. Каждая пара жуков (самец и самка) была помещена в садок, обтянутый полиэтиленовой пленкой. Через каждые 5 дней в садки подкладывали отрубки пихты со свежим лубом, а старые вынимали и на них подсчитывали количество кладок и яиц. Одновременно с этим через 5 дней вскрывали жуков из контрольного садка и устанавливали количество зрелых яиц, состояние половой системы.

Половая система самки состоит из парных яичников, каждый из которых содержит 2 яйцевых трубочки. В яйцевой трубочке различимы концевая нить, закрепляющая трубочку, зона недифференцированных клеток, зона развитых яйцевых клеток и зрелые яйца. Яйцевые трубочки каждого яичника сливаются в парный яйцевод, в котором постепенно скапливаются зрелые яйца. К началу откладки яиц парный яйцевод представляет собой два шаровидных вместилища, заполненных овальными молочно-белыми яйцами длиной 1,0 мм. В зависимости от размера жуков, который варьирует от 6 до 11 мм и в среднем составляет 8,5 мм, яиц в яйцеводах бывает от 12 до 60, а вместе с яйцевыми клетками, различимыми в яйцевых трубках — от 42 до 120.

Отложив созревшие яйца, самка вновь приступает к дополнительному питанию; оно длится до тех пор, пока яйцевод не заполнится снова зрелыми яйцами.

Откладка яиц чередуется со спариванием. Самцы, так же как и самки, проходят дополнительное питание в течение всей жизни. В трех вариантах опыта они погибли раньше самок, в двух — жили дольше самок и продолжали питаться на подкладываемых в садки отрубках.

Результаты опыта по содержанию жуков в отдельных садках представлены в табл. 1. Как видно из таблицы, в вариантах I, II и IV самки откладывали яйца с перерывами

Продолжительность откладки яиц и плодовитость жуков пихтовой смолевки

№ варианта	Размер жуков в мм	Всего кладок	Всего отложено яиц	Из них по месяцам и пентадам												
				м а й			июнь			июль			август			
				IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	
I	9	10	74	19	—	—	—	18	22	—	15	—	—	—	—	—
II	8	13	84	—	22	—	—	8	9	—	27	8	10	—	—	—
III	10	70	287	—	24	25	27	28	8	16	30	21	27	15	25	26
IV	10	22	139	32	13	—	12	—	29	—	19	—	15	24	4	—
V	10	78	313	—	28	8	24	25	24	17	22	16	8	—	15	26
														19	24	23
														24	21	10

в 10—15 дней и погибли, по-видимому, раньше окончания яйцекладки, так как при вскрытии в них был обнаружен запас зрелых яиц и в яйцевых трубках хорошо были видны яйцевые клетки. В III и V вариантах жуки откладывали яйца активно в течение всего времени. После их гибели при вскрытии было видно, что яйцевые трубки истощены. Они представляли собой тонкие нити с 1—2 утолщениями в разных частях.

Во всех вариантах жуки отложили яиц больше, чем было отмечено яиц и яйцевых клеток перед началом кладки, а в третьем и пятом вариантах жуки отложили яиц в 2—3 раза больше, чем их было перед началом кладки (сравнивались жуки одинаковых размеров).

Из всего сказанного становится очевидным, что у насекомых, проходящих дополнительное питание по такой схеме, как у пихтовой смолевки, нельзя учесть плодовитость путем вскрытия жуков даже до начала откладки яиц.

В противоположность большому основному долгоносику, который может жить в садках несколько лет, жуков пихтовой смолевки в лабораторных условиях не удавалось содержать более нескольких месяцев. Учитывая, что жуки пихтовой смолевки выходят неполовозрелыми с конца июня, затем зимуют, проходят дополнительное питание и откладывают яйца все следующее лето, а отдельные экземпляры до глубокой осени, можно сказать, что они живут не менее одного года. О. Н. Букзеева (1965) для точечной смолевки (*Pissodes notatus* F.), относящейся к тому же роду, установила продолжительность жизни жуков в один год и как исключение в два года.

Таким образом, биологические особенности пихтовой смолевки, сильная растянутость лёта дают ей возможность поселяться на деревьях, начинающих усыхать в разное время. Это определяет ее частую встречаемость и высокую численность.

Л и т е р а т у р а

- Букзеева О. Н.**, 1965. Продолжительность генераций вредителя сосны точечной смолевки *Pissodes notatus* F. (Coleoptera, Curculionidae) в условиях Воронежской области, Энтомологическое обозрение, т. XLIV, вып. 1.
- Воронцов А. И.**, 1967. Лесная энтомология, «Высшая школа», М.
- Гурьянова Т. М.**, 1964. Пихтовая смолевка — вредитель кавказской пихты. Сборник работ, вып. 11, «Вопросы защиты леса», М.
- Гусев В. И., Римский-Корсаков, М. Н.**, 1961. Лесная энтомология, М.—Л.
- Загайкевич И. К.**, 1956. Вредители пихты в Карпатах. Ужгородский университет, «Научные записки», т. 21, Ужгород.
- Загайкевич И. К.**, 1958. Насекомые — вредители древесных и кустарниковых пород западных областей Украины, изд-во АН УССР, Киев.
- Зюзин М. И.**, 1936. Вредные насекомые некоторых древесных пород Кавказского заповедника (южной части), Труды показательного Кавказского заповедника, т. 1, Ростов на-Дону.
- Малоземов Ю. А.**, 1967. Плодовитость большого соснового долгоносика, сборник работ, вып. 15, «Вопросы защиты леса», М.
- Харитонова Н. З.**, 1958. Опыты и наблюдения по биологии большого соснового долгоносика. Первая межвузовская конференция по защите леса, тез. докл., т. II, М.
- Харитонова Н. З.**, 1965. Большой сосновый долгоносик и борьба с ним, «Лесная промышленность», М.
- Escherich K., 1923. Die Forstinsekten Mitteleuropas, Band II, Berlin.



А. Л. БОРОДИН

ДЕНДРОФИЛЬНЫЕ НАСЕКОМЫЕ НА КОНЦЕНТРИРОВАННЫХ ВЫРУБКАХ РАЗНЫХ ТИПОВ В ЮЖНОЙ ПОДЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТАЙГИ

Дендрофильные насекомые в большей или меньшей степени связаны с определенным типом леса, т. е. избирательно относятся к экологическим условиям биотопов (Пятницкий, 1929; Старк, 1931; Воронцов, 1940). Однако передки случаи, когда в энтомологическом отношении биогеоценозы отличаются не видовым составом насекомых, а плотностью популяции того или иного вида. Чаще всего это наблюдается в местах интенсивных рубок (Озолс, 1964). Между тем именно для этих мест имеется очень мало наблюдений, выясняющих распределение и деятельность вредных насекомых внутри биотопов, в пределах отдельных микростаций (Воронцов, 1960).

В ряде работ приводится видовой состав дендрофильных насекомых на концентрированных вырубках Карелии и его изменения во времени (Шиперович, Яковлев, Волкова, 1959;

Стадницкий, 1964; Титова, 1966 и др.). Совершенно не изучена связь насекомых с отдельными типами вырубок, типология которых разработана сравнительно недавно (Мелехов, 1954, 1959, 1965).

В связи с изложенным нами изучалось распространение дендрофильных насекомых в разных типах вырубок и влияние их на возобновительный процесс. Некоторые вопросы формирования энтомокомплексов на вырубках и их связь с возобновительным процессом были описаны ранее (Бородин, 1966, 1967). В этих работах, а также в работе Е. С. Петренко (1965) была подчеркнута большая роль пней, как основного субстрата для развития вредителей на вырубках. В связи с этим изучение экологических условий вырубок было начато с момента удаления древостоя и продолжалось 4 года, т. е. исследованиями охвачен период развития и становления типа вырубки.

Для изучения поставленных вопросов были выбраны достаточно близкие исходные типы леса (ельник-черничник свежий и ельник сложный), на месте которых после рубки в условиях южной подзоны европейской тайги (Вологодская область, Белозерский район) формируются вейниковый и широкотравный типы вырубок.

В основу методики учетных работ на вырубках был положен принцип случайной выборки. Материал обработан статистически. Применялись, в зависимости от требований к исходным данным, различные методы статистики (Митропольский, 1961; Плохинский, 1961; Снедекор, 1961).

В обоих типах вырубок параллельно изучались три основные группы факторов: влажность древесины пней, где проходит развитие вредителей, их численность в пнях и характер самой вырубки, в условиях которой исследовалась деятельность насекомых (склоны разной экспозиции, повышенные, ровные и пониженные места в пределах типа, степень развития напочвенного покрова и т. д.).

Весовая влажность древесины* пней определялась на однолетних (весенних) и двухлетних (летних) вейниковых вырубках. Методом случайной выборки на них отобраны 5 пней, на которых с интервалом в 5 дней брали образцы (всего 160) из корней и надземной части и сразу же взвешивали. В лаборатории их высушивали при температуре 105°С в течение 20 часов и затем производили окончательное взвешивание. Образцы (5×5 см) представляли собой слой древесины с прилегающей к ней корой, в которой проходит развитие вредителей. Эксперимент производился по схеме трехфакторного дисперсионного комплекса: «возраст

* Здесь и далее под этим понимается, что определялась влажность древесины с прилегающим к ней слоем коры.

вырубки — место образца — дата фиксирования влажности». Кроме того, на однолетних весенних вырубках, вышедших из-под ельника сложного и ельника-черничника свежего через четыре месяца с момента рубки в один день (6 августа) была также определена влажность древесины пней. Намечалось выяснить следующие вопросы: чем отличаются микростациональные условия вырубок разных типов сразу же после удаления древостоя в период массового заселения пней вредителями и зависят ли эти условия от экологической обстановки исходного типа леса, занимавшего данную территорию до рубки. С этой целью на 10 пнях (5 в типе) взяты образцы (20 шт.), которые подверглись такой же обработке как и в первом случае. Опыт спланирован в виде двухфакторного комплекса: «тип вырубки — место образца». Одновременно на пнях (50 шт.) производился учет плотности популяции вредителей на 1 дм² поверхности коры с помощью метода палеток (150 шт.).

Непосредственным продолжением этих работ было изучение вредной деятельности насекомых в условиях разных типов вырубок и в пределах типа с учетом его особенностей. На площади вырубки с помощью таблиц случайных чисел закладывали 10—20 безразмерных проб (пропорционально численности вредителей) и одну размерную (20×50 м). Всего заложено 1417 проб и осмотрено 18 тыс. деревьев подроста ели. В качестве критерия для оценки распределения насекомых внутри типа вырубки и их вредной деятельности использовали повреждения подроста ели насекомыми в период дополнительного питания имаго. Каждая проба имела подробную характеристику, которая включала: удаление подроста от пней, затенение его растениями напочвенного покрова, задернение почвы вейником лесным и т. д. При этом особое внимание было уделено изучению деятельности вредителей в условиях различного рельефа в пределах определенного типа вырубки: на склонах, в повышенных, ровных, пониженных местах вырубок и т. д.

Для характеристики лесорастительных условий, на фоне которых проходили исследования, приводим краткое описание исходных типов леса и вырубок.

Ельники-черничники свежие занимают повышенные, хорошо дренированные участки. Почвы дерново-слабо- или среднеподзолистые, суглинистые, свежие на моренном валунном суглинке. Возраст насаждений 120—140 лет, полнота 0,8, бонитет III—IV. После удаления древостоя на месте этих ельников формируется вейниковый тип вырубки, особенностью которого является задерненность почвы, создаваемая вейником лесным, выступающим в роли эдификатора среды.

Сложные ельники имеют тот же возраст и полноту, но

бонитет их выше (I-II). Они занимают ровные плато или пологие склоны различной экспозиции. Почвы дерново-слабоподзолистые легкосуглинистые, мелкозернистой структуры, подстилаемые моренной карбонатной глиной. После этих ельников образуется широкотравный тип вырубки, для которого характерно большое разнообразие растений напочвенного покрова без ярко выраженного доминантного вида, как на вейниковых вырубках.

Сопоставление вредной деятельности насекомых и успешности их развития в этих условиях дает возможность установить обоснованность экологической обстановки конкретных типов вырубок и, кроме того, служит дополнением к их лесоводственной оценке.

Сразу же после удаления древостоя на вырубки в массе мигрируют долгоносики (*Hylobius abietis* L., *H. albosparsus* Boh., *H. pinastri* Gyll.) и еловый корнекил (*Hylastes cipicularius* Eg.). К этому моменту в разных типах вырубок уже создаются определенные микростациональные условия, в которые попадают вредители в период размножения (табл. 1). В левой части таблицы помещены средние значения влажности древесины пней на вейниковых и широкотравных вырубках. Видно, что разница во влажности как между типами вырубок, так и между надземной частью пней и их корнями достоверна соответственно с одно- и пятипроцентным уровнем значимости. Установлено, что в самом начале заселения пней на таких вырубках вредители оказываются в условиях различного режима влажности субстрата. Особо нужно отметить, что влажность древесины корней в обоих

Таблица 1

Оценка влажности древесины еловых пней на вейниковых и широкотравных вырубках через 4 месяца после рубки древостоя (весенние вырубки 1966 г.)

Влажность древесины в %	Тип вырубки		Статисти- ческая общая	Изменчивость		
	A_1 вейнико- вый	A_2 широко- травный		между типами A_1-A_2	между B_1-B_2	остаточ- ная
B_1 надземной части пней	171	180	σ^2	1,325	0,90	0,42
			η^2	99,0	68,0	31,0
			F	180,0	84,0	224,0
			P	>0,99	>0,99	>0,95
B_2 корней	164	174				—

Примечание: σ^2 — оценка дисперсии; η^2 — степень влияния факторов в %; F — показатель достоверности связи; P — уровень значимости.

типах несколько (на 6—9%) ниже, чем у надземной части пня. Относительная влажность древесины корней изменяется в зависимости от типа вырубки и составляет 164—174%. В этот момент обычно происходит интенсивное заселение пней свежих вырубок. На них поселяются еловый корнекиж и долгоносики, которые составляют устойчивую группировку вредителей, действующую на вырубках в течение четырех лет.

В начальный период сложения энтомокомплекса дендрофильных насекомых создаются предпосылки, определяющие уровень плотности популяций вредителей на вырубках разных типов. Это особенно хорошо заметно у тех видов, которые в период онтогенеза испытывают непосредственное влияние типа вырубки через микростациональные условия. Здесь проявляется избирательное отношение видов к режиму влажности мест обитания и состоянию субстрата, на котором проходит развитие вредителей, т. е. факторы, определяющие плотность популяции и процесс сложения группировки дендрофильных насекомых на вырубках, заложены в лесу. Следовательно, преемственно передающееся влияние экологической обстановки исходного типа леса проявляется не только в том, что на месте разных ельников формируются определенные типы вырубок, но и в том, что на таких вырубках создаются специфические условия в период генеративной деятельности вредителей. Обособленность экологических условий типа вырубки очевидна не только с лесоводственной, но и с энтомологической точки зрения.

Таким образом, специфичный комплекс экологических условий исходного типа леса, соответственно трансформированный рубкой, преемственно передается конкретному типу вырубки, который представляет собой качественно новый биогеоценоз. Причем, специфичность типа проявляется еще до того, как он полностью сформировался.

Микростациональные условия в период размножения насекомых меняются в течение года и зависят от давности рубки. Данные, характеризующие степень и достоверность влияния различных факторов на изменение влажности древесины пней на вейниковых вырубках (1 и 2 лет), приведены в табл. 2.

Из таблицы видно, что ведущим фактором, от которого зависит изменение влажности, является возраст вырубки ($P>0,99$). Достоверна также разница между влажностью древесины надземной части пней и их корней ($P>0,95$). Следовательно, вредители, заселяющие определенные микростации, даже в пределах пня проходят развитие при разном режиме влажности. Сильного ее изменения в зависимости от срока фиксирования (интервал 5 дней) не происходит. И связь не достоверна ($P<0,95$). Это говорит о том,

Таблица 2

Результат дисперсионного анализа данных опыта
«возраст вырубки — место образца — дата фиксирования влажности»

Статистики	Изменчивость по факторам									
	A	B	C	AB	AC	BC	ABC	X	Z	Y
S	3000	2000	2000	1000	1100	1900	1100	12000	9600	21600
η^2	13,9	9,3	9,3	4,6	5,1	8,8	5,1	55,6	44,4	100
v	1	1	7	1	7	7	7	31	32	63
σ^2	3000	2000	286	1000	157	272	157	388	300	—
F	10,0	6,7	0,95	3,3	0,52	0,91	0,52	1,3	—	—
P	>0,99	>0,95	<0,95	<0,95	<0,95	<0,95	<0,95	<0,95	—	—

Примечание. A — вырубки 1—2 лет; B — надземная часть пня и корней; C — даты фиксирования влажности (с 22 июня по 27 июля через 5 дней); Y — общая дисперсия; X — дисперсия организованных факторов; z — остаточная дисперсия; S — сумма квадратов; v — число степеней свободы; σ^2 ; η^2 ; F; P — см. примечание к табл. 1.

что в течение вегетационного периода, несмотря на значительные колебания влажности ($\sigma^2=286$), она держится на определенном уровне, и катастрофического иссушения пней после рубки не наступает. Различные сочетания основных факторов не оказывают достоверного влияния на процесс изменения влажности древесины пней в течение сезона (табл. 2, графы AB, AC, BC, ABC). Здесь сказывается эффект наложения действия одного фактора на другой, что приводит к взаимному погашению их влияния.

На однолетних и двухлетних вырубках происходит закономерный цикл изменения влажности древесины надземной части пней и их корней, который зависит от времени рубки (рис. 1).

Сразу же после удаления древостоя в течение первого вегетационного периода начинается постепенное и синхронное увеличение влажности древесины в различных частях пней. Причем, для корней и надземной части пней характерен особый уровень влажности (рис. 1, нижний график).

Древесина корней, с прилегающим к ней слоем живой коры, меньше испытывает влияние погодных условий. Поэтому влажность корней через 2—2,5 месяца после удаления древостоя колеблется в очень небольших пределах (134—144%). Это свидетельствует о том, что какой-то промежуток времени после рубки пни «живут», т. е. продолжает функционировать корневая система, что, по-видимому, в дождливый период вызывает некоторое увеличение влажности древесины корней (рис. 1, C₃—C₆). Как только пре-

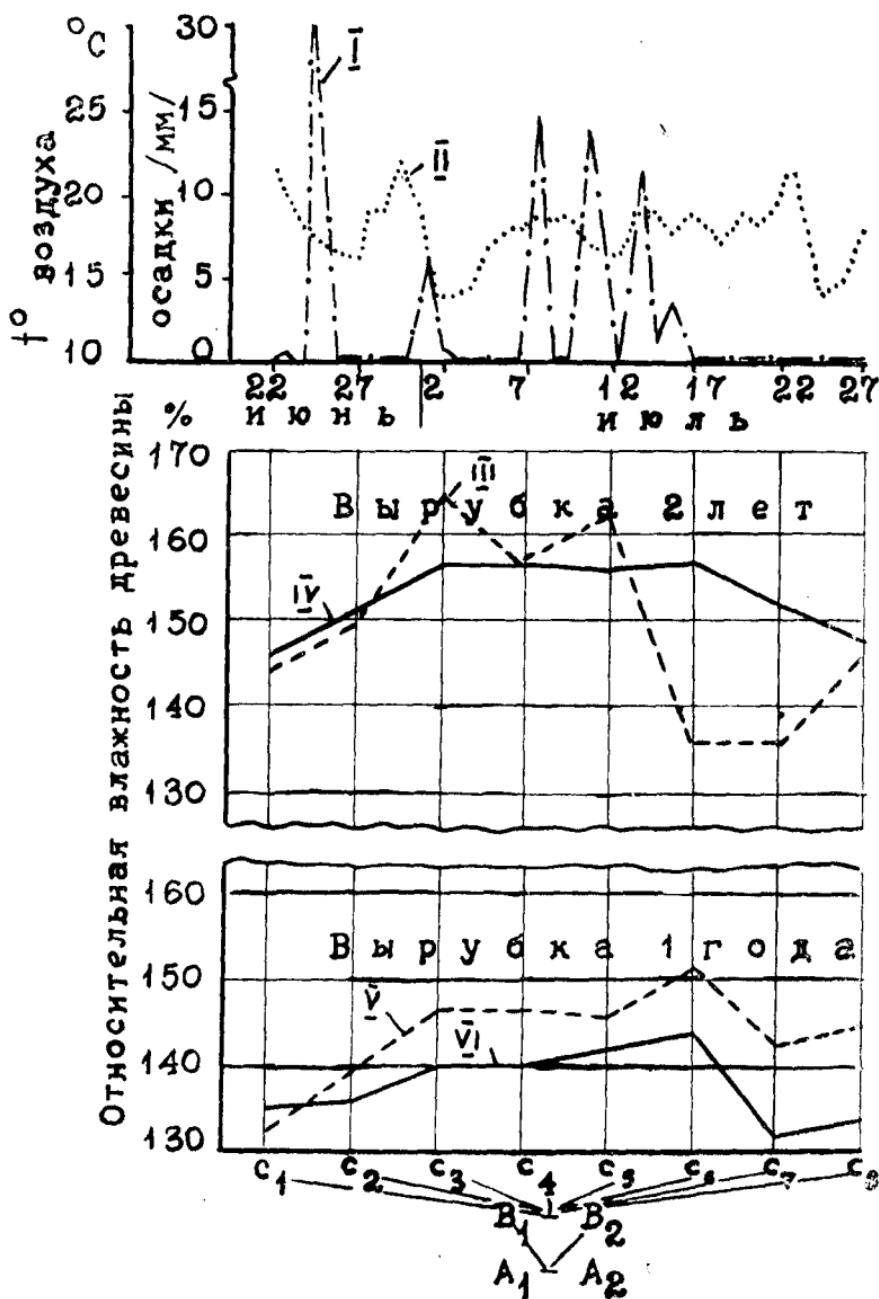


Рис. 1. Изменение влажности древесины пней на однолетних и двухлетних вырубках в течение сезона: A_1 — A_2 — вырубки 1 и 2 лет; B_1 — влажность древесины корневых лап (IV—VI); B_2 — влажность древесины надземной части пней (III—V); C_1 — C_8 — интервал между замерами, с 22 июня по 27 июля через 5 дней; I — осадки (мм); II — температура воздуха °С.

кращаются осадки, она быстро уменьшается, чему в значительной степени способствует интенсивное испарение с поверхности почвы, вызванное повышением температуры воздуха (рис. 1, С₆—С₇). И, наоборот, по мере старения пней (в течение сезона) древесина надземной части все больше начинает испытывать влияние погодных условий, с которыми связано изменение влажности. Особенно это заметно на двухлетних вырубках. Однако уже на однолетних наступает период прогрессирующего увеличения влажности древесины надземной части пней. На протяжении сезона, с 22 июня по 27 июля, она закономерно растет и достигает максимума к 17 июля, т. е. после обильных осадков в течение 10 дней, которые сопровождались понижением температуры воздуха (рис. 1, верхний график).

