

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУПП КСИЛОБИОНТОВ

Mutual biological and morphological adaptations allow of entomophages to create under bark of a tree numerous xylobiotes complexes of a wide specific variety. Taking into account individual efficiency of the most widespread kinds entomophages it is possible to allocate group of economic valuable kinds and to recommend them for use in biological protection of coniferous spreadings.

Рассмотрение биологических особенностей энтомофагов-ксилобионтов тесно связано с изучением специфики микростации их обитания и пищевой специализации в ксилофильных сообществах.

Насекомые-первопоселенцы – ксилофаги заселяют подкоровую сферу ослабленных деревьев. В результате деятельности ксилофагов на коре и в ее толще выгрызаются входные отверстия и входные каналы; образуются под корой маточные и личинковые (у короедов) или личинковые (у усачей и долгоносиков) ходы и другие конструктивные элементы. При этом имаго и личинки ксилофагов выгрызают под корой и в древесине площадки и полости различной конфигурации. В них размещают свое потомство энтомофаги, проникая через готовые входные отверстия, сделанные ксилофагами.

Таким образом, энтомофаги развиваются в пределах своеобразной микростации – подкоровой сферы, образующейся в результате поедания ксилофагами луба и камбия или древесины. Толстый слой пробковой корки у хвойных пород, сохраняющийся на заселенных ксилобионтами деревьях, является изолятором от воздействия внешних условий, поэтому в пределах подкоровой сферы образуется определенный, относительно постоянный климат. Сглаживаются суточные и сезонные колебания температуры и влажности, создаются условия пониженной освещенности или темноты, благоприятные и необходимые для успешного развития ксилобионтов.

В силу этих и других причин происходит, как правило, массовое заселение ксилофагами, а вслед за ними – энтомофагами пригодных, в достаточной мере ослабленных деревьев. Наиболее массово такие деревья заселяются короедами и их энтомофагами, популяции которых на заселенных деревьях отличаются высокой численностью и большой плотностью. Количество короедов в период фаз яйца и личинки достигает около 120 особей на 1 дм² поверхности ствола дерева (малый сосновый лубоед).

Многочисленные плотные популяции ксилобионтов характеризуются к тому же их видовым разнообразием. На одном дереве сосны в условиях наших объектов было обнаружено

около 60 видов ксилобионтов, подавляющее большинство которых энтомофаги.

Длительное сосуществование ксилофагов и энтомофагов в составе ксилофильных сообществ обусловило возникновение у них морфологических и биологических взаимных адаптаций [1]. Форма и размеры тела хищных энтомофагов (чаще всего удлинненное, узкое, плоское или цилиндрическое) приспособлены к продвижению в пределах подкоровой сферы, обычно заполненной буровой мукой короедов и усачей.

Характерным является строение ротового аппарата у хищных личинок энтомофагов. У специализированных хищных личинок ксилобионтов ротовые части образованы узкими серповидными мандибулами (колюще-режущий тип), что отличает их от факультативных хищников или сапромицетофагов, обитающих в ходах короедов, которые имеют перетягивающий тип ротового аппарата. Своеобразие в строении ротовых частей хищных энтомофагов имеет место и у имагинальных форм, особенно у питающихся имаго жесткокрылых ксилобионтов.

Паразитические энтомофаги (самки) имеют определенной длины яйцеклады (у *Coeloides abdominalis* Zft. – 4–5 мм), позволяющие им, находясь снаружи ствола, заражать личинок короедов путем прокалывания толщи коры.

Имеет место целый ряд опорно-двигательных приспособлений энтомофагов, особенно хищных видов, позволяющих им успешно достигать жертву в пространстве подкоровой сферы.

Не менее важны и биологические адаптации энтомофагов-ксилобионтов и их хозяев и жертв.

По нашим наблюдениям, для энтомофагов, как и для фитофагов, одинаково характерен сравнительно короткий период фазы яйца. При этом большинство видов энтомофагов приступает к яйцекладке гораздо позже по сравнению с фитофагами. Весенняя группа короедов (род *Tomicus*) начинает яйцекладку во второй декаде апреля. Первые же яйца хищных жуков появляются в конце апреля – начале мая, а яйца паразитов еще позже – в мае, июне. Поэтому хищные жуки после зимовки охотно посещают свежеселенные короедами деревья, где питаются жуками в период их лета и втачивания в кору. Эти виды обычно откладывают яйца

группами под наружные чешуйки коры. Другие проникают в ходы короедов, откладывают яйца поодиночке или небольшими группами между лубом и древесиной или зарывают их в детрит в выгрызенных короедами маточных ходах. Вышедшие из куколок имаго хищников не спариваются и не откладывают яйца, не приступив к дополнительному питанию.

При достаточном количестве жертв для дополнительного питания самки хищников имеют растянутый срок яйцекладки. Продолжительность эмбрионального развития значительно колеблется у разных видов. Яйца, отложенные в раннелетний период, развиваются наиболее продолжительное время. Сроки развития яиц, отложенных в более поздние сроки, сокращаются по мере повышения температуры воздуха. В целом развитие продолжается 8–15 дней [2].

Многие мелкие хищные жуки – ксилобионты, представители семейств Staphylinidae, Hysteridae, Nitidulidae и другие, составляют группу потребителей яиц короедов. Паразитические энтомофаги-наездники приступают к яйцекладке в еще более поздние по сравнению с фитофагами и хищниками сроки.

Самки паразитов начинают кладку яиц лишь тогда, когда в ходах короедов – хозяев появляются личинки старших возрастов. Для них характерно отсутствие промежуточных и дополнительных хозяев. В отношении с хозяевами в пищевой специализации все они являются первичными. Почти везде доминирует одиночный эктопаразитизм. Большая часть из них широкие олигофаги, паразитируют на разных видах короедов.

У большого соснового лубоеда личинки, закончив питание, заглубляются в кору для построения колыбелек и окукливания в третьей декаде мая, в тот же период наблюдается массовый лет и яйцекладка паразитических браконид. Это обстоятельство имеет большое значение в жизни паразитов и представляет собой пример взаимного приспособления биологических циклов паразитов и хозяев. Лишь на взрослой, крупной личинке хозяина может закончить полное развитие личинка паразита, которая использует одну особь хозяина как субстрат для питания.

К числу других биологических особенностей ксилофагов-фитофагов, обусловивших ряд адаптаций энтомофагов, следует отнести также ограниченную подвижность жертв. Личинки короедов передвигаются лишь в пределах своего хода, который прогрызают в камбиальном слое дерева в определенном направлении – от яйцевой камеры к куколочной колыбельке. Личинка лишена возможности активно передвигаться, т. к. прогрызает только свой ход, и поэтому она не может избежать встречи с паразитами и хищниками. В случае нападения личин-

ка лишена возможности проявить активную двигательную реакцию, она не может изменить положение тела в пространстве хода или проявить любое другое оборонительное движение.

В наибольшей мере подвержены паразитизму и хищничеству преимагинальные фазы фитофагов. При этом яйца их истребляются исключительно хищниками (личинками и имаго). Личинки же являются жертвами хищничества и