Свежие пни в течение мая и июня не были заселены долгоносиками и еловым корнекилом. Объясняется это тем, что пни не пригодны для заселения (обильное выделение живицы), а миграция насекомых к местам размножения начинается после того, как они пройдут дополнительное питание (оно длится с июня по октябрь включительно). Сказывается также и расстояние от этих лесосек до старых, которое определяет скорость миграций.

В силу названных причин влажность играет, по-видимому, не главную, хотя и вполне определенную роль в процессе заселения пней вредителями. Здесь происходит совпадение периода массового размножения насекомых с соответствующим режимом влажности субстрата. Заселение пней начинается при влажности 140% (2 июля) и продолжается по мере ее возрастания. Увеличение влажности свидетельствует о том, что наступил начальный период старения пней, древесина которых в значительной степени начинает испытывать влияние погодных условий. Пни теряют свои защитные функции и беспрепятственно заселяются вредителями на протяжении июля и августа.

Все сказанное выше характеризует динамику влажности древесины еловых пней на весенних однолетних вырубках в течение сезона. В связи с этим необходимо подчеркнуть, что процесс миграции дендрофильных насекомых на вырубки зависит от времени удаления древостоя. В первую очередь заселяются насекомыми, в полном соответствии с их сезонным ритмом, весенние вырубки. Они представляют собой относительно обособленные очаги, в пределах которых действует местная популяция вредителей. Она, безусловно, пополняется в течение сезона мигрирующими особями. Но в этот период деятельность насекомых ограничивается занятой ими территорией, где они находят благоприятные условия для размножения.

На летних и осенних вырубках того же календарного

года, непосредственно примыкающих к весенним, плотность популяции вредителей ниже. Связано это с тем, что миграция насекомых на вырубки поздних сроков заготовки совпадает с периодом снижения их сезонной активности. Так же обособленно действуют популяции вредителей и на этих вырубках, т. е. комплекс условий, необходимый для нормального существования вида, временно фиксирует его на определенной территории. Главная роль принадлежит субстрату, где проходят развитие вредители, и подросту, который необходим для дополнительного питания. Эта относительная обособленность популяций, зависящая от времени рубки древостоя и сезонной активности насекомых, определяет численность вредителей на вырубках разных сроков заготовки на протяжении ряда лет. Поэтому на лесосеках одного сезона в течение 4 лет плотность популяции насекомых держится на уровне, присущем только данному сезону (Бородин, 1967). При этом не исключаются миграции вредителей с вырубок ранних сроков заготовки (весенние) на вырубки поздних сроков заготовки (летние, осенние) следующей весной, т. е. повторяется тот же цикл, что и на весенних, но с запозданием на один год.

Доказательством того, что для вырубок разных сезонов с начала их заселения насекомыми и на протяжении 4 лет после рубки характерен определенный уровень плотности популяций вредителей, служит их деятельность в момент дополнительного питания (табл. 3). В период размножения оно систематически возобновляется, что способствует расселению долгоносиков по площади вырубки. Часть жуков, закончив яйцекладку на весенних вырубках в первый год после рубки, следующей весной покидает их и переселяется на свежие или прошлогодние лесосеки поздних сроков заготовки (летние, осенние). Молодые жуки после выхода с мест отрождений тоже мигрируют с этих вырубок. Поэтому на них в течение 4 лет подрост если повреждается меньше, чем на летних и осенних.

На вырубках закономерно повторяются миграции, строго согласованные с ритмом сезонной активности насекомых,

Таблица 3

Поврежденность подроста ели долгоносиками рода *Hylobius* на 1—4-летних вырубках разных типов (в %)

Сезон рубки	Тип и возраст вырубки							
	вейниковый				широкотравный			
	1 год	2 год	3 год	4 год	1 год	2 год	3 год	4 год
Весенний	15,0	22,0	17,0	12,0	15,0	20,0	17,0	6,0
Летний	8,0	42,0	49,0	19,0	5,9	32,0	33,0	17,0
Осенний	1,0	79,0	55,0	55,0	1,0	42,0	44,0	29,0

миграции в пределах территории, на которой происходит размножение вредителей, миграции с вырубок разных сезонов заготовки на второй год (с весенних на летние и осенние), и миграции со старых вырубок на свежие. При этом, конечно, сохраняется и четко проявляется ритм суточной активности вредителей.

Состояние субстрата для размножения, даже в том случае, если есть объект дополнительного питания, определяет направление миграций и относительную обоснованность популяций насекомых на вырубках разных сезонов. Чем позднее поступил древостой в рубку (лето, осень), тем дольше долгоносики держатся на этих вырубках и сильнее повреждают подрост ели и, наоборот, чем раньше был удален древостой (весна), тем быстрее они мигрируют с этих мест и приносят меньше вреда. Связано это с тем, что на весенних вырубках старение пней идет интенсивнее, чем на летних и осенних. Уже на четырехлетних весенних вырубках в зависимости от типа (табл. 3) поврежденность подроста ели долгоносиками составляет 6—12%. На них есть в достаточном количестве молодняк ели, на котором жуки проходят дополнительное питание. Однако именно на этих вырубках их деятельность сводится к минимуму. Значит, наличие кормовой породы является существенной, но не главной причиной высокой численности названных видов. Если на вырубках сочетаются во времени два основных фактора — свежие пни и кормовая порода, плотность популяций вредителей держится на высоком уровне. На трехлетних лесосеках летнего сезона рубки происходит некоторое увеличение численности долгоносиков, и подрост ели подвергается нападению в большей степени, чем на двухлетних. Объясняется это тем, что на третий год происходит массовый выход вредителей с мест отрождения, сопровождающийся сильным повреждением подроста (33 и 49%). К этому времени пни практически отработаны, и оставшаяся часть насекомых покидает их на четвертый год.

Косвенным подтверждением того, что с увеличением возраста вырубок они становятся непривлекательными для дендрофильных насекомых служит статистическая обработка данных, приведенных в табл. 3. Дисперсионный анализ этого материала дал возможность установить, что есть существенное различие в степени поврежденности подроста ели долгоносиками рода *Hylobius* на вырубках разных типов ($P>0,999$), возраста ($P>0,999$) и сезонов рубки ($P>0,99$). Кроме того, высокая степень достоверности влияния перечисленных факторов на деятельность насекомых позволяет с уверенностью утверждать, что экологическая обоснованность вырубок разных типов — неопровергимый факт. Причем, эта обоснованность закреплена во времени

и тесно связана со сроком рубки древостоя. Следовательно, состояние субстрата (пней), где проходит развитие насекомых, является основным фактором, который определяет направление миграций и уровень плотности популяции вредителей в биогеоценозах вырубок.

Процесс увеличения влажности древесины пней, начавшийся сразу же после удаления древостоя, продолжает прогрессировать в течение первого вегетационного периода. На весенних вырубках заметна (рис. 1, нижний график) тенденция ее возрастания к концу сезона. К этому времени (6 августа) влажность поднимается до 164—174%, в зависимости от типа вырубки (табл. 1).

Иначе происходит изменение влажности древесины пней на двухлетних вырубках летнего сезона заготовки (рис. 1 средний график). Пни этих вырубок зимовали, что ускорило их старение. Поэтому особенно сильные колебания влажности (144—165%) заметны в надземной части пней, которая в первую очередь подвергается влиянию погодных условий. Повышение влажности совпадает с периодом обильных осадков, которые сопровождаются понижением температуры воздуха (рис. 1, верхний график). Снижение влажности может произойти даже после длительного периода осадков (рис. 1, С₅—С₆), если в этот момент начинает повышаться температура воздуха. Особенно хорошо заметна зависимость относительной влажности древесины надземной части пней от микроклиматических условий вырубок в период когда не выпадает осадков, а температура воздуха повышается (с 15,5 до 22° С). Незначительное ее понижение способствует увеличению влажности и, наоборот, повышение температуры воздуха вызывает быстрое иссушение древесины (рис. 1, С₇—С₈). Развитие насекомых проходит здесь при очень неустойчивом режиме влажности субстрата (136—165%). Периодическое иссушение и увлажнение надземной части пней приводит к тому, что кора быстро стае реет и отстает от древесины. Поэтому вредители с много летним циклом развития (долгоносики) в этой части пней не поселяются. Однако в литературе есть указания (Харитонова, 1965) на то, что личинки большого соснового долгоносика могут встречаться и в надземной части пней. Назад ни разу не удалось отметить подобное явление.

Влажность древесины корней еловых пней на двухлетних вырубках летнего сезона значительно ниже, чем в надземной их части. В течение лета происходит постепенное увеличение влажности. Она достигает максимума в период обильных осадков (2—17 июля) и практически не изменяется на протяжении 15 дней (рис. 1, средний график, С₃—С₆). Это свидетельствует прежде всего о том, что древесина полностью насыщена водой и, кроме того, прекращается про-

цесс жизнедеятельности корневой системы, которая в условиях однолетних вырубок снабжала влагой надземную часть пней, что и вызывало синхронное изменение влажности. Как только наступает засушливый период (с 17 по 27 июля) и повышается температура воздуха, влажность начинает снижаться (рис. 1, С₆—С₈), но колебания ее в течение сезона выражены менее отчетливо, чем на однолетних вырубках.

В то время, как на двухлетних вырубках летнего сезона на второй год после заготовки продолжается заселение пней, которое проходит в относительно стабильном режиме влажности, на весенних начинается отрождение молодых жуков долгоносиков (*H. abietis* L., *H. pinastri* Gyll.) и елового корнекила. Вслед за выходом с мест отрождений они переселяются с этих вырубок на свежие. Это очень важный момент, так как миграция насекомых к местам размножения сопровождается сильным повреждением подроста ели на территории, занятой видом в период генеративной деятельности. На весенних лесосеках увеличение численности вредителей происходит один раз, когда идет переселение на эти вырубки. И уже на второй год насекомые начинают покидать их, так как пни частично отработаны и не привлекают вредителей в той степени как свежие. Поэтому и подрост ели здесь повреждается незначительно (табл. 3).

На летние вырубки, которые образовались позднее и имеют пригодные для заселения пни, приток насекомых происходит дважды: в первый год после рубки и следующей весной. В связи с этим и подрост ели повреждается сильнее, так как в период размножения вредители систематически возобновляют на нем питание.

Массовая миграция вредителей на осенние вырубки того же календарного года начинается следующей весной. В это время и на протяжении двух последующих лет подрост ели подвергается очень сильному нападению насекомых. Объясняется это тем, что на этих вырубках удачно сочетаются и действуют в течение длительного времени два фактора — пни, пригодные для заселения и кормовая порода. Итак, совершенно очевидно, что плотность популяций и деятельность дендрофильных насекомых зависят от экологических условий типа вырубки, ее возраста и сезона рубки.

Заселение свежих вырубок насекомыми начинается вслед за удалением древостоя. В это время и в процессе развития типа вырубки дендрофильный энтомокомплекс представлен видами, которые выступают как узкие монофаги, так как они существуют за счет одной породы (ель). Сложение группировки дендрофильных насекомых в этих условиях определяется в первую очередь трофическими связями. Каждый вид входит в биогеоценоз вырубки в качестве члена консорции, в центре которой находится кормовое ра-

стение. Этим и объясняется однородность видового состава насекомых на вырубках разных типов, которые отличаются только плотностью популяции вредителей. В табл. 4 приведены результаты количественного учета (на 1 дм²) елового корнекиля и долгоносиков рода *Hylobius* в пнях ели на весенних вырубках.

Независимо от того, какой тип леса занимал данную территорию до рубки, насекомые сразу же начинают заселять пни. Видно, что короедный запас корнекиля на широко-травных вырубках в первый и второй годы несколько выше, чем на вейниковых. Количество поселившихся на 1 дм² самок короеда практически одинаково в обоих типах. Не смотря на это, продукция (количество жуков молодого поколения) елового корнекиля на двухлетних широкотравных вырубках почти в 1,5 раза меньше, чем на вейниковых. Здесь значительно выше коэффициент размножения корнекиля и плотность популяции долгоносиков (табл. 4). Условия широкотравных вырубок менее благоприятны для развития вредителей. Выше отмечалось, что микростациональные условия этих вырубок в период размножения насекомых различаются по уровню влажности субстрата. Повышенная влажность способствует быстрому появлению и развитию грибницы опенка (Соколов, 1964). Если она захватывает участки, где были проложены маточные ходы корнекиля, то из яиц, отложенных в них, не отрождаются личинки. Яйца гибнут. Кроме того, на пнях, имеющих грибницу опенка, насекомые поселяются неохотно. Все вместе взятое определяет уровень плотности популяции вредителей в биогеоценозах вырубок.

Статистическая обработка (дисперсионный анализ) приведенного в табл. 4 материала показала, что в момент за-

Таблица

Плотность популяции вредителей на весенних вейниковых и широкотравных вырубках 1—4 лет

Количество жуков корнекиля или личинок долгоносиков на 1 дм ²	Тип и возраст вырубки							
	Вейниковый				широкотравный			
	1 год	2 год	3 год	4 год	1 год	2 год	3 год	4 год
Короедный запас	1,2	1,1	0,8	0,5	1,6	1,3	0,5	0,4
Плотность поселен.	0,6	0,5	0,4	0,25	0,6	0,6	0,4	0,2
Продукция	—	5,6	2,3	0,9	—	4,1	2,2	0,8
Коэффициент размножения	—	5,7	3,3	2,0	—	2,9	3,1	1,8
Долгоносики (личинки)	0,35	0,23	0,33	0,27	0,34	0,19	0,12	0,05

зения иией вредителями на однолетних вырубках их численность находится на одном уровне на вырубках обоих полов.

Влияние типа вырубки на численность вредителей несущественно ($P < 0,95$), т. е. заселение их идет одинаково интенсивно. С течением времени начинают проявляться специфические условия типа вырубки. И уже на 2—4 год отность популяции насекомых различна ($P > 0,99$) на вейковых и широкотравных вырубках (табл. 4). Одной из причин снижения численности вредителей на широкотравных вырубках является то, что в период онтогенеза они испытывают влияние неблагоприятных условий микростаций. Это время происходит четкая дифференциация типов вырубок по плотности популяций вредителей. При одном и том же видовом составе насекомых их численность выше на вейковых вырубках, чем на широкотравных. На границе перехода широкотравного типа вырубки в другой, характеризующийся более влажными условиями, плотность популяции елового корнекиля и долгоносиков резко снижается. В табл. 5 приводится сопоставление численности этих вредителей на 1 дм² в любом, выбранном случайно пне (из 10 обследованных), который находился в понижении (в переходной зоне), с плотностью популяции насекомых в группе пней (10 шт.) широкотравных вырубок. Для сравнения использовали нормированное отклонение. Оно показывает, насколько сдвиг отклоняется значение признака от средней соответствующей группы. Эта величина неименованная, но представляет большое удобство при сравнении различных признаков.

На табл. 5 видно, что все показатели бонитируемого пня

Таблица 5

Сравнение плотности популяций елового корнекиля и долгоносиков в пнях, расположенных в разных экологических условиях

Показатель (жуки корнекиля и личинки долгоносиков на 1 дм ²)	Бонитируемый пень		Группа пней	
	M	σ	V	$X = \frac{V-M}{\sigma}$
Плотность поселения корнекиля	0,30	0,12	0,19	-0,92
Биоединый запас	0,61	0,23	0,36	-1,0
Продукция	4,5	2,89	1,1	-1,2
Эффективный размножения	6,8	3,7	2,8	-1,1
Плотность поселения долгоносиков (личинки на 1 дм ²)	0,21	0,16	0,13	-0,5

Примечание: X — нормированное отклонение; V — фактический результат признака; M — средняя арифметическая для группы пней; σ — основное отклонение.

оказались хуже, чем те же показатели у группы пней, расположенных в условиях широкотравных вырубок. Отклонения варьируют от $-0,5$ до $-1,2$ сигм, т. е. пни в понижениях менее охотно посещаются насекомыми и плотность их популяций здесь ниже. Это подтверждает тот факт, что в период размножения вредители избирательно относятся к условиям, в которых проходит их деятельность. Примечательно и то, что обитающие в ельниках гигрофильные виды предпочитают участки с умеренной влажностью, т. е. проявляют себя как мезофилы. Поэтому, чем резче будут отличаться биотопы по влажности и другим условиям, тем отчетливее станет выявляться между ними разница в плотности популяций дендрофильных насекомых.

В связи с этим интересно выяснить, как распределяются вредители по площади вырубок и отличается ли их деятельность в пределах типа на разных элементах рельефа. В табл. 6 приведены результаты учета поврежденности подроста ели насекомыми на склонах различной экспозиции свежих и 2—4-летних вырубок вейникового и широкотравного типов.

Таблица 6
Поврежденность подроста ели корнекилиом и долгоносиками
на склонах разных экспозиций в %

Тип вырубки	Свежие вырубки			Вырубки 2—4 лет								
	экспозиция склона		критерий <i>t</i>	экспозиция склона		критерий <i>t</i>						
	север- ная	южная	восточ- ная	с-ю	с-в	ю-в	север- ная	южная	восточ- ная	с-ю	с-в	ю-в
Вейни- ковый	66,7	66,7	59,1	$P < 0,95$			48,2	40,8	35,6			$P < 0,95$
Широко- травный	36,6	55,8	53,3	$P > 0,95$	$P < 0,95$		34,0	37,0	28,3			$P < 0,95$

Для выяснения достоверности различия в степени поврежденности подроста ели насекомыми на склонах разных экспозиций, применен критерий *t* (Плохинский, 1961). Из табл. 6 видно, что на северных, южных и восточных склонах свежих вырубок деятельность насекомых в пределах типа практически одинакова ($P < 0,95$). С течением времени поврежденность подроста ели насекомыми уменьшается, однако на склонах разных экспозиций она держится на одном уровне ($P < 0,95$). Видно, также, что на северных склонах 2—4-летних вейниковых вырубок поврежденность подроста может быть несколько выше, чем на южных и восточных. Это, видимо, связано с тем, что температура воздуха в дневные и вечерние часы (до захода солнца) ниже, чем

а склонах других экспозиций, что способствует повышенной активности насекомых (табл. 6). Однако разница между средними недостоверна ($P < 0,95$). Следовательно и на старых вырубках сохраняется та же равномерность в распределении насекомых по склонам разных экспозиций как на свежих, т. е. она не меняется с течением времени. Только на широкотравных вырубках на северном склоне деятельность насекомых несколько ниже, чем на южном и восточном. Объясняется это тем, что свежие лесосеки были удалены от старых, и миграция насекомых на них шла медленнее.

На повышенных, ровных и пониженных участках в пределах вырубки одного типа деятельность насекомых неодинакова (табл. 7).

Таблица 7

Поврежденность подроста ели корнекожилом и долгоносиками на разных элементах рельефа вейниковых и широкотравных вырубок в %

Тип вырубки	Свежие вырубки						Вырубки 2-4 лет												
	повышение			понижение			ровные участки			повышение			понижение			ровные участки			критерий t
	A	B	C	A	B	A-C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A-B	B-C	A-C	
Вейниковый	75,2	73,5	73,8	$P < 0,95$			43,7	26,9	43,8	$P > 0,99$			$P < 0,95$						
Широкотравный	51,9	51,8	55,5	$P < 0,95$			37,1	26,1	40,8	$P > 0,99$			$P < 0,95$						

Из табл. 7 видно, что на всех элементах рельефа свежих вырубок деятельность насекомых внутри типа одинакова. Достоверных различий нет ($P < 0,95$), т. е. в момент дополнительного питания насекомые равномерно распределены по площади вырубки. В пониженных участках 2-4-летних вырубок (в период отрождения молодых жуков) подрост ели повреждается меньше ($P > 0,99$). Значит, уже с самого начала заселения вырубок вредителями происходит дифференциация экологических условий по плотности популяций насекомых. Обычно чашеобразные понижения в пределах вырубки одного типа (или подножья склонов) имеют отличные от общего фона растительные ассоциации. Это фрагменты (Мелехов, 1959) в основном типе. Строго говоря, мы не можем отнести их к основному типу. Однако они существуют, и деятельность насекомых здесь менее активна. Выше говорилось, что плотность популяции вредителей в зоне перехода одного типа вырубки в другой значительно ниже, чем в основном типе (табл. 5). Учет деятельности вредителей по ранам, оставленным в момент дополнительного питания, дает возможность объективно охарактеризовать их

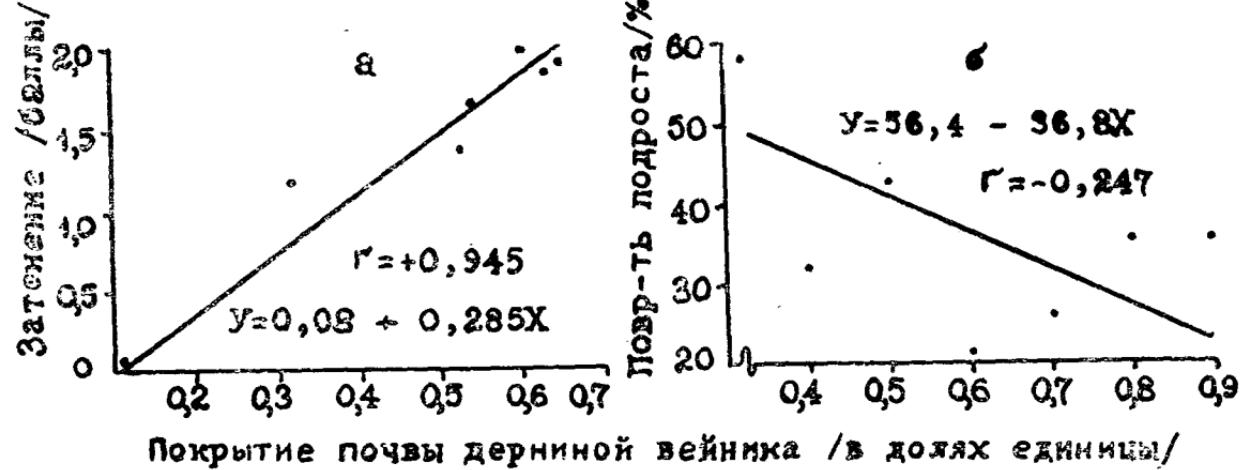


Рис. 2. Процесс развития вейника лесного (а) и поврежденность мелкого подроста ели насекомыми в участках вырубок с различной степенью задернивания (б). Затенение оценивалось баллами: 0 — отсутствует; 1 — слабое; 2 — среднее; 3 — сильное.

распределение по разным экологическим условиям вырубок. Он показал (табл. 7), что степень наносимого вреда находится в прямой зависимости от плотности популяции насекомых. Оба вывода (табл. 5 и 7) согласуются и дополняют друг друга. Кроме того, это дает основание утверждать, что в «чистых» типах вырубок деятельность насекомых одинакова на всем пространстве лесосеки (табл. 7).

На второй год после рубки и на протяжении трех, четырех лет деятельность насекомых проходит в условиях сформировавшихся типов вырубок, т. е. в период, когда пышно разрастаются растения напочвенного покрова. Они выступают в роли эдификаторов среды на вырубках. Поэтому важно знать, как реагируют насекомые на новые экологические условия и как они отражаются на их деятельности.

Процесс разрастания дернины вейника лесного сопровождается увеличением количества стеблей, которые затеняют мелкий подрост ели. На рис. 2а показана корреляцион-

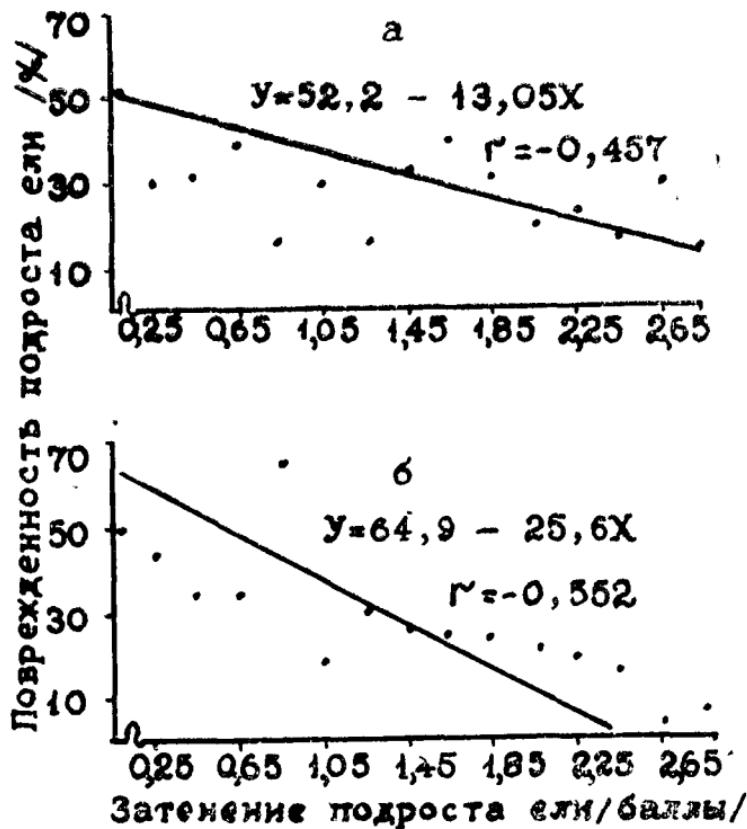


Рис. 3. Связь между поврежденностью мелкого подроста ели насекомыми и его затенением растениями напочвенного покрова на вейниковых (а) и широкотравных (б) вырубках

ная зависимость между степенью покрытия почвы дерниной этого злака и затенением, которое создают стебли. Между указанными факторами существует высокая линейная связь ($r = +0,945$). Деятельность насекомых снижается по мере развития дернины вейника (рис. 26). Однако связь между этими величинами не очень тесная ($r = -0,247$). Иными словами деятельность дендрофильных насекомых мало зависит от развития подземной части растения. Этот факт подчеркивает, что энтификаторная роль принадлежит надземной части вейника, так как она создает специфичный микроклимат, в условиях которого проходит деятельность насекомых. В табл. 8 приводятся статистики, характеризующие связь между степенью развития вейника лесного и деятельностью вредителей.

Таблица 8

Характеристика уравнений регрессии и статистик, отражающих связь между степенью развития вейника лесного (x) и поврежденностью подроста ели насекомыми (y)

Модель	Ошибка модели в %	\bar{y}	$m_{\bar{y}}$	r	m_r	t_r	p
$Y = 0,08 + 0,285X$	$\pm 6,3$	0,48	0,07	0,945	0,15	6,3	$>0,999$
$Y = 56,4 - 36,8X$	$\pm 27,4$	36,9	2,81	-0,247	0,09	23,2	$>0,999$

Примечание \bar{Y} — среднее значение; $m_{\bar{y}}$ — ошибка средней; r — коэффициент корреляции; m_r — ошибка коэффициента корреляции; t_r — критерий достоверности коэффициента корреляции; p — уровень значимости коэффициента корреляции.

Из табл. 8 видно, что коэффициенты корреляции в обоих случаях достоверны с третьей степенью вероятности ($P > 0,999$), т. е. выводы, основанные на этих данных, не ошибочны. Здесь приведены также модели, отражающие связь между изученными факторами. По формуле $Y = 56,4 - 36,8X$ с ошибкой 27,4% можно установить процент поврежденности подроста ели насекомыми в участках вырубок, имеющих различную степень затенения.

Чем сильнее затенен подрост ели растениями напочвенного покрова, тем меньше он повреждается насекомыми (рис. 3а и б). На вырубках обоих типов с увеличением затенения, создаваемого растениями, деятельность насекомых менее активна. В лесоводственной литературе (Мелехов, 1965; Смолоногов, 1960) отмечается, что на вейниковых вырубках в течение сезона происходят резкие колебания температуры воздуха. Весной, в период поздних весенних заморозков она может понижаться до -10°C , а летом — повышаться до $40^{\circ}\text{--}45^{\circ}\text{C}$.

Удачной работой по изучению микроклиматических условий концентрированных вырубок разных типов южной подзоны Европейской тайги является статья В. Н. Нилова (1967). Автор подходит к решению вопроса с позиций математической статистики, объективно оценивает полученные результаты и приводит модели, отражающие связь минимальных температур воздуха на высоте 25 см от поверхности почвы с температурой у ее поверхности. В частности, им установлено, что на вейниковых вырубках в течение лета бывает 21 день с критически высокими температурами (40°—45° С). На кипрейно-паловых вырубках такие температуры крайне редки. Все это говорит о том, что на сформировавшихся вырубках растения напочвенного покрова являются не только индикаторами экологических условий вырубок, но и эдификаторами среды на них. Однако несмотря на разницу температурного режима вырубок разных типов деятельность насекомых в них синхронна. Это понятно, если учесть, что виды, деятельность которых рассматривается в настоящей статье, ведут ночной образ жизни. Вочные часы вейниковый покров отдает много тепла (Нилов, 1967), что приводит к резкому охлаждению воздуха под пологом этого злака. Видимо, это происходит и на вырубках других типов. Поэтому, чем гуще травостой, тем в меньшей степени повреждается насекомыми подрост ели, т. е. вредители менее активны в местах с сильно охлажденным воздухом. В табл. 9 приводятся уравнения регрессии и статистики, характеризующие связь между поврежденностью насекомыми подроста ели и затенением, создаваемым растениями напочвенного покрова.

Таблица 9

Характеристика уравнений регрессии и статистики, отражающих связь между поврежденностью подроста ели насекомыми (y) и степенью развития напочвенного покрова вырубок разных типов (x)

Модель	Ошибка модели в %	\bar{y}	$m_{\bar{y}}$	r	m_r	t_r	p
$y = 52,2 - 13,05x$	±24,5	35,8	2,8	-0,457	0,08	5,6	>0,999
$y = 64,9 - 25,6x$	±15,9	22,3	2,3	-0,552	0,10	5,5	>0,999

Из табл. 9 видно, что связь поврежденности подроста ели насекомыми с затенением достаточно высокая ($r = -0,457$ и $r = -0,552$). Отрицательный коэффициент корреляции указывает на обратную зависимость. По приведенным формулам можно установить (с соответствующими ошибками) процент поврежденности подроста ели насекомыми на вырубках с различной степенью развития напочвенного покрова.

Большое рассеивание точек (рис. 3а и б) подтверждает факт миграции насекомых по вырубкам, т. е. затенение является только одним из многих экологических факторов, определяющих деятельность насекомых в период дополнительного питания.

Не менее важным условием, от которого зависит распределение насекомых в пределах типа вырубки, служат пни. На рис. 4 показана корреляционная зависимость между степенью поврежденности подроста ели и удалением его от пней. Видно, что с увеличением расстояния между деревом и пнем поврежденность уменьшается. Это естественно, так как после выхода вредителей с мест отрождения они сразу же приступают к дополнительному

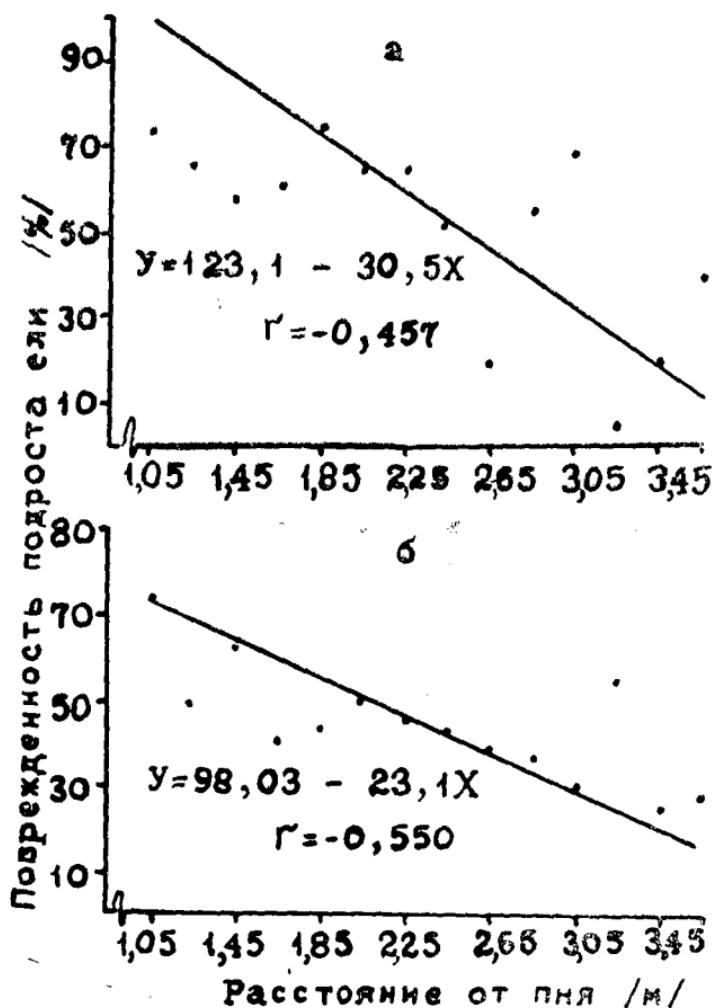


Рис. 4. Связь между удаленностю от пней подроста ели и степенью его повреждения насекомыми на вейниковых (а) и широкотравных (б) вырубках

питанию на расположенных рядом деревьях подроста. То же происходит и на свежих вырубках, только в обратном порядке, вредители, пришедшие для размножения к пням, в первую очередь повреждают находящийся около них молодняк ели. Затем начинается их расселение по площади вырубки. В табл. 10 приводятся характеристики уравнений и статистик, отражающих связь между указанными факторами.

Таблица 10

Характеристика уравнений регрессии и статистик, подтверждающих связь удаленности (X) от пней подроста ели с поврежденностью его насекомыми (y)

Модель	Ошибка модели в %	\bar{y}	$m_{\bar{y}}$	r	m_r	t_r	p
$Y = 123,1 - 30,5X$	$\pm 22,4$	59,6	2,9	-0,457	0,10	4,7	$>0,999$
$Y = 98,03 - 23,1X$	$\pm 17,2$	38,8	2,3	-0,550	0,09	5,7	$>0,999$

Связь оказалась достоверной с третьей степенью вероятности ($P > 0,999$), т. е. имеются все основания считать, что наличие пней способствует сильному повреждению подроста ели насекомыми и особенно в том случае, если деревья находятся рядом с ними.

Подробный анализ экологической обстановки вырубок и деятельности дендрофильных насекомых в них дает возможность сделать вывод о том, что реакция вида на условия, в которых он обитает, одинакова в обоих типах вырубок. В первую очередь это проявляется в степени поврежденности подроста ели, которая зависит от плотности популяции вредителей. При достоверной разнице в численности вредителей на вырубках разных типов поведение вида строго-согласуется с изменениями экологических условий последних.

Все изложенное выше позволяет охарактеризовать тип вырубки как биогеоценоз, однородный по факторам среды (преимущественно связанный с исходным типом леса), по видовому составу дендрофильных насекомых, их количественному и качественному изменению во времени и в пределах сезона, по строгому биогеоценотическому режиму, проявляющемуся на трофическом уровне во взаимодействии и взаимном влиянии энтомофауны и кормовой породы. Влияние типа вырубки на деятельность и численность дендрофильных насекомых проявляется не прямо, т. е. через растения напочвенного покрова, по которым обычно выделяется тип, а косвенно, через почву, которая, в конечном счете, определяет специфичность экологических условий данного биогеоценоза.

Л и т е р а т у р а

- Бородин А. Л.**, 1966. Роль насекомых в лесовозобновительном процессе на концентрированных вырубках. В сб. «Вопросы лесозащиты», ЦНИИТЭИлеспром, М.
- Бородин А. Л.**, 1967. Этапы формирования энтомокомплексов ели на концентрированных вырубках. «Лесной журнал», № 4.
- Воронцов А. И.**, 1940. К вопросу о связи энтомофауны с типами леса. Труды Брянского лесн. ин-та, тт. II, III, Брянск.
- Воронцов А. И.**, 1960. Биологические основы защиты леса. «Высшая школа», М.
- Мелехов И. С.**, 1954. К типологии концентрированных вырубок в связи с изменениями в напочвенном покрове. В сб. «Концентрированные рубки в лесах Севера». Изд. АН СССР, М.
- Мелехов И. С.** (ред.), 1959. Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск.
- Мелехов И. С., Корконосова Л. И., Чертовской В. Г.**, 1965. Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. «Наука», М.
- Митропольский А. К.**, 1961. Техника статистических вычислений. «Физматгиз», М.
- Нилов В. Н.**, 1967. О микроклимате вейниковых вырубок. В сб. «Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере». «Наука», М.
- Озолс Г. Э.**, 1964. Распределение вредителей сосновых молодняков по типам леса. В кн. «Фауна Латвийской ССР и сопредельных территорий», т. IV, Рига.
- Петренко Е. С.**, 1965. Биоценотические связи насекомых-ксилофагов с кормовыми объектами на вырубках в сосняках Красноярского Приангарья. В сб. «Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока». Красноярск.
- Плохинский Н. А.**, 1961. Биометрия. Изд. СО АН СССР, Новосибирск.
- Пятницкий Г. К.**, 1929. Несколько слов об экологических списках лесных вредителей. Журн. «Защита растений», т. VI, № 1—2.
- Смоловонов Е. П.**, 1960. Материалы к характеристике микроклиматических условий на концентрированных вырубках. Труды Ин-та биологии Уральск. филиала АН СССР, вып. 16.
- Сnedекор Дж. У.**, 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. «Мир», М.
- Соколов Д. В.**, 1964. Корневая гниль от опенка и борьба с ней. «Гослесбумиздат», М.
- Стадницкий Г. В.**, 1962. Роль вредных насекомых, грибных болезней и неблагоприятных абиотических факторов в возобновлении сосны на вырубках в средней части Карельской АССР. Сб. работ по лесному хозяйству. ЛенНИИЛХ, вып. 5, М.
- Старк В. Н.**, 1931. Вредные лесные насекомые. Сельхозгиз, М.—Л.
- Титова Э. В.**, 1966. К динамике численности короедов (*Coleoptera, Trypidae*) хвойных пород на лесных вырубках Карелии. Энтомологическое обозрение т. XLV, вып. 1.
- Харитонова Н. З.**, 1965. Большой сосновый долгоносик и борьба с ним. Изд. «Лесная промышленность», М.
- Шиперович В. Я., Яковлев Б. П., Волкова И. П.**, 1959. Большой сосновый долгоносик (*Nylobius abietis* L.) и его влияние на возобновление хвойных пород на местах концентрированных рубок в Карелии. Труды Карельского филиала АН СССР, вып. 16. Петрозаводск.

КОКЦИНЕЛЛИДЫ ХВОЙНЫХ БИОЦЕНОЗОВ БРЯНСКОГО ЛЕСНОГО МАССИВА

В 1960--1966 гг. нами выполнялись работы по изучению видового состава и закономерностей расселения паразитических и хищных насекомых, стационарно связанных с хвойными биоценозами. Исследования проводились в учебно-опытном лесхозе Брянского технологического института. Вспышек размножения вредителей в лесхозе за указанный период не наблюдалось. Наиболее массовыми хищниками в хвойных биоценозах были муравьи (*Hymenoptera Formicidae*) и коровки (*Coleoptera, Coccinellidae*). В настоящей работе освещены результаты фаунистических исследований семейства *Coccinellidae* и некоторые данные, характеризующие условия зимовки этих жуков.

Кокцинеллиды изучались, главным образом, в агроценозах как хищники, истребляющие тлей -- вредителей сельскохозяйственных растений. В условиях лесных сообществ кокцинеллиды являются массовыми компонентами энтомоценозов, однако их роль, видовое разнообразие и биоэкологические особенности отдельных видов мало известны.

При изучении кокцинеллид в энтомоценозах хвойных насаждений нами использованы следующие методы: сбор жуков путем окашивания травяного покрова и кустарников энтомологическим сачком конструкции И. А. Четыркиной; привлечение жуков на свет с помощью светоловушек, где в качестве источников света были использованы лампы накаливания; сбор жуков в кронах деревьев и в подстилке.

Описанными способами собраны в 1963 г. 1574 жука кокцинеллид, относящихся к 12 видам 10 родов:

- Coccinella septempunctata* L.
- Coccinella quinquepunctata* L.
- Coccinella apicalis* L.
- Adalia bipunctata* L.
- Hippodamia tredecimpunctata* L.
- Exochomus quadripustulatus* L.
- Calvia quatuordecimpunctata* L.
- Chilocorus renipustulatus* L.
- Paramysia oblongoguttata* L.
- Thea vigintiduopunctata* L.
- Anatis ocellata* L.

Наиболее многочисленными в сборах оказались три вида: семиточечная коровка, число особей которой состави-

ло 66,0%, адалия двупятнистая — 22,0%, пятиточечная коровка — 10,8%, другие виды встречены единично.

Зимующие жуки семи- и пятиточечной коровок были обнаружены в нескольких участках культур сосны состава 9С1Б, 8—15 лет с полнотой 0,6—0,8. В этих участках (обследовано 43 га культур в сосняке черничниковом и сосняке брусничниковом) выявлены места наибольшей концентрации зимующих жуков путем подсчета их в подстилке на 20 площадках размерами 1—3,2 м² каждая. Учетные площадки заложены в октябре и размещены в микростациях, различающихся напочвенным покровом и микроклиматическими условиями.

В период наблюдений жуки размещались в травяном покрове и, главным образом, в подстилке — опаде текущего года из хвои и березовых листьев, в кронах деревьев встречались редко. Хождение по подстилке и всякое другое даже незначительное ее нарушение тревожит жуков, которые после этого постепенно выползают из своих мест укрытия, становясь хорошо заметными и доступными для учета. Единичные жуки при сухой солнечной погоде совершают взлеты с поверхности почвенного покрова.

На южной опушке одного из описанных участков плотность залегания зимующих жуков кокцинеллид была наибольшей и составила в отдельных местах 148,3 на 1 м². Размещение жуков на площади неравномерное. Жуки проявляют склонность к образованию скоплений. Под отдельными из опавших листьев берески обнаруживали до 18 жуков, плотно прижавшихся друг к другу.

На всей южной опушке длиною 120 м наблюдалось необычайное скопление коровок, в то время как напочвенный покров прилегающей северной опушки соседнего участка был совершенно не заселен кокцинеллидами.

Устанавливались размеры и границы участков концентрации зимующих кокцинеллид, для чего учетные площадки размещались на опушке леса и на расстоянии 5, 10, 15 и 20 м от нее. В табл. 1 приведены данные о заселенности этих площадок, которые свидетельствуют, что полоса залегания зимующих жуков вдоль южной опушки соснового с примесью берески молодняка заканчивается в пределах 20 м в глубь насаждения. При этом максимальное количество жуков размещено на опушке — в среднем 121,7 на 1 м² почвенного покрова. Через каждые 5 м в глубь участка количество жуков убывает в сравнении с названным следующим образом: в 5 м от опушки жуков меньше, чем на опушке в 2,9 раза, в 10 м — в 7,1 раза, в 15 м — в 31,2 раза. На участке, расположением в 20 м от опушки, жуки не встречались.

Измерения температуры почвы и влажности воздуха на высоте 5—50 см показали, что в местах массового скопле-

ния кокцинеллид весьма характерна незначительная амплитуда колебаний этих показателей. Так, по наблюдениям 3 октября 1963 г., амплитуда дневных колебаний температуры воздуха в приземном слое (на высоте 0—5 см) не превысила 4° С, изменяясь в утренние сроки наблюдений в пределах 11,0—13,5° С и в вечерние — 10,0—15,0° С.

Таблица 1

Заселенность учетных площадок зимующими жуками кокцинеллид

Расстояние от опушки леса, м	Количество кокцинеллид в среднем на 1 м ²	
	шт.	%
0	121,7	100
5	41,5	34,1
10	18,0	14,1
15	4,0	3,2
20	0,0	0

Сравнительно невелики также показатели изменения относительной влажности воздуха. Максимальная относительная влажность на высоте 50 см над почвой — 80% и отмечена в утренние часы наблюдений, в полдень она снизилась до 46%. Вечером относительная влажность изменялась меньше, удерживаясь на уровне 58—70%.

Температура поверхности почвы (подстилочного горизонта, в котором залегают жуки) утром и вечером также колебалась незначительно: амплитуда колебаний вечером составила 2,8° С, утром — 1,6° С. Разница между минимальной и максимальной амплитудами на почве за весь день не превысила 2,8° С.

Изменение микроклиматических показателей зависит не только от суточного их хода, но также и от степени удаленности точек измерения этих показателей от стен (опушек) леса. Температура приземного слоя воздуха заметно понижается по мере удаления от опушки в глубь леса. Так, в 17 час. температура слоя воздуха до 5 см от почвы на опушке равнялась 15,0° С, а на расстоянии 15 м от нее — 13° С. Относительная влажность воздуха плавно изменялась в противоположном направлении: она увеличилась на том же расстоянии от опушки с 55 до 70%.

Температура на почве утром и вечером была наибольшей у опушки леса — 15,4° С, по мере удаления от нее под полог леса температура понижалась и на 15-метровом расстоянии равнялась 12,6° С. Таким образом, кокцинеллиды выбирают на период зимовки места с минимальными суточными

колебаниями температуры и влажности приземного слоя воздуха и температуры поверхности почвы. В момент наблюдений жуки располагались в сферах биотипов с наибольшей температурой — на поверхности почвы, температура которой во все сроки наблюдения превышала температуру воздушных слоев.

Стремление жуков к местам со строго определенными условиями среды, гидротермические показатели которой имеют узкие границы, приводят к территориальной ограниченности участков массового их скопления, определяет большую плотность популяции в местах зимовки. Будучи чрезвычайно чувствительными к изменениям гидротермических условий микростаций, в период зимовки жуки образуют массовые скопления в оптимальных для себя условиях температуры и влажности воздуха и почвы. Кроме влияния экологических факторов, в образовании скоплений жуков, по-видимому, имеет место выражение инстинкта «стадности», наличие которого у кокцинеллид ранее отмечалось исследователями.

Участки большой плотности залегания жуков, обычно, располагаются узкой полосой 5–10-метровой ширины вдоль южных опушек леса, по границам с широкими дорогами, просеками и другими открытыми местами. Здесь размещаются свыше 80% зимующих жуков, образуя характерные полосы залегания. Наиболее населены жуками старые разрушенные пни, вокруг одного из них обнаружено 316 жуков, а на площадке размером 50×50 м, примыкающей к этому пнику с южной стороны, найдены 172 жука, что составляет 688 жуков на 1 м².

В местах зимовки разные виды собираются обособленно друг от друга: найдено под корой скопление 126 жуков адалии двухточечной, в завороте небольшого кусочка тонкой, бумагообразной сосновой коры найдены 53 жука пятиточечной коровки, в местах зимовки семиточечной коровки обнаруживаются лишь немногие жуки другого вида — пятиточечной коровки.

В сопоставлении с рядом предшествующих лет 1963 г. был инвазийным для кокцинеллид в насаждениях Брянского лесного массива. Кокцинеллиды составили в год наблюдений одну из самых многочисленных групп зоокомпонентов хвойных биоценозов, что, несомненно, подтверждает их многостороннее значение в жизни леса.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОКЦИД (COCCOIDEA) В РАЙОНЕ КАВКАЗСКИХ МИНЕРАЛЬНЫХ ВОД

Кокциды занимают одно из видных мест среди опасных насекомых, приносящих серьезный вред многим декоративным породам. Начало работ по изучению червецов и щитовок культурных растений Кавказа положено Н. С. Борхсениусом (1934, 1936, 1939, 1947, 1963; 1966). Ряд работ З. К. Хаджибейли (1950, 1956, 1959, 1963), Д. И. Лозового (1948) по вредителям садов и парков Грузии и М. А. Тер-Григорян (1954, 1962) по вредителям городских насаждений Армении — освещают вопросы фауны, распространения и хозяйственного значения кокцид в изучаемых районах. Заслуживают внимания данные Н. Н. Кузнецова (1965, 1966) по кокцидам в парках Крыма и работы Б. И. Чумаковой (1961) по Кабардино-Балкарии.

Однако опубликованных материалов по кокцидам — вредителям декоративных насаждений предгорной зоны Главного Кавказского хребта нет, за исключением сообщений по обзору садовых и лесных кокцид Северного Кавказа, сделанных И. И. Гаваловым (1932, 1935), и работы К. М. Гордеевой (1962) по изучению паразитов кокцид в Ставропольском крае.

Данная работа является лишь первой ступенью на пути познания фауны кокцид предгорной зоны Главного Кавказского хребта в районе Минеральных Вод. Статья посвящена результатам проведенных обследований по выявлению червецов и щитовок, вредящих декоративным насаждениям в уличных и парковых посадках, и изучению их ареалов в данном районе.

В исследуемом нами районе Кавказских Минеральных Вод удалось установить 27 видов кокцид, относящихся к 19 родам, из 5 семейств (табл. 1). Виды этого комплекса представляют значительную по численности группу, приуроченную к древесной и кустарниковой растительности. Характерным для этого района является преобладание видов сем. *Diaspididae* и сем. *Coccidae* над сем. *Pseudococcidae* и сем. *Eriococcidae*.

Выявленные виды кокцид по происхождению могут быть разделены на две группы: местные и завезенные. Виды местной фауны — это элементы Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики. Некоторые из этих видов являются общими для зоны лесостепь, подзоны смешанных лесов и отчасти для Главного Кавказского хребта и Горного Крыма.

Видовой состав кокцид — вредителей в декоративных насаждениях Кавказских Минеральных Вод

Семейство вредителя	Вид вредителя	Повреждаемая порода
	На хвойных породах	
Eriococcidae	<i>Eriococcus</i> sp.	можжевельник
Coccidae	<i>Parthenolecanium fletcheri</i> (Ckll.). <i>Physokermes piceae</i> (Schr.).	кипарисовик, туя (за падная) ель, пихта
Diaspididae	<i>Insulaspis juniperi</i> (Lind). <i>Insulaspis newsteadi</i> (Sulc). <i>Carulaspis juniperi</i> (Bouche). * <i>Syngenaspis parlatoriae</i> Sulc. <i>Anamaspis lowi</i> (Colvée). <i>Nuculaspis abietis</i> (Schr.).	туя (восточная) сосна туя, можжевельник, биотинхта, ель сосна ель, сосна, пихта
	На лиственных породах	
Pseudococcidae	<i>Phenacoccus aceris</i> (Geoff).	ясень, клен
Eriococcidae	<i>Eriococcus buxi</i> (Fonsc).	самшит
Asterolecaniidae	<i>Cossypharia spuria</i> (Mod). <i>Asterodiaspis variolosa</i> (Ratz.). <i>Pulvinaria betulae</i> (L.). * <i>Pulvinaria vitis</i> (L.).	ильм дуб тополь, бересклет
Coccidae	<i>Sphaerolecanium prunastri</i> (Fonsc). <i>Palaeolecanium bituberculatum</i> (Targ). <i>Parthenolecanium corni</i> (Bouché).	ива, тополь слива боярышник
Diaspididae	<i>Chionaspis salicis</i> (L.). * <i>Mytilaspis granati</i> (Koroneos). * <i>Pistaciaspis pistaciae</i> (Arch). <i>Lepidosaphes ulmi</i> (L.). <i>Quadraspidiotus gigas</i> (Th. et Gern). <i>Quadraspidiotus ostreaeformis</i> (Curtis). <i>Quadraspidiotus pyri</i> (Sicht). * <i>Quadraspidiotus zonatus</i> (Frauen). <i>Quadraspidiotus perniciosus</i> (Comst).	акация, ясень, клен ясень, ива боярышник фисташка тополь, ясень, сирень боярышник тополь, ясень липа, боярышник груша дуб боярышник, рябина

*. Виды, отмеченные звездочкой, взяты из литературных источников

Для исследуемого района весьма характерно преобладание видов с широким распространением, среди которых встречаются полифаги, олигофаги и монофаги. К числу широко распространенных многоядных форм можно отнести *Parthenolecanium corni* (Bouche) и *Lepidosaphes ulmi* (L.). С другой стороны, ряд широко распространенных и преобладающих древесных пород, таких как ясень, клен, дуб, тополь, яз, ель, сосна, иихта и др., а также некоторые кустарники, имеют свои специализированные виды кокцид. Таковы, например, *Gossyparia spiria* (Mod.), приуроченный к вязам, *Phisokermes piceae* (Schr.) — специализированный на ели и др., *Insulaspis newsteadi* Sulc., живущий на сосне.

Выявленная фауна червецов и щитовок в районе Кавказских Минеральных Вод имеет ряд общих видов фауны Кавказского хребта и Горного Крыма. К таковым относится *Phenacoccus aceris* (Geoffr.), *Cossypharia spiria* (Mod) *Phisokermes piceae* (Schr.).

К числу форм, типичных для древесно-кустарниковых насаждений и широко представленных в культурных и естественных биоценозах Крыма и декоративных посадках Минеральных Вод, относятся повреждающие хвойные породы щитовки такие, как *Nuculaspis abietis* (Schr.), *Carulaspis juniperi* (Bouche), *Insulaspis juniperi* (Lind.), *Anamaspis lowi* (Colvée) *Syngenaspis parlatoriae* Sulc.

Такие виды кокцид, как *Insulaspis juniperi* (Lind.), *Insulaspis newsteadi* (Sulc.), *Parthenolecanium fletcheri* (Ckll.), *Eriococcus* sp. на хвойных, *Pulvinaria betulae* (L.) на тополе и ерекслете и *Eriococcus buxi* (Fonsc.) на самшите установлены в декоративных насаждениях района Кавказских Минеральных Вод впервые.

Ко второй группе кокцид относятся завезенные виды, оторвавшиеся в предгорную зону Главного Кавказского хребта в различное время.

Часть элементов, мигрировавших в эту зону, представлена видами тропических и субтропических районов, другая часть относится к представителям Средиземноморской подобласти Палеарктики. Примером последних могут служить *phaeolecanium prunastri* (Fonsc.) и *Palaeolecanium bituberculatum* (Targ.), связанные с дикими и культурными растениями сем. розоцветных и встречающиеся, главным образом, в засушливых стациях.

Следует отметить, что если распространение европейско-ибирских видов кокцид связано лишь с наличием кормовых растений, то для «иммигрантов» в качестве ограничивающего фактора выступают еще и климатические условия, связанные с высотой над уровнем моря. Кроме того, специфические биологические особенности кокцид — их незначительные размеры, тесная связь с растениями и часто по-

кровительственная окраска — способствуют легкому переносу их вместе с растениями.

Вследствие этого в расселении червецов и щитовок большое значение имеет деятельность человека, связанная с перевозками живых растений, а вместе с ними и этих большей частью едва заметных насекомых, при закладке новых парков, скверов и уличных насаждений. Попадая вместе с посадочным материалом в новые места, кокциды, благодаря своей значительной плодовитости, прочно укореняются в них и создают новые очаги. Проведение истребительных мероприятий против этих опасных вредителей требует прежде всего знания их видового состава и распространения.

Выполненные нами обследования и анализ собранного материала позволили выявить видовой состав кокцид на декоративных насаждениях в исследуемом районе. Материал дополнен видами червецов и щитовок, которые нам обнаружить не удалось, но которые, по литературным сведениям, могут быть встречены в данных условиях.

Рассматривая распространение кокцид в городских насаждениях Кавказских Минеральных Вод (табл. 2), можно отметить, что многие из указанных вредителей плотно заселили ряд мест или участков, став обычными трудно искоренимыми вредителями. Факторами, регулирующими распространение червецов и щитовок, по нашему мнению, являются кормовые растения и климатические условия, зависящие от высоты над уровнем моря.

Краткий обзор фауны кокцид исследуемого района приведен с учетом степени распространения и характера вредоносности. Наиболее богат видовой состав кокцид Кисловодска, расположенного между Пастбищным и Скалистым хребтами на высоте 900 м над уровнем моря.

Из приведенного выше списка почти все виды кокцид отмечались в наших сборах. Наиболее вредоносными в данном районе оказались еловая щитовка *Nuculaspis abietis* (Schr.), повреждающая ель обыкновенную, колючую (голубую и серебристую формы), сосну обыкновенную, крымскую и *hatnata* *Sosn* (кавказскую).

Кипарисовая щитовка или европейская можжевельниковая щитовка *Carulaspis juniperi* (Bouche) вредит биоте (туе восточной), можжевельнику высокому и можжевельнику Виргинского, реже встречается на туе западной.

Веретеновидная сосновая щитовка *Anamaspis lopwi* (Colvee) сильно повреждает сосну крымскую, обыкновенную и кавказскую.

Из кокцид, заметно повреждающих лиственные породы, следует отметить два вида щитовок: яблоневую запятовидную щитовку *Lepidosaphes ulmi* (L.), поражающую многие породы, особенно тополь пирамidalный и ясень обыкно-

Таблица 2

Распространение кокцид в условиях Кавказских Минеральных Вод

Семейство	Вид	Города			
		Кисловодск	Ессентуки	Нячи-горск	Железноводск
Pseudococcidae	<i>Phenacoccus aceris</i> (Geoff.)	+	+	—	—
Eriococcidae	<i>Eriococcus buxi</i> (Fonsc.)	+	—	—	—
"	<i>Eriococcus</i> sp.	+	—	—	—
"	<i>Gossyparia spuria</i> (Mod.)	+	+	—	—
Asterolecaniidae	<i>Asterodiaspis variolosa</i> (Ratz.)	+	—	—	—
Coccidae	<i>Pulvinaria vitis</i> (L.)	—	—	+	—
"	<i>Pulvinaria betulae</i> (L.)	—	—	—	—
"	<i>Sphaerolecanium prunastri</i> (Fonsc.)	+	+	+	+
"	<i>Palaeolecanium bituberculatum</i> (Targ.)	—	+	+	+
"	<i>Parthenolecanium corni</i> (Bouche.)	+	+	+	+
"	<i>Parthenolecanium fletcheri</i> (Ckll.)	+	+	+	+
Diaspididae	<i>Physokermes piceae</i> (Schr.)	+	+	+	+
"	<i>Chionaspis salicis</i> (L.)	—	—	+	—
"	<i>Mytilaspis granati</i> (Koroneos.)	—	—	—	—
"	<i>Insulaspis juniperi</i> (Lind.)	—	—	—	—
"	<i>Insulaspis newsteadi</i> (Sulc.)	—	+	+	+
"	<i>Pistaciaspis pistaciae</i> (Arch.)	—	+	—	—
"	<i>Lepidosaphes ulmi</i> (L.)	+	+	+	+
"	<i>Carulaspis juniperi</i> (Bouche.)	+	—	—	—
"	<i>Syngenaspis parlatoriae</i> Sulc.	—	—	—	+
"	<i>Anamaspis lowi</i> (Colvee.)	+	+	+	—
"	<i>Nuculaspis abietis</i> (Schr.)	+	+	+	+
"	<i>Quadraspidiotus gigas</i> (Th. et. Gern.)	+	+	+	+
"	<i>Quadraspidiotus ostreaeformis</i> (Gurtis.)	+	+	+	+
"	<i>Quadraspidiotus perniciosus</i> (Comst.)	+	+	+	+
"	<i>Quadraspidiotus pyri</i> (Licht.)	—	—	+	—
"	<i>Quadraspidiotus zonatus</i> (Frauenfert.)	—	—	—	+

венный, и тополевую щитовку *Quadraspidiotus gigas* (Ph. et Gern.), заражающую тополь белый, Болле (самаркандский), бальзамический, пирамидальный и ясень обыкновенный.

Существенным вредителем большинства пород является акациевая ложнощитовка *Parthenolecanium corni* (Bouche), вредящая белой акации и ее формам. Однако эта ложнощитовка так же как и боярышниковая *Palaeolecanium bituberculatum* (Farg.), по нашим наблюдениям, обладает выраженными колебаниями численности. Это хорошо проявилось в последние два года, когда обнаружилась тенденция к снижению численности вида без вмешательства человека.

Необходимо также отметить калифорнийскую щитовку *Quadraspidiotus perniciosus* (Comst.), являющуюся карантинным объектом. Этот вид сильно повреждает боярышник розоцветный, декоративные посадки сливы и яблони. К вредным червецам нужно отнести *Asterodiaspis variolosa* (Ratz.), угнетающий дуб черешчатый, скальный, а также *Gossyparia spuria* (Mod.), заселяющий вяз приземистый (ильмовник) и вяз перистоветвистый (туркестанский карагач). Слива растопыренная, в основном ее темно-пурпуролистная форма, представляющая хороший материал в садово-парковых композициях, сильно повреждается сливовой ложнощитовкой *Sphaerolecanium prunastri* (Fonsc.).

На втором месте по численности видового состава стоит район Ессентуков. В городских посадках, расположенных выше уровня моря на 600 м, фауна кокцид несколько видоизменяется. Из указанного выше систематического списка нами не был обнаружен такой вид, как *Carulaspis juniperi* (Bouche), хотя состав кормовых пород достаточно велик, *Eriococcus buxi* (Fonsc.), *Chionaspis salicis* (L.), тогда как их растения-хозяева являются доминирующими в озеленении этого города. Отсутствие крупного блестящего червеца *Asterodiaspis variolosa* (Ratz.) можно объяснить тем, что кормовая порода — дуб — реже встречается в парках Ессентуков, чем в парках Кисловодска. Наиболее вредоносными видами являются *Niculaspis abietis* (Schr.), *Lepidosaphes ulmi* (L.), *Quadraspidiotus gigas* (Th. et Gern.) и *Quadraspidiotus perniciosus* (Comst.).

Раньше сильно вредили насаждениям *Parthenolecanium corni* (Bouche) и *Palaeolecanium bituberculatum* (Targ.), о чем говорят следы нанесенных ими повреждений.

В насаждениях Пятигорска, расположенного на высоте 500 м над уровнем моря, состав кокцидофагуны беднее, чем в насаждениях Кисловодска. Так же как в насаждениях Ессентуков, здесь отсутствуют *Carulaspis juniperi* (Bouche), *Eriococcus buxi* (F.), *Pulvinaria betulae* (L.) хотя ассортимент их кормовых растений достаточно широк. Отсутствие *Asterodiaspis variolosa* (Ratz.) и *Gossyparia spuria* (Mod.) связано с

ограничением в уличных и парковых посадках дуба и вяза.

Необходимо отметить, что вид *Chionaspis salicis* (L.), не зарегистрированный в Ессентуках, в условиях Пятигорска был отмечен материалами сборов 1960 г., хотя в последних обследованиях его обнаружить не удалось.

К числу наиболее серьезных вредителей следует отнести *Nuculaspis abietis* (Schr.), *Lepidosaphes ulmi* (L.), *Quadraspidiotus gigas* (Th. et Gern), *Quadraspidiotus perniciosus* (Comst.), а также *Sphaerolecanium prunastri* (Fonsc.).

Заключительным этапом нашего обзора червецов и щитовок является рассмотрение фауны и распространение кокцид в городе Железноводске, расположенным на высоте 600 м над уровнем моря. Видовой состав кокцид этого района наиболее беден по сравнению с тремя предыдущими. Здесь нашими сборами не были обнаружены: *Anamaspis lowi* (Colvée), *Carulaspis juniperi* (Bouche), *Eriococcus buxi* (Fonsc.), *Asterodiaspis variolosa* (Ratz.), *Gossyparia spuria* (Mod.), *Chionaspis salicis* (L.).

Из агрессивных видов следует выделить в первую очередь *Nuculaspis abietis* (Schr.) и *Quadraspidiotus perniciosus* (Comst.). Довольно часто встречались еловая ложнощитовка *Physokermes piceae* (Schr.), *Quadraspidiotus gigas* (Th. et Gern.) и *Lepidosaphes ulmi* (L.).

Проанализировав всю группу кокцид, обнаруженных в условиях Кавказских Минеральных Вод, и видовой состав пород, пронзрастающих в городских уличных и парковых насаждениях, можно отметить следующее.

1. Кокцидофауна декоративных насаждений Кавказских Минеральных Вод сформирована под воздействием специфического микроклимата и состава кормовых пород кокцид каждого города. По содержанию и вредоносности выделяется фауна кокцид Кисловодска.

2. На распространение червецов и щитовок оказывают влияние экологические условия, изменяющиеся в зависимости от высоты над уровнем моря, и видовой состав кормовых растений кокцид. Большая роль в расселении червецов и щитовок принадлежит деятельности человека, связанный с перевозками живых растений при закладке новых площадей.

3. Видовой состав кокцид в энтомокомплексах зеленых насаждений во многом типичен для всех городов. Наиболее агрессивны на лиственных породах *Lepidosaphes ulmi* (L.), *Quadraspidiotus gigas* (Th. et Gern.), *Quadraspidiotus perniciosus* (Comst.) и *Sphaerolecanium prunastri* (Tonsc.).

Хвойные породы повреждают *Nuculaspis abietis* (Schr.), *Anamaspis lowi* (Colvée) и *Carulaspis juniperi* (Bouche).

4. В исследуемой зоне в основном доминируют полифаги и олигофаги. Поэтому необходимо особенно внимательно

относиться к проверке зараженности посадочного материала этими опасными вредителями и к своевременному осуществлению мер по их уничтожению, чтобы не допустить перехода вредителей на другие, еще не зараженные породы.

Л и т е р а т у р а

- Борхсениус Н. С.**, 1934. Обзор фауны кокцид Черноморского побережья Кавказа. Изд. Наркомзм АССР, Сухуми.
- Борхсениус Н. С.**, 1936. К фауне червецов и щитовок (*Coccoidea*) Кавказа. Труды Краснодарского с/х ин-та, вып. 4, Краснодар.
- Борхсениус Н. С.**, 1939. К фауне червецов и щитовок (*Coccoidea*) Кавказа. Изд. «Защита растений», сб. 18.
- Борхсениус Н. С.**, 1947. Червецы культурных растений Кавказа. Тезисы докладов XVI Пленума Всесоюзной акад. с/х наук имени В. И. Ленина, т. 2, Тбилиси.
- Борхсениус Н. С.**, 1963. Практический определитель кокцид культурных растений и лесных пород СССР. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Борхсениус Н. С.**, 1966. Каталог щитовок мировой фауны. Изд. «Наука», М.—Л.
- Гавалов И. И.**, 1932. Материалы к изучению червецов Кавказского края. Труды Сев. Кав. ин-та специальных и технических культур, т. 1, вып. 3, Краснодар.
- Гавалов И. И.**, 1935. Предварительный обзор садовых и лесных червецов и щитовок (*Coccoidea*) Азово-Черноморья, Северного Кавказа и Дагестана. Труды Краснодарского с/х ин-та, вып. 7, Краснодар.
- Кириченко А. Н.**, 1936. Распределение в СССР кокцид (*Hemiptera, Coccoidea*), с точки зрения зоогеографии и экологии. Изд. «Защита растений», сб. 9.
- Хаджибейли З. К.**, 1950. К фауне червецов и щитовок (*Coccoidea*) лесов Восточной Грузии. Изд. АН ГССР, Тбилиси.
- Хаджибейли З. К.**, 1956. Кокциды (*Hemiptera, Coccoidea*), вредящие дубам в Грузии. Изд. АН ГССР, т. 35, вып. 1, М.—Л.
- Хаджибейли З. К.**, 1959. Особенности фауны кокцид темнохвойных лесов Грузии. Сообщения АН ГССР, т. XXIII, вып. 5.
- Хаджибейли З. К.**, 1963. Новые виды червецов и щитовок (*Hemiptera, Coccoidea*) фауны Грузии. Труды ин-та защиты растений, т. XV, Тбилиси.
- Лозовой Д. И.**, 1948. Вредные насекомые парковых насаждений г. Тбилиси. Вестник Тбилисского ботанического сада, Тбилиси.
- Тер-Григорян М. А.**, 1954. Кокциды зеленых насаждений Еревана и Ленинакана. Известия АН Арм. ССР, т. VII, вып. 3.
- Тер-Григорян М. А.**, 1962. Кокциды лесов Армении. Изд. АН Арм. ССР, вып. 12, Ереван.
- Чумакова Б. М.**, 1961. Паразиты вредных кокцид Кабардино-Балкарии (*Hymenoptera, Chalcidoidea*). Изд. АН СССР, т. XI, вып. 2, М.—Л.
- Гордеева К. И.**, 1962. Изучение паразитов кокцид в Ставропольском крае. Сб. работ Центральной карантинной лаборатории, вып. 12.
- Кузнецов Н. Н.**, 1965. Кокциды, повреждающие хвойные породы в горах Крыма, и меры борьбы с ними. Тезисы докладов на 1-м респ. совещании. Ереван.
- Кузнецов Н. Н.**, 1966. Кокциды — вредители хвойных. Журн. «Защита растений», 7.

ОХРАНЯЕМАЯ ТЕРРИТОРИЯ И РАЗВИТИЕ КОЛОНИЙ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

Наличие охраняемой территории у муравьев *Formica* было впервые описано Элтоном (Elton, 1932). Охраняемая территория определялась как система, регулирующая численность животных, не имеющих врагов или же сравнительно гарантированных от них (Элтон, 1934). Такая территория выявлена к настоящему времени у всех видов *Formica* s. str., а также у видов подрода *Captoformica* и у *F. cinnerea* (Длусский, 1965). В стабильных условиях охраняемая территория совпадает с кормовым участком, однако при резком увеличении количества пищи в насаждении размеры кормового участка могут временно уменьшаться, как это наблюдалось Берндтом в очаге сосновой пяденицы *Vipalus riparius* L. (Berndt, 1934). Проведенные различными методами исследования характера использования муравьями охотничьих угодий дали близкие результаты (Нибер, 1965, Стебаев, 1967). Охраняемая территория, используемая семьей муравьев, и ее структура довольно стабильны, при этом наиболее постоянны элементы, связанные с колониями тлей. Постоянство кормовых дорог, ведущих к таким колониям, даже в мелких деталях прослежено у муравьев *F. polyctena* в течение тридцати лет (Stäger, 1937). Охотничьи дороги чаще меняют свои направления. Форма и размеры охраняемой территории зависят также и от наличия конкурирующих семей того же или других видов муравьев и изменений в соотношении сил этих семей (Длусский, 1965).

Однако до последнего времени остается практически не изученным вопрос об использовании охраняемой территории семьями одной колонии. Охраняемая территория постоянно связана с ходом филогенеза семей и колоний муравьев, определяет возможности их развития. Она перераспределяется в процессе жизни колонии, что отражает изменение отношений между отдельными семьями, соотношение сил и перспективы развития каждой отдельной семьи и целых популяций. Эти вопросы и явились предметом данной работы.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основой работы послужили периодически картируемые в течение двух лет комплексы естественных гнезд *F. lugubris* и *F. aquilonia* в Верхне-Клязьминском лесничестве Солнечногорского леспромхоза Московской области. Картировалось расположение гнезд и дорог, деревьев с колониями

тлей, растительных формаций. Прямыми наблюдениями определялись границы охраняемых территорий отдельных семей и колоний. При определении границ кормовых участков использовались принадлежность деревьев с колониями тлей, расстояние вынесенных пустых коконов от гнезда, ширина обменно-кормовых дорог и плотность находящихся на них муравьев. Применялось групповое мечение отдельных каст рабочих (фуражиров, рабочих-носильщиков, сборщиков пади и т. д.). В некоторых случаях для определения взаимоотношений семей производилось мечение рабочих муравьев в пограничных зонах. При работе по определению прерывистости территории было применено фотографирование на специально подготовленных площадках. Для выяснения характера взаимоотношений семей в колониях периодически производились учеты обменов на контрольных площадках. Качественные сдвиги внутри колоний оценивались по результатам периодической таксации гнезд (диаметр гнездового вала — Дв, диаметр купола — Дк, высота гнезда — В), изменению охраняемых территорий и структурных элементов внутри них, а также по характеру отношений между рабочими из разных семей.

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ

Для выяснения влияния территориальной конкуренции на развитие муравьиных колоний нами рассматриваются три возможных варианта их существования: при отсутствии конкуренции, при наличии таковой и в условиях территориальной блокады.

Развитие колонии при отсутствии территориальной конкуренции. Примером, когда территориальная конкуренция отсутствует, может служить колония СА-3 в квартале 22 Верхне-Клязьминского лесничества (Рис. 1). Материнский муравейник *F. aquilonia* А-3 имеет единственный отводок, удаленный от него на расстояние 110 м. Иных гнезд *F. aquilonia* или других видов *Formica*, оказывающих воздействие на данную колонию, в насаждении нет. Муравьи могли свободно избирать места поселения и ориентировать дороги. Отводок А-2 в течение всего летнего сезона 1966 г. был связан с материнским гнездом оживленной обменно-кормовой дорогой, по которой осуществлялась переноска самок, рабочих и молоди, а также транспортировались падь с расположенных вдоль дорог деревьев и строительный материал.

В июне—августе 1966 г. нами определялась принадлежность данной дороги. В качестве показателей были использованы различные характеристики, непосредственно связанные со статусом охраняемой территории у рыхих лесных

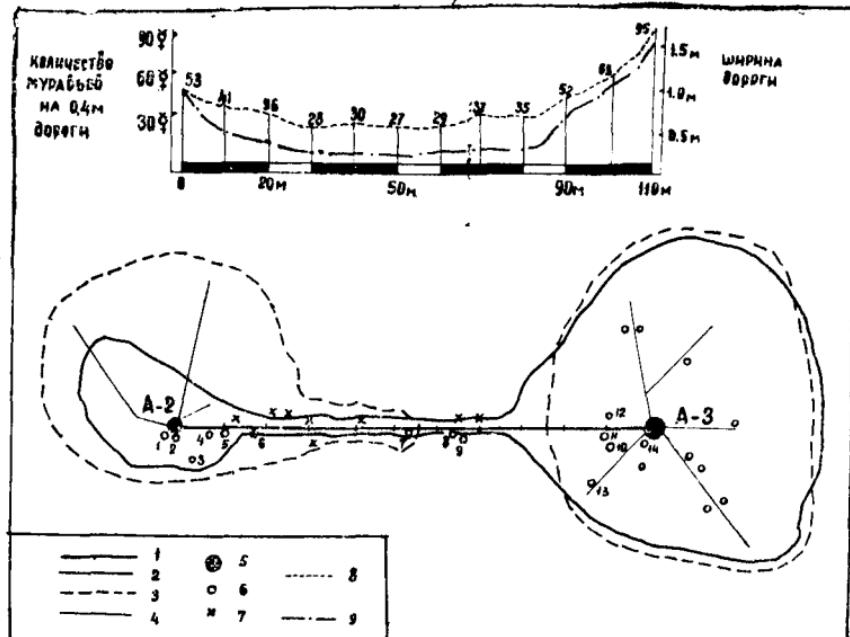


Рис. 1. Развитие колонии рыжих лесных муравьев (*Formica aquilonia* Yarrow) при отсутствии территориальной конкуренции (Верхне-Клязьминское лесничество, квартал 22):

(Верхне-Клязьминское лесничество, квартал 22):
 1 — обменно-кормовая дорога в 1966 г.; 2 — границы охраняемых территорий 6—8 августа 1966 г.; 3 — границы охраняемых территорий 12—15 августа 1967 г.; 4 — кормовые дороги; 5 — гнезда *F. aquilonia* Yarrow; 6 — деревья с колониями тлей; 7 — гнезда *Myrmica rubra* L.; 8 — количество рабочих муравьев на обменно-кормовой дороге 22/VIII 1966 г.; 9 — ширина обменно-кормовой дороги 22/VIII 1966 г.

муравьев. Дополняя друг друга, эти характеристики дали четкую картину взаимоотношений семей и использования ими территории. Наиболее заметным показателем принадлежности участка к тому или иному гнезду является посещение муравьями деревьев с колониями тлей. Поднимающиеся на деревья тропы обязательно ориентированы муравьями на свое гнездо, и в первом приближении кормовые участки были определены по ним. В случаях, когда потребовалось дополнительное подтверждение принадлежности деревьев к тому или иному гнезду, производилось мечение сборщиков пади и прослеживались направления их движения в нагруженном состоянии (у деревьев 7, 8, 9). Случаев совместного использования колоний тлей муравьями обоих гнезд в данном случае обнаружено не было. Муравьи отводка посещали тлей на деревьях 1—6, сборщики пади материинской семьи — на деревьях 7, 8, 9 и других, расположенных вокруг своего гнезда. Пустые коконы муравьи выно-

сят за пределы гнездового участка (Длусский, 1965). Прямые наблюдения показали, что рабочие муравьи из отводка выносили пустые коконы на расстояние 16—18 м от гнезда (в направлении к гнезду А-3). Рабочие материнской семьи выносили коконы к 85—87 м обменно-кормовой дороги. Учет направления переносов строительных материалов (еловой хвои) показал, что в гнездо А-2 хвою доставляют с отрезка 0—30 м, а в гнездо А-3 с отрезка 85—110 м обменно-кормовой дороги. При этом отмечены случаи, когда возвращающиеся с падью рабочие по дороге схватывают хвоинки или другие мелкие строительные материалы и приносят их в гнездо, совмещая таким образом функции сборщиков пади и строителей. На отрезке 20—60 м обменно-кормовая дорога проходит между группами гнезд муравьев *Mutilla rubra* L. Этот вид является конкурентом *Formica*, и его гнезда обычно вытесняются последними на окраины охраняемых территорий и в нейтральные зоны. Здесь ближайшие из гнезд *Mutilla rubra* L. находятся на расстоянии 20—40 см от дороги. Проходящие по дороге муравьи и сходящие с нее разведчики безразличны по отношению к встречающимся муравьям *Mutilla*.

Приведенные выше данные хорошо накладываются на кривую ширины дороги. Из графика (рис. 1) видно, что на участке 12—90 м ширина дороги почти не меняется. Имеются лишь небольшие колебания, связанные с неровностями микрорельефа и характером растительности. Муравьи идут на этом участке строго параллельными рядами, в основном это рабочие, занятые обменными операциями. С дороги сходят только отдельные особи, но и они не удаляются от нее более чем на 1 м, быстро возвращаясь обратно. Следует отметить, что интенсивность посещения муравьями тлей на деревьях 7, 8, 9 была невелика и не сказывалась на общей картине движения по дороге. Максимальная дневная охраняемая территория обоих гнезд определялась прямым наблюдением, каждая из проведенных границ — средняя из результатов наблюдений, проведенных в последующие 3 дня. Колебания между этими величинами были невелики. Мечение на дороге показало, что связь между гнездами осуществляется довольно постоянной группой рабочих муравьев, которая не проникает на территорию чужого гнезда.

22 августа 1966 г. на двенадцати заранее подготовленных контрольных площадках было произведено фотографирование с целью одновременного определения количества рабочих на различных отрезках дороги. Контрольные площадки размером $0,6 \times 1,0$ м расчищались, выравнивались и покрывались песком. Первая и двенадцатая площадки были устроены возле гнезд, а остальные десять распределены по дороге с десятиметровым интервалом. Муравьи возобновили

нормальное движение через 1,5—2,0 часа. Процесс съемки занял менее 10 мин., в течение которых не произошло никаких температурных колебаний и смены погоды, так что результаты можно считать одновременными. По полученным кадрам подсчитывали количество внешних рабочих, не подразделяя их по направлениям движения. Внутренние рабочие и личинки, переносимые из одного гнезда в другое, не учитывались, так как их количество примерно равно. Полученная кривая изображена на рис. 1. На отрезке 25—65 м количество муравьев было одинаковым (27—30 особей на 0,4 м длины дороги). Число рабочих муравьев, оказавшихся на двадцатом, семидесятом и восьмидесятом метрах, отличается от предыдущего за счет сборщиков пади, обслуживающих деревья 6, 8 и 9. Все приведенные выше данные говорят о том, что материнская семья и отводок используют участки, не только обособленные, но и пространственно удаленные друг от друга, а участок обменно-кормовой дороги с 20 по 90-й метр помимо обменной функции не несет почти никакой нагрузки.

В конце сезона связь между материнской семьей и отводком ослабла, массовые осенние обмены в колонии не были проведены. Весной дорога, связывающая гнезда, не восстановилась. Гнезда имели теперь примерно равные размеры. В августе 1967 г. границы охраняемых территорий обоих гнезд определялись повторно. Материнская семья владела участком, практически не отличающимся от прошлогоднего. Сохранились все кормовые дороги и колонии тлей (последние за исключением колоний на деревьях 7, 8, 9). Кормовой участок отводка вырос в несколько раз. Муравьи проложили несколько новых дорог к новым колониям тлей. Сохранилось несколько колоний тлей и вдоль старой дороги (деревья 4, 5, 6, единичные муравьи из отводка стали посещать дерево 7). Отрезок дороги 0—40 м, прилегающий к бывшему отводку, сохранился и функционировал весь сезон 1967 г. как кормовая дорога, примыкающая к нему используемая территория расширилась и наметились две новые дороги в близких направлениях. В то же время полностью выпал отрезок дороги 60—90 м, примыкающий к материнскому гнезду, где в 1966 г. наблюдалась одинаковая плотность потока рабочих муравьев и ширина дороги.

Развитие колонии в условиях территориальной конкуренции. Семья муравьев *F. lugubris* Л-7 (Дк=2,0 м, В=0,8 м), расположенная в квартале 21 Верхне-Клязьминского лесничества, летом 1966 г. имела три отводка (Л-1, Л-2, Л-3) и три кормовые почки (ПК-4, ПК-5, ПК-6). Колония находится в однородных условиях обитания (ельник-кисличник, 50 лет, полнота 0,7). С юга, востока и юго-запада подопытная колония ограничена территориями других семей *F. lugubris*, а

с запада колонией *F. aquilonia*. Единственным направлением свободного развития колонии в 1966 г. оставалось северное. (Рис. 2).

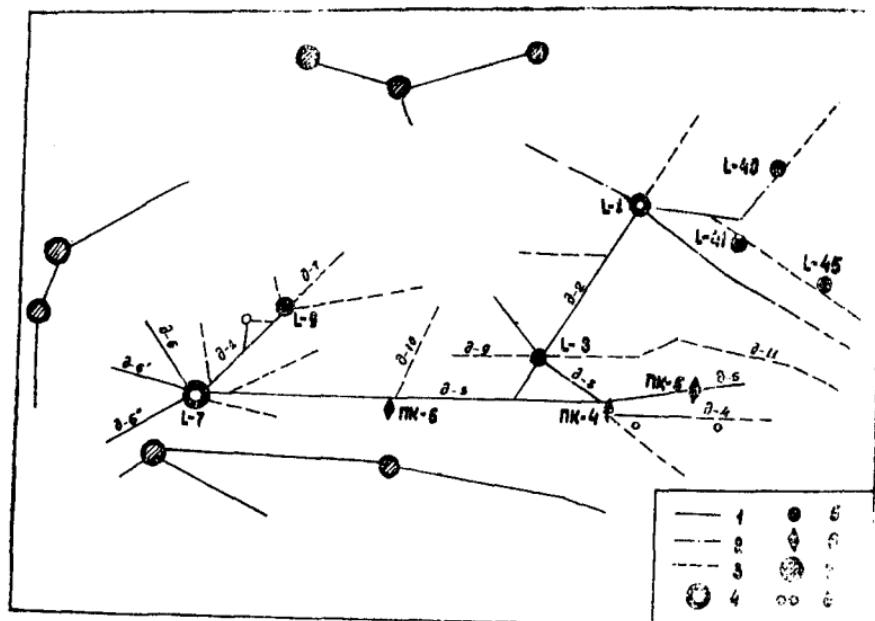


Рис. 2. Развитие колонии рыжих лесных муравьев (*Formica lugubris* Zett.) в условиях территориальной конкуренции (Верхнеклязьминское лесничество, квартал 21):

1 — дороги, имевшиеся к августу 1966 г.; 2 — дороги, проложенные в августе—сентябре 1966 г.; 3 — дороги, проложенные в 1967 г.; 4 — материнские гнезда; 5 — отводки; 6 — кормовые почки; 7 — гнезда других колоний; 8 — деревья с колониями тлей (отмечены только упоминающиеся в тексте)

Отношения между семьями в колонии в 1966 г. были различными. Кормовые почки (ПК-4: $D=0,45$ м; $B=0,3$ м; ПК-5: $D=0,6$ м, $B=0,35$ м; ПК-6: $D=0,45$ м, $B=0,3$ м) не имеют собственной территории (Захаров, 1967). Фуражиры материнской семьи доминируют на прилегающих дорогах и деревьях. Все население кормовой почки составляют почти исключительно внешние рабочие, принесенные сюда весной и возвращаемые в материнское гнездо осенью. Характерно, что дороги, идущие через кормовые почки, являются продолжением кормовых дорог материнского гнезда. Вопрос о месте кормовых почек в жизни колонии остается пока открытым.

Семьи Л-7 и Л-9 производили постоянные обмены молодью и внутренними рабочими, фуражиры материнской семьи появлялись на территории западнее отводка Л-9 и доставляли в материнское гнездо добычу. Сборщики пади

из гнезда Л-7 эксплуатировали колонии тлей около гнезда Л-9, размеры которого были в это время такими: $D_k=0,9$ м, $B=0,5$ м. Между кормовыми участками семей Л-7 и Л-9 не было разрыва, а пустые коконы выносились из гнезда Л-7 за гнездо Л-9.

Отсутствовал разрыв между территориями материнского гнезда и более взрослого отводка Л-3 ($D_v=1,3$ м, $D_k=1,0$ м, $B=0,5$ м). Но здесь уже в 1966 г. имелось три существенных отличия от предыдущей обменной пары. Отводок отделялся от материнского гнезда кормовой почкой ПК-6, участвовал в «совладении» кормовыми почками ПК-4 и ПК-5 и был промежуточным звеном в серии Л-7; Л-3; Л-1. Фуражиры из материнского гнезда не проходили западнее гнезда Л-3, а на дорогу Д-2 выходили только особи, связанные с обменом. Колонии тлей на деревьях, расположенных у дорог Д-4 и Д-5, посещались муравьями из обеих семей с преобладанием рабочих из материнского гнезда. Соотношение количества фуражиров на дорогах Д-8 и Д-3 около ПК-4 в июле 1966 г. равнялось 1:6.

На ином уровне находились отношения между материнской семьей и отводком Л-1. По дороге Д-2 летом 1966 г. не производилось переносов молоди и рабочих, а лишь осуществлялся незначительный пищевой обмен. В первых числах августа и эта связь прекратилась. К этому времени отводок Л-1 ($D_v=1,6$ м, $D_k=1,1$ м, $B=0,8$ м) представлял собой уже взрослый муравейник с развитым валом и остроконическим куполом. В отличие от гнезд Л-9 и Л-3 у него имелась сеть дорог, проложенных в независимых от материнского гнезда направлениях, а размеры охраняемой территории достигли 0,4 га. Фуражиры из отводка Л-1 начали собирать добычу и охотиться за насекомыми на дороге Д-2, заняв около 1/3 ее длины. После отделения отводка этот отрезок стал кормовой дорогой семьи Л-1, а уже в конце августа 1966 г. семья Л-1 образовала свой первый отводок Л-40.

В 1967 г. отводки значительно выросли и окрепли (Л-9: $D_v=1,7$ м, $D_k=1,2$ м, $B=0,6$ м; Л-3: $D_v=1,8$ м, $D_k=1,45$, $B=0,65$ м), в то время как размеры материнского гнезда остались прежними. В сентябре 1967 г. семья Л-1 образовала еще два новых отводка Л-41 и Л-45. Изменилось соотношение сил подросших отводков и материнской семьи, изменился характер их отношений, произошел новый передел территории внутри колонии. Продолжала бурно развиваться сеть дорог. Наиболее сильный отводок Л-3 прекратил в 1967 г. обмен особями с материнской семьей. Все лето сохранялась очень узкая дорога с незначительным пищевым обменом. Осенний массовый обмен между семьями Л-7 и Л-3 не состоялся. Отводок Л-3 перехватил «инициативу» на дорогах

Д-4 и Д-5. Теперь дорога Д-8 стала самой оживленной и широкой в колонии, в то время как дорога Д-3 пришла в упадок. В июле 1967 г. соотношение фуражиров на дорогах Д-8 и Д-3 около ПК-4 составляло 13:1 уже в пользу гнезда Л-3. Соответственно и основная масса добычи с этого участка стала поступать в гнездо Л-3. Кроме того, этот отводок проложил две новые дороги: Д-11 длиной 65 м и, что особенно важно, дорогу Д-9. Эта дорога направлена в глубь территории, ранее принадлежавшей гнезду Л-7. Как бы в ответ на это, материнская семья проводит дорогу Д-10, предупреждающую дальнейшую экспансию отводка в южном направлении. Между дорогами Д-10 и Д-9 возникло нейтральное пространство. Нейтральные пространства отмечены и между кормовыми участками гнезд Л-1, Л-3, Л-9, Л-1. Произошли изменения и на дороге Д-1. Отводок Л-9 проложил новые дороги, усилил дорогу Д-7. Фуражиры из материнского гнезда уже не пропускаются на охотничьи дороги отводка, а добыча поступает отсюда только путем обменов. Теперь уже фуражиры из дочерней семьи охотились и вдоль десятиметрового отрезка дороги Д-1. Граница пролегла здесь возле кручиной ели, на разных ветвях которой разместились колонии тлей, принадлежащие каждой из семей. При этом по дереву с противоположных сторон пролегли две отдельные дороги. А между тем, все лето семьи осуществляли интенсивный обмен особями, завершившийся массовыми осенними переходами, что является признаком прочных колониальных связей между семьями (Мариковский, 1962). Параллельно с изменениями, произошедшими в колонии за 1967 г., отмечено резкое увеличение по сравнению с 1966 г. количества деревьев с колониями тлей на участке, оставшемся во владении материнской семьи.

Развитие колоний в условиях территориальной блокады. На рис. 3. изображена часть естественной популяции *F. ligubris* в квартале 40 Верхне-Клязьминского лесничества. С юга распространение муравьев определяется границей леса, с востока — заболоченной низиной. Муравьи обитают в средневозрастном разнополнотном ельнике-зеленомошнике с развитым подростом и подлеском. Рассматриваемая часть популяции состоит из восьми колоний и двух одиночных семей (гнезда 121 и 133). Наиболее сильными семьями в популяции являются семьи 121, 127, 131, 143, 144. Семьи 130, 138, 140, 146, 153 представляют собой отводки, семьи 139, 122, 123 — взрослые отводки, а семья 133 — отделившийся отводок семьи 143. Дороги семьи 144 и семьи 129 преградили путь остальным колониям на запад, а семьи 131 и 135 со своими отводками закрыли возможности расселения в северном направлении. Внутри образовавшегося таким образом участка расположено семь взрослых семей,

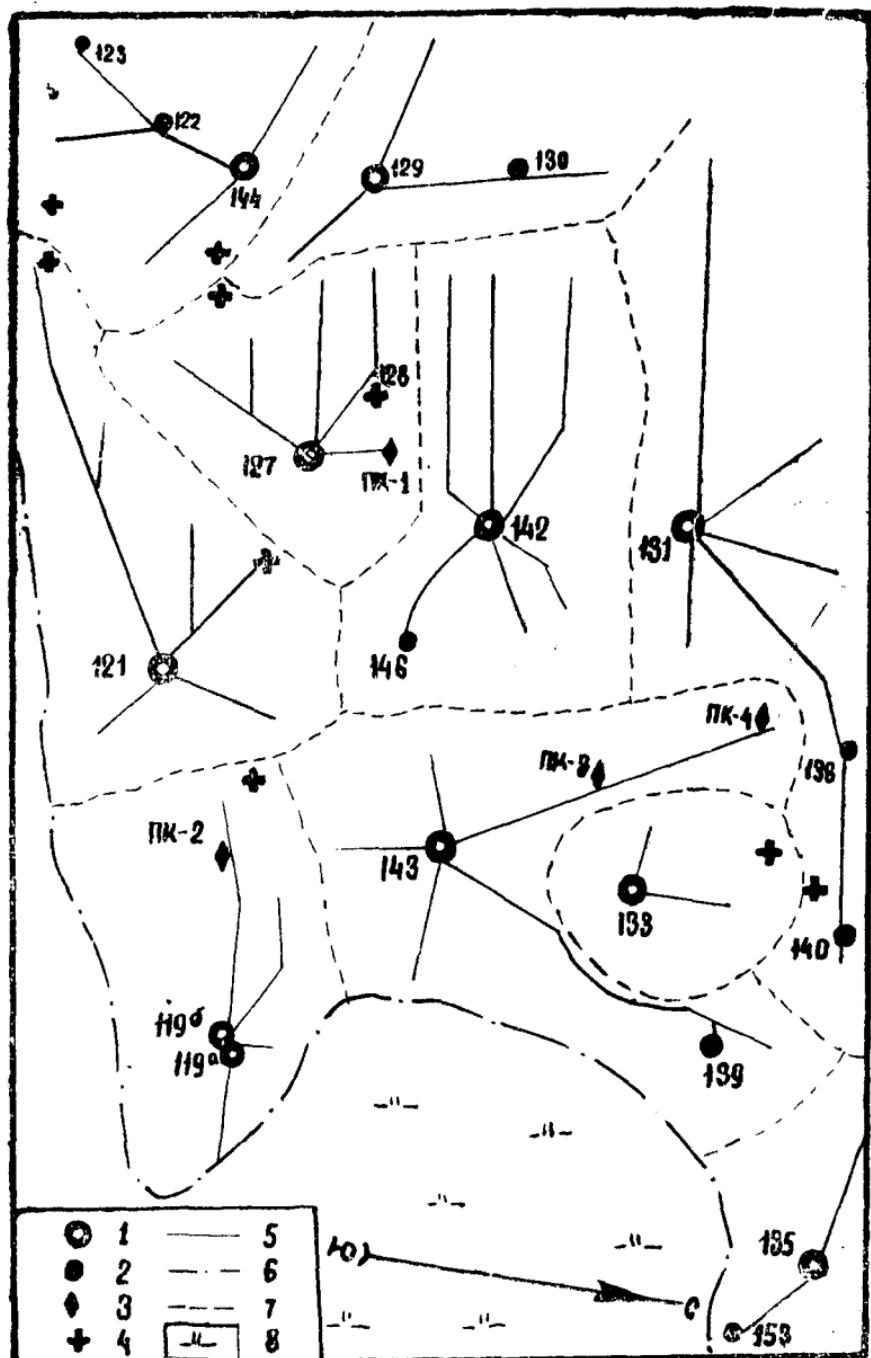


Рис. 3. Развитие колоний в условиях территориальной блокады (*Formica lugubris* Zett.), Верхне-Клязьминское лесничество, квартал 40:

1 — взрослое гнездо; 2 — отводок; 3 — кормовая почка; 4 — брошенное гнездо; 5 — муравьиные дороги; 6 — граница участка, заселенного муравьями; 7 — границы охраниемых территорий (предены по середине нейтральных пространств); 8 — заболоченный участок

два отводка и четыре кормовых почки. В четырех окружающих колониях четыре взрослых семьи и шесть отводков, два из них были основаны в 1967 г. На территории «запертых» колоний расположено девять брошенных гнезд — на участке, немного превышающем 1 га. Последнее из них (128) было брошено весной 1967 г. Показательно и сравнение годового прироста в каждой из групп. Суммарный диаметр гнезд внешней группы составлял в 1966 г. 1105 см, а в 1967 г. увеличился до 1250 см, т. е. более чем на 10%. За это же время суммарный диаметр гнезд внутренней группы уменьшился с 1290 до 1240 см — на 4%. Параллельное расположение дорог гнезд 121, 127, 142 свидетельствует о максимальном использовании этими семьями охотничих участков. По-видимому, борьба за охотничий угодья очень острая. О постоянном давлении на территорию конкурента говорит и изгиб дороги 131—138 в районе кормовой почки ПК-4. В этой же зоне находятся два брошенных гнезда, принадлежность которых теперь установить уже невозможно. Характерно, что и другие брошенные гнезда размещаются вблизи установившихся границ либо на нейтральных пространствах. Показательна судьба семьи 133. Отделившись от материнской колонии, она оказалась на участке менее 0,1 га. Имея здесь девять деревьев с колониями тлей, семья обеспечивает себя углеводным питанием, однако недостаток белковой пищи уже сказывается на ее состоянии. За два года гнездо не только не выросло, но и несколько осело, уменьшившись в размерах. Семья 133 еще борется за кормовую территорию, о чем свидетельствует, в частности, тот факт, что дорога 143—139 огибает его буквально по дуге (радиусом 11 м). Отмечены также столкновения муравьев из гнезд 133 и 143.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ НАБЛЮДЕНИЙ

Анализ результатов наблюдений в колонии СА-3 показывает, что кормовые участки отдельных семей этой колонии пространственно удалены друг от друга, т. е. здесь имеет место прерывистость территории. Гнездовые участки семей А-2 и А-3 с самого начала отдалены друг от друга и связаны лишь полосой обменно-кормовой дороги, которая не имеет других функций. Тот факт, что участок дороги, прилегающий к материнскому гнезду сразу после отделения отводка был брошен, говорит о малости его кормового значения для материнской семьи. Отводок, созданный на небольшом плацдарме вне кормового участка материнского гнезда, в дальнейшем сам осваивает новую территорию. Следовательно, в первом случае образование отводка свя-

зано с расселением вида и не ущемляет в дальнейшем интересов материнской семьи. Здесь не происходит передела территорий, и материнская семья имеет возможность нормально развиваться и образовывать новые отводки в новых направлениях. В то же время удаленность отводка и прерывистость охраняемых территорий в колонии способствуют, вероятно, более быстрому отчуждению дочерней семьи.

При наличии конкурирующих семей и колоний формирование отводков происходит в условиях территориальных и пищевых ограничений. Это приводит к более разнообразным взаимоотношениям между семьями, усложнению структуры колонии. Материнская семья вынуждена создавать отводки на окраинах своего кормового участка. Пока отводок мал и не имеет собственной охраняемой территории, это не сказывается на эргономике материнской семьи. Однако в дальнейшем он имеет возможность вытеснить материнский муравейник с кормового участка, что и наблюдалось во втором случае (гнезда Л-7 и Л-3). Развитие индивидуальных охраняемых территорий внутри колоний связано с ростом отводков и приводит к ускорению процесса фенотипического отдаления семей. Острая территориальная конкуренция, происходящая при наличии обменных отношений внутри колонии и даже совместного использования некоторых охотничьих угодий, свидетельствует о существовании сложного и пока еще не изученного механизма регуляции взаимоотношений семей в колонии. Продуцирование отводка приводит в конечном счете к самоизоляции материнской семьи, потере ею источников пищевых ресурсов. Действительно, после утраты отводка Л-1, семья Л-7 имеет единственный выход на север (рис. 2). Развитие ее отношений с отводком Л-3 дает основания полагать, что вскоре произойдет и его отделение от материнской колонии. И тогда у муравейника-Л-7 останется территория, используя ресурсы которой, он вряд ли сможет основывать и выращивать новые отводки. Семья Л-7 отреагировала на уменьшение охотничьего участка созданием новых колоний тлей, обеспечивая себя углеводным питанием. Однако получить дополнительную белковую пищу она не в состоянии. Вытекающее отсюда изменение пищевого баланса отрицательно сказывается на состоянии муравейника (Otto, 1962). Из-за недостаточности белкового питания семья не сможет продуцировать нужное количество молоди, чтобы расти и успешно конкурировать с другими семьями и колониями. Изменяется соотношение рабочих каст, муравьи утрачивают былую агрессивность. Семья останавливается в развитии, приходит в упадок.

Отсутствие возможностей к расселению обрекает муравейник на вырождение. Может оказаться, что семья попадает

в такие условия с начала своего самостоятельного существования (гнездо 133, рис. 3). Причиной блокады, помимо внутриколониальных причин, могут явиться межколониальная конкуренция и особенности условий обитания семей. Анализируя колонии *F. lugubris* в квартале 40, интересно отметить наличие у большинства колониальных муравейников внутренней группы гнезд, кормовых почек и отсутствие таковых у семей внешней группы. Однако это единичное наблюдение не может служить основанием для каких-либо выводов в этом направлении.

Нехватка охотничьих угодий обуславливает острую борьбу между муравейниками, истощающую конкурентов (Мариковский, 1962).

Таким образом, развитие семьи рыжих лесных муравьев, кроме внутренних факторов, определяется пищевыми ресурсами кормового участка муравейника и условиями территориальной конкуренции. Это дает возможность регулировать развитие и расселение муравьиных колоний и целых популяций путем их периодического изреживания, предупреждая перенаселение и вырождение муравейников.

ВЫВОДЫ

Развитие колонии рыжих лесных муравьев в значительной мере определяется условиями территориальной конкуренции. При отсутствии последней образование отводка связано с расселением вида. Обычно материнская семья вынуждена создавать отводки на окраинах своей охраняемой территории. Появление у подрастающих отводков собственной охраняемой территории приводит к острой конкурентной борьбе между семьями одной колонии. Изменение соотношения сил отдельных семей вызывает передел кормовых участков и отношений в колонии. Продуцируя в таких условиях отводки, материнская семья самоизолируется и приходит в упадок. Периодическим изреживанием в определенных пределах муравьиных колоний можно поддерживать популяцию в состоянии активного развития.

Литература

- Длусский Г. М., 1965. Охраняемая территория у муравьев. Журнал общей биологии, т. 26, вып. 4.
- Захаров А. А., 1967. О серийной структуре колоний рыжих лесных муравьев. «Муравьи и защита леса», Материалы симпозиума по использованию муравьев, М.
- Мариковский П. И., 1962. О внутривидовых отношениях рыжего лесного муравья. «Энтомологическое обозрение», т. 41, вып. 1.
- Стебаев И. В., 1967. Структура и организация охотничьей территории лугового и черноголового муравьев в степных ландшафтах Западной и Восточной Сибири. «Муравьи и защита леса», Материалы симпозиума по использованию муравьев, М.

Элтон Ч., 1934. Экология животных. Биомедиз, М.—Л.

Berndt G., 1934. Einige Beobachtungen über die Bedeutung von *Formica rufa* und *F. fusca* bei Ferkleutenkalamitäten — Forstarchiv, t. 10.

Elton G., 1932. Territory among wood ants (*Formica rufa*) at Picket Hill. — J. Animal. Ecol., b. 1.

Huber R., 1965. Untersuchungen zur «Repräsentanz» und Einstellung der Waldameisen (Form., Hym., Ins.). — Collana Verde, Roma.

Stäger R., 1937. Topographische Konstanz der Straßen bei *Formica rufa-pratensis*. — Mitt. Schweiz. Entom. Ges., t. 16.

Otto D., 1962. Die roten Waldameisen. Wittenberg Lutherstadt.



Е. Г. МОЗОЛЕВСКАЯ, Л. К. НОВИКОВА

ЛЕСОХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЗВЕЗДЧАТОГО ТКАЧА-ПИЛИЛЬЩИКА В БУЗУЛУКСКОМ БОРУ

Лесохозяйственное значение вредителя определяется размером и длительностью действия его очагов, степенью и характером повреждения насаждений, влиянием его на состояние, прирост и плодоношение насаждений, их устойчивостью, ценностью и значением.

В настоящей статье рассматривается вредоносность звездчатого ткача-пилильщика (*Acantholyda posticalis* Mats. (*pemoralis* Thom.) в условиях Бузулукского бора, ценнейшего островного лесного массива на юго-востоке европейской степной зоны. Очаги ткача изучались нами в 1965—1967 гг. В работе использованы также данные надзора за очагами ткача лесопатологов Управления лесного хозяйства «Бузулукский бор» И. Е. Клюшиной и И. С. Чумаковой, которым авторы приносят глубокую благодарность за содействие и помощь в работе.

О вредном влиянии звездчатого ткача говорят все исследователи, изучавшие его очаги. Имеются данные о потерях прироста и плодоношения насаждений и степени их усыхания в очагах ткача. В условиях Бузулукского бора этот вопрос изучался А. И. Воронцовым (1959, 1963). Однако существующие материалы о вредоносности ткача представляются нам недостаточными и часто противоречивыми. Это объясняется тем, что большинство авторов рассматривает вредоносность ткача без учета сложной структуры его популяций в очагах (см. статью Л. К. Новиковой в настоящем сборнике). В литературе совершенно не описаны также особенности восстановления устойчиво-

сти поврежденных насаждений, схематично даны потери прироста, без учета индивидуальных особенностей роста сосны, последний вопрос представляет интерес и для проблемы хвоегрызущих насекомых в целом.

Очаги звездчатого ткача впервые обнаружены в Бузулукском бору в 1953 г. С тех пор они наблюдаются ежегодно, несмотря на активную истребительную борьбу с вредителем. Борьба проводится с 1954 г. путем химического опрыскивания, опрыскивания и аэрозольной обработки насаждений препаратами ДДТ и ГХЦГ в период лёта ткача и против личинок первых возрастов. Несмотря на высокую смертность вредителя в обрабатываемых очагах, в особенности в последние годы, при применении высокоцентрированных масляных растворов, площадь очагов ткача в бору остается значительной. Ее изменение за 14 лет показано в табл. 1.

Как видно из приведенных данных, вспышка массового размножения звездчатого ткача в Бузулукском бору длится уже 15 лет. Начиная с 1958 г. и по настоящее время площадь его очагов в бору ежегодно составляет более 1000 га. По длительности действия очагов и охвату площади насаждений в Бузулукском бору с ткачом не может сравниться ни один хвое-листогрызущий вредитель.

Анализируя приведенные в табл. 1 данные, можно заметить, что площади очагов в пределах лесничеств Бузулукского бора изменяются по определенной закономерности. Начинаясь на сравнительно небольшой площади, очаги растут, достигают максимума и затем в большинстве случаев постепенно снова уменьшаются. Этот период, по-видимому, зависит не только от закономерностей изменения численности самого вредителя и проводимых мер борьбы с ним, но и соответствует определенному возрастному этапу в жизни культур. Максимум роста площади очагов наблюдается при преобладании на территории лесничества культур в возрасте 12—18 лет.

В условиях Бузулукского бора ткач в естественных насаждениях очаги не образует. Отмечен только в культурах. Единичные повреждения сосен можно найти в культурах даже до их смыкания. Здесь их часто приписывают одиночному ткачу-пилицыщу (*Acantholyda hieroglyphica* Christ.). В годы наблюдения очаги звездчатого ткача отмечены в чистых сосновых культурах 12—22 лет, краткая характеристика исследуемых очагов приведена в табл. 2.

Следует добавить, что по способу производства характеризуемые культуры однородны. Все они созданы по сплошь подготовленной почве рядовой посадкой 2-летними саженцами (возраст культур нами посчитан от года создания), с числом посадочных мест 10—12 тыс. на га.

Таблица I

Площадь очагов звездчатого ткача-пилильщика в Бузулукском бору (в га) и ее изменения по годам

Лесничества	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967
Борское	50	50	60	50	120	117	120	100	155	77	76	—	—	—
Скобелевское	—	—	30	50	152	450	500	500	403	150	—	57	150	150
Петровское	—	—	—	10	26	120	16	200	132	130	4	—	—	—
Красно-Зорькинское	—	—	—	84	244	350	350	350	241	120	30	25	120	120
Комсомольское	—	—	—	—	—	30	30	—	99	163	16	33	—	—
Богатовское	—	—	—	—	—	6	16	16	31	4	—	—	—	—
Державинское	—	—	25	50	295	253	260	260	154	102	73	8	59	59
Заповедное	—	—	—	—	220	47	120	56	473	523	600	730	600	587
Боровое опытное	—	—	—	—	—	—	16	16	—	—	—	—	—	—
Широковское	—	—	80	100	129	288	290	200	113	92	307	83	73	73
Челюскинское	—	—	—	—	—	7	30	—	—	—	—	—	—	—
Итого по бору:	50	50	195	344	1186	1668	1433	1698	1801	1361	1106	936	1002	989

Таблица 2

Краткая характеристика очагов звездчатого ткача в бору в 1965—1967 гг.

№ пробы	Лесничество, квартал	Краткая характеристика культур и условий произрастания	Средн. д средн. II.	Годы и се- нье появле- ния
1	Красно-Зорькин- ское, 15	ЮС, 1954, рядов., IIб., пчв. супесч., М.	6 5,0	1965 — среди
1а	Красно-Зорькин- ское, 16	ЮС, 1954, рядов., IIб., пчв. супесч., М.	6 5,0	1965 — сильно 1966 — слабое 1967 — сильно
3	Скобелевское 2	ЮС, 1950, рядов., I—II, пчв. песч., свеж. Б.	8 4,9	1965 — сильно 1966 — слабое 1967 — сильно
3а	Скобелевское 20а	ЮС, 1949, площад., I, пчв. песч., свеж., Е.	8 6,0	1965 — сильно 1966 — среднее 1967 — сильно
5	Широковское 92	ЮС, 1945, рядов., I, пчв. темн.-сер. пески, З.	9 8,3	1965 — сильно 1966 — среднее 1967 — сильно
7	Заповедное 56	ЮС, 1953, рядов., II, пчв. слаб. гумус. пески, Б.	4 4,4	1965 — слабое, 1966 — местами 1967 — среднее
8	Заповедное 79	ЮС, 1953, рядов., II, пчв. слаб. гумус. пески, Б.	4 4,4	1965 — слабое, 1966 — местами 1967 — среднее
9	Заповедное 80	ЮС, 1953, рядов., II, пчв. слаб. гумус. пески, Б.	4 4,6	1965 — слабое, 1966 — местами 1967 — среднее

Условия произрастания сосновых культур в очагах характеризуются I—II классами бонитета, супесчаными и песчаными почвами. Типы леса разнообразны: Б (шистый сосняк пологих веходолмлений), Е (травяно-шистый сосняк), З (травяный сосняк пологих веходолмлений), М (дубово-липовый сосняк). Последнее, а также наблюдаемая ежегодно разбросанность очагов ткача в пределах территории бора (см. табл. 1) свидетельствуют о том, что трудно выделить предпочтаемые ткачом типы условий произрастания сосны. По-видимому, основное значение при выборе ткачом условий обитания в Бузулукском бору имеют состав, возраст, сомкнутость крон и искусственное происхождение насаждений.

Сравнивая экологические условия в очагах ткача в Бу-

зулукском бору с литературными данными по этому вопросу, можно сделать вывод о их большом разнообразии в пределах всего ареала ткача. Так, в СССР в Европейской части страны ткач занимает преимущественно сосновые культуры до 20-летнего возраста, а в Азиатской части — образует очаги в естественных сосняках разного возраста (Коломиец, 1967). В странах Европы ткач отмечен и в естественных и в искусственных сосняках разного возраста и разной экологической характеристики (Келер, 1957, 1964).

Приведенные данные свидетельствуют о широкой экологической пластиности ткача в пределах его обширного ареала, что является дополнительным доказательством большой вредоносности.

Как известно, для звездчатого ткача характерно наличие морфо-экологических форм и связанная с этим сложная структура погуляций в его очагах (Келер, 1964; Новикова, 1967). Различное соотношение ранней и поздней форм ткача, отличающихся между собой по срокам развития, образу жизни, характеру питания, генерации и устойчивости, обуславливает различный характер повреждения сосны и степень вредоносности ткача в разных очагах.

Ткач ранней формы (*A. posticalis* Müts. f. *praecox* W. K.) вылетает в первой декаде мая. Самки сразу же приступают к копуляции и яйцекладке и откладывают яички преимущественно на прошлогоднюю хвою в нижней части кроны (до 70%). Отродившиеся личинки в третьей декаде мая приступают к питанию на побегах текущего года, на которых к этому времени только начинается обособление и рост хвоинок. При этом из-за высокой смолистости еще полностью не обособившихся хвоинок наблюдалась, как правило, высокая смертность личинок первого возраста (от 20 до 50%). Сохранившиеся личинки ранней формы, уже начиняя с третьего возраста, переходят на питание однолетней хвоей и часто заканчивают его уже на двух-трехлетней хвое.

Массовый лёт самок поздней формы (*A. posticalis* Müt. f. *serotina* W. K.) происходит на исходе третьей декады мая. Для яйцекладки самки сразу же перемещаются в верхние части кроны, где откладывают яички на только что обособившиеся хвоинки текущего года. При этом период яйцекладки у них растянут, так как созревание яиц у самок происходит постепенно. Отрождающиеся личинки в первой-второй декадах июня приступают к питанию интенсивно растущей хвоей текущего года (завершение роста хвои происходит в третьей декаде июня). Смертность личинок первого возраста, вызванная пищевыми факторами, сравнительно невелика (до 8%). На соснах с нормально развитой кроной, не повреждавшихся в предыдущие годы, личинки поздней формы завершают свое развитие на хвое текущего года.

При недостатке пищи они переходят в 5—6 возрасте на хвою прошлых лет.

В связи с указанными особенностями яйцекладки и питания разных форм ткача в его очагах наблюдаются различные типы повреждения сосен, что было уже ранее отмечено нами (Новикова, Соколов, 1967). В очагах можно выделить три основные типа повреждения:

— дерево объедено с вершины (три верхние мутовки), на остальной части кроны повреждения единичны или отсутствуют;

— дерево объедено в нижней и частично в средней части (три-четыре мутовки), вершина обычно не тронута;

дерево объедено равномерно по всей кроне.

Первый тип повреждения характерен для ткача поздней формы, второй — для ранней формы, а третий может быть при наличии обеих форм или при высокой численности одной из них. Так, например, в очаге ткача в Скобелевском лесничестве в 1965 г. (проба № 3), где преобладал ткач поздней формы (67%), 40% деревьев были повреждены только с вершиной, 20% — полностью и 40% — частично по всей кроне.

Указания на различный характер повреждения ткачом крон сосны имеются в литературе (Воронцов, 1958; Федоряк, 1963; Коломиец, 1967), однако авторы не связывают это с наличием разных форм ткача в его популяциях.

Важно заметить, что реакция сосны на разный тип повреждения неодинакова. В 1966 г. нами прослеживалась индивидуальная судьба деревьев в очагах ткача, имевших различную степень и характер повреждения. Данные об этом приведены в табл. 3. Наблюдения проводились на пробе № 3, где в 1965 г. было сильное повреждение 15-летних культур сосны на площади около 6 га. Были подобраны средние по своим размерам деревья (диаметр 7 см, высота 6,3 м, число функционирующих мутовок 8—9, у опущенного дерева 11 мутовок). У всех моделей на протяжении с 9 мая по 30 июня через 1—5 дней измерялся текущий прирост побегов в высоту и отмечалось их состояние.

Как видно из табл. 3, наиболее ослаблены и усыхают в первую очередь сосны с сильной степенью объедания хвои по всей кроне (модели №№ 1, 2) и сосны с обесхвоянной вершиной (модели №№ 4, 5). Они раньше, чем неповрежденные деревья, тронулись в рост, успели развить небольшой прирост в высоту, но вскоре усохли и заселились стволовыми вредителями. Сосны, поврежденные в нижней и средней частях крон (модель № 8), сохранили жизнеспособность и развили значительный прирост по высоте.

Длина хвои текущего года у поврежденных в сильной степени сосен резко уменьшается по сравнению с нормаль-

Таблица 3

Рост и состояние сосны в очаге ткача

Характер повреждения кроны	Степень повреждения хвои в %	№ модели	Дата развертания почек	Длина		Состояние дерева в конце наблюдения
				текущего прироста в высоту, см	хвои текущего года, мм	
	90—100	1	9 мая	9,5	4	Усохло полностью к 5 июня, заселилось кошоедами.
Повреждена вся крона	До 70	2	12 мая	12,0	10	Усохло к 5 июня, нижние 2 мутовки сохранили хлоротическую хвою, не заселено.
	До 50	3	14 мая	20,0	45	Состояние удовлетворительное, не заселено.
Повреждены верхние 6 мутовок	До 100	4	12 мая	1,5	5	Усохло полностью к 25 мая, не заселено.
	До 100	5	14 мая	4,0	5	Вершина усохла к 23 мая, сохранившаяся хвоя хлоротическая, заселилось стволов. вредит.
Повреждены верхние 3 мутовки	До 50	6	16 мая	10,3	26	Ослабленное, хлоротическая хвоя по всей кроне, не заселено.
	До 30	7	18 мая	15,0	43	Состояние удовлетворительное, не заселено.
Повреждены нижние 6 мутовок	До 100	8	12 мая	16,0	79	Состояние удовлетворительное, не заселено.
Не повреждены, контроль: на опушке	0	9	12 мая	52,0	61	Состояние хорошее.
в насаждении	0	10	19 мая	32,0	48	»

ной (модель № 10). Однако у сосен с частично поврежденной хвоей длина хвои текущего года равна нормальной длине (модели №№ 3, 7) или превышает ее (модель № 8). Последнее связано, видимо, с большей освещенностью побе-

гов в разреженной кроне и лучшей их обеспеченностью питанием за счет меньшей массы хвои.

Как видно из приведенных данных, расположение поврежденных мутовок играет решающую роль в устойчивости дерева. Это связано в первую очередь с распределением массы хвои по кроне сосны в молодых сомкнутых культурах. Мы провели подсчет распределения веса хвои в пределах кроны не поврежденного модельного дерева на пробе № 3 (табл. 4).

Таблица 4

Распределение хвои в кроне неповрежденной 15-летней сосны (без учета старой хвои)

Части кроны	Сухой вес хвои в г		Общий вес хвои г/%
	текущего года	прошлого года	
Верхняя (1—3 мутовки)	104	221	325 31
Средняя (4—6 мутовки)	229	392	621 60
Нижняя (7—8 мутовки)	39	49	88 9
Итого: г/%	372 35	662 65	1034 100

Сопоставляя данные табл. 3 и 4, можно видеть, что уничтожение хвои на верхних шести мутовках (например, модель № 4) далеко не равнозначно уничтожению хвои на нижних шести мутовках (модель № 6). В первом случае дерево теряет 91%, а во втором — 69% хвои. Следует учесть также, что биологические функции хвои в разных частях кроны также неравнозначны. При потере хвои в верхней части кроны значительно сильнее нарушаются жизненные процессы дерева, чем при потере хвои в нижней части кроны. Оставшаяся в нижней части кроны хвоя, как правило, не спасает дерево от гибели, возможно даже ускоряет ее, так как способствует повышенной транспирации дерева в условиях недостаточного питания и фотосинтеза.

Изучение прироста сосен с различным характером повреждения в очагах ткача подтвердило приведенный вывод. В год повреждения (1967) сосны с полностью объеденной

кроной (на 70—80%) имели более высокий прирост по диаметру ($2,61 \pm 0,24$ мм), чем деревья с обесхвоянной вершиной ($1,86 \pm 0,02$), что само по себе кажется парадоксальным. Решить этот вопрос можно только после проведения специальных исследований физиологии поврежденного дерева.

Приведенные данные достаточны для того, чтобы сделать вывод о большей вредоносности ткача поздней формы, по сравнению с ткачом ранней формы, в связи с особенностями их яйцекладки и питания.

Имеются данные о влиянии листогрызущих насекомых разных фенологических групп на состояние и прирост насаждений (Воронцов, Иерусалимов, Мозолевская, 1967). Звездчатый ткач относится к группе вредителей, наносящих повреждения в начале и середине лета. До середины июня повреждение хвон в очагах ткача малозаметно. Обращает на себя внимание лишь некоторая уплотненность концевых побегов сосен, где в это время питаются личинки. Заметное повреждение крон наблюдается в период массового питания личинок третьего и старших возрастов в конце июня — начале июля. Наибольшая степень повреждения наблюдается в конце июля, когда личинки ткача обеих форм уходят в почву. Таким образом, сосняки становятся обесхвоянными примерно в середине наиболее жаркого периода и остаются в таком положении до весны следующего года. По времени и последствиям наносимого вреда звездчатого ткача можно сравнить с наиболее вредоносной в дубравах лесостепной и степной зоны дубовой хохлаткой (*Notodonta apers* Goeza).

В поврежденных насекомыми насаждениях резко изменяется световая обстановка и в связи с этим фитоклимат (Иерусалимов, 1967). Нами анализировался лишь температурный режим в очагах ткача, для этого были выбраны два участка: очаг (проба № 3) и неповрежденное насаждение, граничащее с очагом. На каждом из них были определены три станции, где установлены срочный, максимальный, минимальный термометры, расположенные на высоте двух метров. Кроме того, на всех станциях использовались почвенные термометры. Измерения температуры проводились в 1966 г. с 20 мая по 1 июня в период, когда сосны в очаге еще были обесхвояны. Результаты наблюдений представлены в табл. 5.

Как видно из табл. 5, температура в очаге во всех случаях, как правило, была значительно выше, чем в неповрежденном насаждении. Особенно велика разница в температуре на поверхности почвы. Совершенно очевидно, что нарушение температурного режима в поврежденном насаждении вызывает повышение температуры стволов и усили-

вает испаряемость с поверхности почвы и поверхности коры (Иерусалимов, 1967).

Таблица 5

Температура воздуха и почвы в поврежденных и неповрежденных ткачом сосновых культурах

I. За период с 20 по 25 мая

Место станции	Температура воздуха С°			Средняя температура почвы на глубине 5 см
	средняя	минимальная	максимальная	
Очаг ткача	22,6	7,6	30,2	12,2
Неповрежденное насаждение	20,3	4,8	26,2	9,0

II. За период с 26 мая по 1 июня

Место станции	Время суток	Температура С°		
		воздуха	на поверхности почвы	на глубине почвы 5 см
Очаг ткача	1	14,1	13,2	12,1
	13	32,0	41,0	14,0
	19	22,1	22,0	14,0
Неповрежденное насаждение	1	15,1	14,1	11,0
	13	30,2	30,2	13,0
	19	23,0	21,0	12,0

Ранее отмечалось, что в повреждаемых в Бузулукском бору сосновых культурах подлесок под их пологом, как правило, отсутствует. Это создает дополнительные трудности для жизни сосен в поврежденных насаждениях, лишая их стволы защитного отеляющего действия подлеска, как это было показано Е. Н. Иерусалимовым (1966) на примере очагов дубовой хохлатки.

Несмотря на потерю хвои и изменение фитоклимата в поврежденных ткачом насаждениях, в год повреждения его последствия малозаметны, это прослеживается и на ходе прироста насаждения и на общем состоянии поврежденных деревьев.

В год массового лёта ткача (1965) осенне обследование полностью обесхвояенных сосновых культур во всех очагах показало, что у большей части деревьев наблюдался хороший прирост в высоту, на конце завершивших рост побегов заложились смолистые крупные ростовые почки. Плодоношение в поврежденных насаждениях не отличалось от плодоношения вне очага, в 1965 г. оно не было массо-

вым. Сплошные перечеты деревьев по их состоянию (пробы №№ 3, За, 1) смогли выявить только разный характер повреждения крон, но среди осмотренных деревьев не было отмечено ни усыхающих, ни заселенных стволовыми вредителями (Новикова, Соколов, 1967). Это дало основание для оптимистического прогноза о состоянии поврежденных ткачом насаждений.

Измерение прироста в поврежденных насаждениях выявило следующее положение: прирост в высоту в год повреждения не отличался от неповрежденных однотипных насаждений. Прирост по диаметру уменьшился незначительно. Так, на пробе № 3 (18 модельных деревьев), прирост по диаметру и по высоте соответственно был равен:

в 1963 г. — 3,10 мм — 47,0 см
в 1964 г. — 3,12 мм — 46,5 см
в 1965 г. — 2,72 мм — 44,1 см.

Сопоставление этих данных с кривыми прироста по диаметру и высоте для сосновых культур Бузулукского бора показало, что изменение прироста в год первого сильного повреждения хвои не выходит за пределы обычных колебаний, и уменьшение прироста соответствует закономерному изменению его с увеличением возраста.

Это явление хорошо согласуется с особенностями роста молодых сосновых культур. Как известно, прирост в высоту и ранний прирост древесины по толщине ствola у сосны происходят почти одновременно в течение мая — июня. Так, закладка вершинной почки в сосновых культурах в 1966 г. наблюдалась в период с 20 по 25 июня, а в 1967 г. — с 18 по 21 июня. Ранний прирост древесины у 15—17-летних сосен в культурах Бузулукского бора составляет, по нашим измерениям, 72—79%, то есть значительную часть общего прироста в толщину.

Как говорилось выше, хвоя сосны в очагах еще сохраняется до середины июня и успевает обеспечить нормальную жизнедеятельность дерева. Кроме того, ранний прирост древесины и рост побегов в высоту обеспечиваются у сосны главным образом за счет запасов питательных веществ прошлых лет и только частично прирост образуется за счет текущей ассимиляции. Поэтому уничтожение хвои ткачом почти не влияет на прирост текущего года. Это влияние проявляется только в последующие годы.

Охвоение жизнеспособных деревьев в поврежденных ткачом насаждениях начинается весной следующего года. При этом, как уже говорилось ранее (см. табл. 3), начало роста побегов текущего года происходит в центре очага на 7—9 дней раньше, чем в неповрежденном насаждении.

Наши наблюдения в 1966 г. показали, что ростовые почки начинают функционировать у всех деревьев, но вскоре,

уже в третьей декаде мая, происходит усыхание части сильно поврежденных сосен и сосен с обесхвоеной вершиной. Так, на пробных площадках №№ 3 и 3а в 1966 г. усохло и заселилось стволовыми вредителями около трети деревьев. Пересчет на пробе № 1а в 1967 г. после сильного двукратного повреждения показал следующее (табл. 6).

Таблица 6

Состояние сосны в очаге звездчатого ткача после двукратного сильного повреждения в 1965 и 1967 гг. (проба № 1а)

Положение деревьев в очаге ткача	Число учтенных деревьев	В том числе по степени повреждения, шт %				В том числе по состоянию, шт %			
		сильно	средне	слабо	не повреждено	здоровые	ослабленные	усыхающие	сухостойные
В центре очага	130	130	—	—	—	—	69	12	49
		100	—	—	—	—	53	9	38
На периферии очага	101	36	35	15	15	30	53	—	1
		35	35	15	15	30	52	—	1
За границей очага в слабо поврежденном насаждении	111	—	18	57	36	93	18	—	—
		—	16	52	32	84	16	—	—

Как видно из данных табл. 6, в центре сильно поврежденного насаждения произошло массовое усыхание и распад насаждения. Процесс этот несколько замедляется к периферии и затухает на границе очага.

Во всех сильно поврежденных ткачом насаждениях на следующий после повреждения год в массе развивались стволовые вредители. Процент свежезаселенных ими деревьев колебался от 28 до 35 в центре очага и сходил на нет на их периферии. Видовой состав стволовых вредителей был обычным для Бузулукского бора. Преобладали большой сосновый лубоед, встречаемость которого 84%; златки рода *Apocylocheira* (50%), черный сосновый усач (*Monochamus galloprovincialis* Oliv. (35%)), короед стенограф (35%), серые длинноусые усачи *Acanthocinus aedilis* L. и *A. griseus* F. (17%); часто встречалась точечная смолевка. Вершинный короед и синяя сосновая златка, о которых упоминает А. И. Воронцов (1963) как о массовых стволовых вредителях в очагах ткача, в годы наших исследований не отмечены.

Прирост у сохранивших жизнеспособность сосен на следующий после повреждения год значительно снижается. Так, в 12-летних культурах на пробе № 1 прирост сосен в высоту был равен: в 1964 г. — 15,7 см; в 1965 г. — 15,6 см; в 1966 г. — 11,2 см; в 1967 г. — 4,9 см, то есть после сильного повреждения в 1965 и 1967 гг. он снизился более чем в три раза. По-видимому, сохранившие жизнеспособность сосны вынуждены расходовать основную часть запасных веществ на образование массы хвои и обеспечение минимального раннего прироста древесины.

Отдельные очаги ткача в Бузулукском бору действуют более 10 лет. Из-за сложной структуры популяции ткача и существования факультативной диапаузы с разной длительностью у ранней и поздней форм, в очагах чаще всего годы массового лёта ткача и сильного повреждения насаждений (например, 1965, 1967) сменяются относительно благополучными для культур годами (1966), когда большая часть популяции ткача находится в диапаузе, наблюдаются слабый лёт и незначительные повреждения хвои. Вполне возможно, что некоторое значение при этом имеет качество корма. Существует мнение о меньшей пригодности хвои и листвы для вредителей в многократно повреждаемых насаждениях. Нами изучались интенсивность питания и усвоение пищи личинками ткача на хвое сосны из ранее повреждавшегося насаждения и из старого очага. Личинки содержались в лаборатории на сосновых ветках, учитывалось ко-

Таблица 7
Среднее количество съеденной пищи и ее усвоение
у личинок ткача при разном качестве корма

Место пробы	Число личинок в опыте	Возраст личинок	Количество съеденных хвоинок, шт		Сухой вес съеденной хвои, г	Коэффициент усвоения пищи личинками каждого возраста, %
			личинками каждого возраста	личинкой за весь период		
В неповреждавшемся ранее насаждении	27	1	3		0,018	не подсчитан
		2	13		0,15	47
		3	63	209	0,57	70
		4	64		0,70	81
		5	66		1,10	54
В очаге ткача после 3-кратного повреждения	26	1	21		0,10	40
		2				
		4	70	203	0,78	1,57
		3				56
		5	102		0,69	14

личество съеденной хвои и вес экскрементов у личинок разного возраста. Данные опыта представлены в табл. 7.

Как видно из данных табл. 7, общее число съеденных хвоинок в обоих случаях почти одинаково, тогда как сухой вес поглощенной личинками пищи в очаге значительно меньше, а коэффициент усвоения пищи намного ниже. Это, по-видимому, является признаком меньшей питательности хвоинок для личинок в очагах после многократного повреждения и может стать одной из причин регуляции диапаузы или затухания очага.

Суммируя все приведенные данные, следует сделать вывод о большой вредоносности звездчатого ткача-пилильщика в условиях Бузулукского бора и о необходимости тщательно продуманной и тактически обоснованной борьбы с ним.

Для назначения мер борьбы необходимо привести сведения о численности ткача, угрожающей сильным повреждением сосновым культурам. Литературные данные по этому вопросу очень противоречивы. В сводной таблице, составленной Н. Г. Коломийцем (1967), приводится критическая численность звездчатого ткача, угрожающая полным повреждением соснякам. И сами данные и методы учета во всех случаях различны. Так, В. Келер считает угрожающей численностью 25 пронимф самок в проекции кроны, В. Е. Федоряк — 50 пронимф на 1 м² почвы, а А. И. Ильинский и И. В. Тропин — 90 эонимф. Сам автор данных о критическом запасе ткача не приводит.

В условиях Бузулукского бора Л. К. Давиденко (1963) считает, что восьмилетние культуры сосны могут быть обесхвоены уже при 50 ложногусеницах, а 20-летние культуры — при 100—150 ложногусеницах на 1 м² почвы.

Мы провели теоретический подсчет критического запаса ткача, угрожающего полным уничтожением хвои 17—20-летним соснякам бора. Для этого использованы данные о кормовой норме ложногусениц и закономерностях динамики численности ткача в очагах, полученные в условиях Бузулукского бора.

Известно, что кормовая норма личинки ткача за весь период развития составляет примерно 3 г (см. статью Л. К. Новиковой в настоящем сборнике), запас хвои на одном 17-летнем дереве равен 1034 г (см. табл. 4), следовательно, для полного уничтожения хвои достаточно 345 личинок, прошедших полный цикл развития. Исходя из этого и принимая во внимание коэффициенты выживаемости ткача на разных фазах и стадиях развития, мы провели дальнейший расчет:

количество личинок, способных уничтожить хвою одного дерева, — 345;

коэффициент выживаемости личинок, питающихся в кроне — 25%;

предполагаемое количество отродившихся на одном дереве личинок при данном коэффициенте выживаемости — 1380;

коэффициент выживаемости яиц — 74%;

предполагаемое количество отложенных на одном дереве яиц — 1864;

средняя плодовитость самок — 31 яйцо;

предполагаемое количество самок, отложивших яйца на одном дереве, — 60;

коэффициент выживаемости имаго — 66%;

предполагаемое количество самок, вылетевших из почвы: в проекции кроны одного дерева ($1,4 \text{ м}^2$) — 91 шт., на 1 м^2 — 66 шт.;

суммарный коэффициент выживаемости пронимф и куколок в течение одной генерации — 85%;

предполагаемое количество пронимф самок в почве (осенний запас): в проекции кроны — 107 шт. на 1 м^2 — 82 шт.

Таким образом по расчету получается, что для полного уничтожения хвои в 17—20-летних культурах сосны (созданных с первоначальной густотой 10 тысяч на 1 га) достаточно, чтобы осенью предыдущего года в почве на 1 м^2 приходилось 82 пронимфы самок ткача.

В этом, как и почти в любом подобном теоретическом расчете, можно найти уязвимые места. Например, из расчета выпал запас хвои, съеденной личниками младших возрастов, не завершивших свое развитие. Условно принято, что все вылетевшие из почвы в проекции кроны самки отложили яички на хвою одного дерева, тогда как возможен их разлет. Кроме того, использованные коэффициенты выживаемости получены в течение одной генерации ткача и могут иметь частный характер.

Тем не менее полученные данные, по-видимому, вполне реальны. В подтверждение можно привести материалы весеннего учета запаса ткача в насаждении, которое впоследствии было объедено полностью (сосновые культуры 17 лет, учет проводился в марлевых изоляторах в мае 1967 г.). Среднее число вылетевших самок на 1 м^2 составило там 95 шт. В средне поврежденном насаждении (уничтожено до 70% хвои) количество вылетевших самок на 1 м^2 составило 49, в слабо поврежденном (уничтожено 10—20% хвои) — в одном участке 21, в другом — 36 шт.

Полученные нами данные о критической численности ткача для 20-летних сосновых культур значительно выше имеющихся в литературе. Для повышения их достоверности желательны дальнейшие учеты и наблюдения в течение ряда генераций ткача.

Следует заметить, что в счагах с преобладанием поздней формы ткача при определении угрозы повреждения критический запас пронимф необходимо несколько занизить, учитывая большую плодовитость ткача поздней формы (35 яиц) по сравнению с ранней (27 яиц), а также большую вредоносность питающихся ложногусениц ткача поздней формы, о которой говорилось ранее.

Совершенно очевидно, что при определении угрозы повреждения и назначении борьбы необходим дифференцированный учет осеннею запаса ткача в почве с подразделением здоровых ложногусениц на диапаузирующие эонимфы и оккуливающиеся на будущий год пронимфы и учетом пронимф. самок, которые легко отличимы от пронимф самцов по величине и весу (см. статью Л. К. Новиковой в настоящем сборнике). Обязательным является также определение соотношения ткача поздней и ранней форм. Во всех случаях в первую очередь борьба должна назначаться в очагах, где преобладает ткач поздней формы. Кроме большей его вредоносности следует иметь в виду также и то, что, как показали наши наблюдения, в возникающих и действующих очагах ткача преобладает ткач поздней формы, тогда как в затухающих очагах преобладает ранняя форма ткача. Это явление заслуживает отдельного рассмотрения и не является предметом изложения в настоящей статье.

Л и т е р а т у р а

Воронцов А. И., 1959. Биология звездчатого пилильщика-ткача в Бузулукском бору и меры борьбы с ним. Научные доклады высшей школы. Журн. «Лесонженерное дело», № 2.

Воронцов А. И., 1963. Биологические основы защиты леса, «Высшая школа», М.

Воронцов А. И., Иерусалимов Е. Н., Мозолевская Е. Г., 1967. Влияние листогрызущих насекомых на лесной биогеоценоз. «Журнал общей биологии», т. 28, № 2, М.

Иерусалимов Е. Н., 1967. Влияние объедания верхнего полога листогрызущими насекомыми на некоторые элементы лесного биоценоза. Автореф. канд. дисс., М.

Коломиец Н. Г., 1967. Звездчатый пилильщик-ткач. «Наука», Новосибирск.

Новикова Л. К., Соколов В. К., 1967. Звездчатый ткач-пилильщик в Бузулукском бору. Вопросы защиты леса. Сборник работ, вып. 15. Московский лесотехнический институт, М.

Новикова Л. К., 1967. Вредоносность разных форм звездчатого ткача в Бузулукском бору. Научно-техн. конф. МЛТИ, секция лесного хозяйства, вопросы биологии леса, М.

Федоряк В. Е., 1962. Звездчатый ткач в ленточных борах Казахстана. Доклады научных учреждений МСХ КазССР, вып. 2.

Давиденко Л. К., 1963. Звездчатый ткач и борьба с ним в Бузулукском бору. Сб. «Задача лесных насаждений от вредителей и болезней». Гослесбумиздат, М.

Koehler W., 1953. O dwoch formach gatunku osnuja gwiazdzista (Acantholyda nemoralis Thoms.). Roczn. Nauk. Lesn., t. 4, Praha, IBL.

Koehler W., 1964. Osnuja sosnowe, Panstw. wud. Rol. i Lesne. Warszawa.

ЗАЩИТА ДРЕВЕСИНЫ ОТ МЕБЕЛЬНОГО ТОЧИЛЬЩИКА

Защита изделий из дерева от мебельного точильщика (*Anobium punctatum* Deg.) -- тема всегда злободневная. Но работы по этому вопросу немногочисленны, если не считать тех, где рекомендуется лишь профилактика заражения: своевременный осмотр и изоляция зараженных предметов. В Трудах Русского энтомологического общества (1898) указывалось, что ядровую древесину жучок не портит, что в дальнейшем не подтверждалось, хотя ядровая древесина действительно повреждается меньше.

О защите древесины путем предохранительных пропиток писал В. Н. Старк (1935): сухую древесину от проникновения мебельного точильщика защищают пропитки креозотом и смесью мазута с креозотом. Но для пропитки мебели и художественных изделий из дерева креозот и подобные ему бурые маслянистые вещества применимы быть не могут. В то же время мебельный точильщик -- наиболее обычный вредитель древесины в теплых помещениях музеев средней полосы Европейской части Союза (Тоскина, 1966б). В той же статье Старка говорится об опытах с различными покрытиями и обмазками. Покрытия масляной краской и мастикой защищали древесину, а спиртовой лак, интролак, моренка, охра не защищали древесину от внедрения личинок. Опыты были поставлены с двумя видами точильщиков: мебельным и хлебным (*Stegobium paniceum* L.), и вывод сделан общий для обоих видов. По нашим же данным (Тоскина, 1966а), хлебный точильщик вообще не селится в чистой древесине. Поэтому вывод в работе В. Н. Старка (по опытам В. М. Березиной) не может считаться точным.

Учитывая все вышеизложенное, мы поставили серию опытов только с мебельным точильщиком, применив другие пропитки и покрытия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Для опыта были нарезаны бруски 2×2×10 см из старой древесины липы. Часть из них была пропитана различными веществами, на другие, тангенタルный или торцовый срезы, были нанесены различные покрытия. После этого все бруски выдерживались до постановки опыта не менее полугода в комнатных условиях (температура около 18°, относительная влажность воздуха 65-70%). Отдельно в банке с кусками старой древесины липы содержались самцы и

самки мебельного точильщика в соотношении 2:1, чтобы не было отложено неоплодотворенных яиц. Отложенные самками яйца осторожно отделяли, часто с маленьким кусочком древесины, и помещали на испытуемые поверхности в камеры. Камера представляла собою плотно прижатое к поверхности пластилиновое кольцо высотой 1—1,5 мм и диаметром 10 мм, закрытое покровным стеклом. Согласно работе Келсая, Шпиллера и Дэна (Kelsey, Spiller, Denne, 1945), процент отрождения личинок повышается при повышении влажности. Поэтому на дно заполненной яйцами камеры добавляли маленькую каплю воды, после чего камеру плотно закрывали. Бруски с заполненными камерами держали в термостате при температуре 24°С и относительной влажности воздуха 80—90 %.

Пропитка древесины мочевино-формальдегидной смолой с параформом или без него была сделана в химической лаборатории химиком-реставратором Г. Н. Томашевич по разработанному ею методу. Остальные пропитки сделаны автором.

ДАННЫЕ ОПЫТОВ

Первую серию опытов поставили с тангенциальными срезами древесины. Результаты приведены в табл. 1.

Как видно из табл. 1, личинки не смогли вбуравиться в древесину не только через тонкие слои лаковых покрытий, но и в двух контрольных образцах, из которых на одном были сделаны ножом небольшие насечки — царапины глубиной 0,1 мм. Данные опыта вполне согласуются с наблюдениями многих энтомологов над жуками мебельного точильщика: нормально самки не откладывают яиц на гладкую поверхность, хотя яйца прочно на ней держатся, так как самка их приклеивает. Видимо, выбор самкой других мест для откладки яиц связан как раз с тем, что личинке очень трудно начать ход с гладкой боковой поверхности.

Следующая серия опытов, показанная в табл. 2, была поставлена на торцовых поверхностях. Торцы перед нанесением покрытий подшлифовывались.

Как видно из таблицы, личинки смогли вбуравиться в древесину только через нешлифованные торцовые поверхности липы, сосны, буки.

Обращает на себя внимание низкий процент отрождения личинок на поверхностях, покрытых лаковыми пленками. Особенно это касается торцов, покрытых толстым слоем копалового лака или двойным слоем олифы: 0% отрождения. Видимо, испарения некоторых лаков даже через 8 месяцев действуют губительно на развивающиеся яйца мебельного точильщика. Но нас главным образом интересо-

Таблица 1

Результаты пропитки древесины антисептиками (вариант 1)

№ брусков	Дата обра- ботки дре- весины	Дата пос- тавки опыта	Название покрытия или пропитки	Количество помещенных в камеру яиц	Количество отроznившихся личинок	Количество личинок, вбура- вившихся в дре- весину	Примечания
			Покрытия:				
1	X-1964	V-1967	копаловый лак без шпаклевки, тонкий слой	10	3	—	1 яйцо повреж- дено
2	X-1964	V-1967	копаловый лак, без шпаклевки, толстый слой	10	3	—	
3	"	"	копаловый лак, со шпаклевкой	10	4	—	
4	"	"	олифа льняная, покры- тие 1 раз	10	4	—	
5	"	"	олифа льняная, покры- тие 2 раза	10	1	—	
6	"	"	шеллак без полировки	10	1	—	
7	"	"	шеллак с полировкой	10	3	—	
8	"	VI-1967	охра-масло без шпак- левки	10	1	—	
9	"	"	охра-масло со шпак- левкой	10	6	—	
10	"	"	сурик, втертый в дре- весину	10	4	—	
11	XI-1966	"	воск	10	10	—	
			Пропитки:				
12	VII-1964	"	мочевино-формальде- гидная смола	11	5	—	
13	III-1965	VII-1967	мочевино-формальдегид- ная смола с параформом	10	3	—	
			Контроль:				
14	X-1964	VI-1967	чистая гладкая дре- весина липы	10	5	—	
15	"	"	чистая древесина липы с легкими насечками	10	4	—	

Таблица 2

Результаты пропитки древесины антисептиками (вариант 2)

№ брусков	Дата обра-ботки дре-весины	Дата поста-новки опыта	Название покрытия или пропитки	Количество помешанных в камеру яиц	Количество откладывшихся личинок	Количество личинок, вобра-зившихся в дре-весину	Примечания
Покрытия:							
1	XI-1966	V-1967	конопаловый лак без шпаклевки, тонкий слой	10	3	—	
2	XI-1966	V-1967	конопаловый лак без шпаклевки, толстый слой	10	—	—	
3	“	“	конопаловый лак со шпаклевкой	10	—	—	
4	“	“	олифа льняная, покрытие 1 раз	10	3	—	
5	“	“	олифа льняная, покрытие 2 раза	10	—	—	
6	“	“	шеллак без полировки	10	2	—	
7	“	“	шеллак с полировкой	10	3	—	
8	“	VI-1967	охра-масло без шпаклевки	10	3	—	
9	“	“	охра-масло со шпаклевкой	10	2	—	
10	“	“	сурник, втертый в древесину	10	6	—	
11	“	“	воск	10	10	—	
Пропитки:							
12	VII-1964	VII-1967	мочевино-формальдегидная смола	10	5	—	
13	III-1965	“	мочевино-формальдегидная смола с парофформом	10	5	—	
Чистая древесина:							
14	XI-1967	VI-1967	липа — торец шлифованный	10	6	—	
15	“	“	липа — торец не шлифованный	10	6	4	
16	“	“	сосна — торец шлифованный	8	6	—	
17	“	“	сосна — торец не шлифованный	10	8	7	
18	“	“	бук — торец шлифованный	10	9	—	
19	“	“	бук — торец не шлифованный	10	7	5	

вало поведение личинок. Поэтому надо было по возможности исключить или уменьшить действие испарений лаковых пленок на развитие яиц. По Келсею, Шпиллеру и Дэну (1945), инкубационный период у мебельного точильщика длится 6—10 дней и больше; по нашим данным (Тоскина, 1966а), — 10 дней и дольше, обычно 2 недели. В соответствии с этим для нового опыта взяли яйца, отложенные неделю назад, т. е. большей частью прошедшие половину развития, а в некоторых случаях и заканчивающие его. Опыт был повторен с некоторыми тонкими покрытиями торцов, а также, для большей надежности, и с чистой древесиной (выборочно). Результаты опыта представлены в табл. 3.

Как видно из табл. 3, в опытах с лаковыми покрытиями процент отрожденных личинок из яиц гораздо больше, чем в предыдущей серии, но в древесину также не смогла проникнуть ни одна личинка. Сохранились в течение трех лет защитные свойства пропитки мочевино-формальдегидной смолой: в № 12 личинки пытались войти в древесину, но все погибли. Кроме того, не смогли войти внутрь личинки в №№ 14, 15 и 16, хотя некоторые проделали даже бороздки на поверхности древесины.

Может быть, личинкам мешало отсутствие упора, который они имеют, когда вбуравливаются из яйца, приклеенного самкой? А если самка отложит яйца, то, возможно, в этом случае личинка в состоянии будет вбуравиться в защищющую древесину? Поэтому мочевино-формальдегидную смолу, восковое покрытие, шлифовку, а также ряд новых веществ из группы эпокси-соединений решили проверить другим способом на защитные свойства.

Эпокси-соединения, взятые нами для опыта: I — изоамилглицидиловый эфир, II — очищенный бис-фенол-А, III — эпоксисилаф ЭС-1. Все они при пропитке древесины имеют ряд положительных свойств I и III — при комнатной температуре — прозрачные бесцветные жидкости, II — твердое полупрозрачное смолоподобное вещество. Все растворяются в тех или других обычных органических растворителях. Идут в древесину легко и довольно глубоко (подобны ксилолу). Для человека практически не ядовиты; не взрывоопасны, II и III не огнеопасны, а I — типа ксилола. II и III укрепляют древесину, но, к сожалению, слабо. Не выветриваются, II и III не испаряются, I испаряется слабо в начальный период; водой не вымываются, наоборот, при повышении влажности ЭС-1 превращается в полимер и затвердевает, что ведет к укреплению древесины.

Для опыта отшлифованные, промазанные или пропитанные разными составами бруски поместили в ряд в длинный садок, куда подсаживали жуков. Одним торцом бруски были обращены к свету, другим — в глубину комнаты, кро-

Таблица 3

Результаты пропитки древесины антисептиками (вариант 3)

№ брюсков	Дата обработки древесины	Дата постановки опыта	Название покрытия или пропитки	Количество помещен- ных в камеру яиц			Примечания
				Количество отродившихся	личинок	Количество личинок, вбира- вшихся в древесину	
1	XI-1966	VII-1967	Покрытия: копаловый лак без шпаклевки, тонкий слой	10	8	—	Одна личинка пыталась из кусочка древесины пройти сквозь пленку лака, но погибла.
4	"	"	олифа линяная покрытие 1 раз	10	9	—	Некоторые личинки пы- тались пройти сквозь пленку лака — есть по- грызы, — но погибли; одна из них жила в ку- сочке древесины до кон- ца сентября.
6	"	"	шеллак без полировки	10	8	—	И яйца и кусочки дре- весины погружены в ла- ковую пленку — как бы «утопили»; одна личин- ка жила в кусочке дре- весины до конца сентябр- я, сделала бороздку на поверхности пленки, но вбираясь не смогла.
8	"	"	охра-масло без шпаклевки	10	6	—	
2	VII-1964	"	Пропитка: мочевино-фор- мальдегидная смола	10	8	—	Личинки пробовали вой- ти в древесину (есть до- вольно глубокие ямки: до 0,5 мм), но все по- гибли.
5	X-1964	"	Чистая древесина: тангенциальный срез липы с насечками	20	9	—	3 яйца с развитыми ли- чинками.
4	XI-1966	"	торец липы шлифованный	20	18	—	
6	"	"	торец сосны шлифованный	22	17	—	На поверхности есть проеденные личинками бороздки, но ходов в глубину нет.

ме №№ 13, 14, 15, которые из-за недостатка места пришлось поместить к свету боковой стороной. Опыт проходил при комнатных условиях (температура около 20° С, относительная влажность воздуха около 80%) в два этапа. 1 этап опыта отражен в табл. 4. Номера брусков перечислены в том порядке, в каком были расположены в садке. Сначала было подсажено 10 самцов и 8 самок мебельного точильщика (Табл. 4).

Как видно из табл. 4, яйца были отложены на бруски одного конца садка (№№ 7—12), несмотря на чистую древесину на другом конце и в середине ряда (№№ 1, 4, 5). Следует еще добавить, что много яиц (более 50) было рассеяно по материалу, которым был закрыт верх и боковое отверстие садка близ бруска № 12. Мы объясняем это действием запаха изоамилглицидилового эфира (№№ 2 и 3), по-видимому, отпугивающего точильщиков. Следует также обратить внимание на то, что на бруски, пропитанные мочевино-формальдегидной смолой с параформом (№№ 11 и 12), были отложены яйца — это значит, что через полгода после пропитки запах формалина для точильщиков почти потерял отпугивающее действие. Человеком он также уже не ощущался.

То, что запах формалина отпугивает самок мебельного точильщика, доказывает небольшой опыт, поставленный нами 3 года назад: 9 самцов и 3 самки мебельного точильщика были посажены в банку с двумя брусками из старой древесины липы, за полтора месяца до этого пропитанными мочевино-формальдегидной смолой. Бруски еще имели запах формалина. Самки погибли, не отложив на бруски ни одного яйца. В 1967 г. мы ставили опыты с брусками, уже утратившими резкий отпугивающий запах формалина и имеющими приятный запах древесины.

Во II части опыта бруски №№ 2 и 3 были вынуты, так как, по нашему мнению, искажали всю картину опыта. Зато были добавлены бруски №№ 14 и 15 — шлифованная древесина. В садок посадили новых 40 самцов и 20 самок мебельного точильщика. Окончательные результаты представлены в табл. 5.

По таблицам можно судить о защитном действии воскового покрытия, шлифовки и пропиток изоамилглицидиловым эфиром, эпоксисиланом ЭС-1 и мочевино-формальдегидной смолой с параформом. Личинка из яйца, отложенного на край воскового покрытия, погибла, не смогла пройти сквозь защитное покрытие.

То, что на бруски, пропитанные мочевино-формальдегидной смолой, отложены яйца, говорит о частичном исчезновении отпугивающего запаха. В то же время личинки не

Влияние способа обработки древесины на откладку яиц самками
точильщика

№ брусков	Дата обработки древесины	Дата постановки опыта	Название покрытия или пропитки	Количество отложенных яиц
Контроль:				
1	XI-1966	VI-1967	чистая старая древесина липы	—
Пропитки:				
2	„	„	изоамилглицидиловый эфир чистый	—
3	„	„	тот же эфир, растворенный в ксиоле — 1:1	—
Контроль:				
4	„	„	старая древесина сосны	—
5	„	„	старая древесина липы	—
Пропитки:				
6	„	„	10% бис-фенол-А в ксиоле	—
7	„	„	10% бис-фенол-А в ацетоне	3
8	„	„	5% бис-фенол-А в ацетоне	—
Покрытия:				
9	VI-1967	„	воском покрыты торцы и неровности бруска из липы	1
10	„	„	воском покрыты торцы и неровности бруска из сосны	—
Пропитки:				
11	XI-1966	„	мочевино-формальдегидная смола с нара-формом	6
12	„	„	то же	6
13	II-1967	„	эпоксисилан ЭС-1	—

Таблица 5

Влияние способа обработки древесины на заражение ее точильщиком

№ бруска	Дата обработки древесины	Дата постановки опыта	Назначение покрытия или пропитки	Количество отложенных яиц			Примечания
				Количество отродившихся личинок	Количество личинок, изуравшихся в древесину		
1	II-1966	VII-1967	Контроль чистая старая древесина липы	24	18	18	На затененный торец отложено 27 яиц
4	“	“	чистая старая древесина сосны	—	—	—	
5	“	“	чистая старая древесина липы	7	4	4	Все яйца отложены на затененный торец
			Пропитки:				
6	I-1967	“	10% бис-фенол-А в ксиоле	13	7	7	То же
7	“	“	10% бис-фенол-А в ацетоне	43	39	39	На затененный торец отложено 41 яиц
8	“	“	5% бис-фенол-А в ацетоне	22	18	18	Все яйца отложены на затененный торец
			Покрытия:				
9	VI-1967	“	воском покрыты торцы и неровности бруска из липы	1	1	—	
10	“	“	то же покрытие бруска из сосны	—	—	—	
			Пропитки:				
11	IX-1966	VII-1967	мочевинно-формальдегидная смола с параформом	6	6	—	Все яйца отложены на затененный торец
12	“	“	то же	7	7	—	
13	II-1967	“	эпоксисилан ЭС-1	—	—	—	
			Чистая древесина:				
14	VII-1967	“	брюсок из липы — торцы шлифованные	—	—	—	
15	“	“	брюсок из сосны торцы шлифованные	—	—	—	

смогли войти в древесину, а вышли все из яиц наружу, что этому виду точильщиков совершенно не свойственно.

Бис-Фенол-А, по-видимому, не только не отпугивает, но даже в какой-то степени привлекает мебельного точильщика. Все развившиеся личинки вбирались в древесину прямо из яиц, наполнив их буровой мукой, как и положено личинкам этого точильщика. Смогут ли они пройти полное развитие в древесине, пропитанной этим веществом, сказать пока нельзя. Некоторые яйца были отложены на боковую часть бруска № 7 — в щель между дном садка и бруском. Личинки пробовали войти в древесину, но не смогли и в дальнейшем погибли.

Любопытно, что почти все яйца были отложены на торцы, удаленные от света. Бряд ли сильно могла разниться влажность обеих торцевых поверхностей, к тому же этот вид точильщика не настолько чувствителен к влажности при откладке яиц (Старк, 1935). Значит, основную роль играет отрицательный фототаксис самок во время откладки яиц.

На откладку яиц на брусках №№ 13—15, возможно, влияло еще и боковое освещение, на что указывалось при описании опыта. Поэтому защитные свойства эпоксисилана ЭС-1 и шлифовки предполагается в дальнейшем проверить более тщательно.

На сосновые бруски яйца совсем не были отложены. Причин может быть несколько. Одна из них — предпочтение мебельным точильщиком мягких лиственных пород.

ВЫВОДЫ

1. Заражение мебельным точильщиком начинается с торцов или больших зацепок, неровностей на тангенциальных поверхностях, преимущественно па затененных сторонах.

2. Тщательная обработка чистых тангенциальных поверхностей, шлифовка торцевых поверхностей и покрытие их затем хотя бы легкой лаковой пленкой — эти мероприятия должны обеспечить защиту древесины от заражения точильщиком.

3. Испарения копалового лака и олифы (в меньшей степени — шеллака) даже через полгода отрицательно действуют на развитие яиц мебельного точильщика.

4. Масляная краска и сурик, не вызывая большой гибели яиц мебельного точильщика, все же являются защитой от его проникновения.

5. Пропитка мочевино-формальдегидной смолой даже спустя три года еще защищает древесину от заражения мебельным точильщиком.

6. Пропитка бис-фенолом-А не защищает древесину от заражения мебельным точильщиком.

Л и т е р а т у р а

- Старк В. Н., 1935. Биологическое обоснование профилактических мер борьбы с точильщиками. Отчет ВИЗРа за 1934 г., Л.
- Тоскина И. Н., 1966а. Экология начальных стадий развития некоторых точильщиков. «Зоологический журнал», т. 45, № 11.
- Тоскина И. Н., 1966б. Насекомые, разрушающие произведения искусства и памятники архитектуры, М.
- Труды Русского энтомологического общества, 1898, т. 31.
- Kelsey J. M., Spiller D., Denne R. W., 1945. Biology of *Anobium punctatum*. — The N. Zealand J. of Sci. a. Technol., t. 27 B, № 1.



С О Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
Предисловие	3
Воронцов А. И. Обзор работ по лесной энтомологии, выполненных в СССР за последние 5 лет (1963—1967 гг.)	5
Семевский Ф. Н. Методика количественного изучения динамики численности лесных насекомых	42
Ижевский С. С. Роль питания соснового шелкопряда в развитии микроспоридиоза	76
Мартынова Г. Г. К биологии и экологии сосновой пяденицы в период вспышки массового размножения 1960—1966 гг.	82
Воронцов А. И., Ефремова В. А. Дубовая зеленая листовертка в дубравах Подмосковья	115
Новикова Л. К. К биологии звездчатого ткача-пилильщика	125
Гурьянова Т. М. Биология шищевой смолевки	147
Бородин А. Л. Дендрофильные насекомые на концентрированных вырубках разных типов в южной подзоне европейской тайги	152
Харитонова Н. З. Кокциниллиды хвойных биоценозов Брянского лесного массива	175
Козаржевская Э. Ф., Янин В. В. Видовой состав и распространение кокцид (Coccoidae) в районе Кавказских Минеральных Вод	179
Захаров А. А. Охраняемая территория и развитие колоний рыжих лесных муравьев	187
Мозолевская Е. Г., Новикова Л. К. Лесохозяйственное значение звездчатого ткача-пилильщика в Бузулукском бору	199
Тоскина И. Н. Защита древесины от мебельного точильщика	215

СБОРНИК РАБОТ
Выпуск 26
Вопросы лесной энтомологии

Литературный редактор Бланк М. Г.

Корректоры
Арсеньева Т. Б., Кондратьева В. И.

Сдано в производство 1/VIII 1968 г.
Подписано к печати 9/1 1969 г. Л-56707
Формат 60×90/16 Объем 14,25 и. л.
Заказ 1170 Тираж 1000 Цена 1 руб.,
в переплете 1 руб. 10 коп.

Типография МЛТИ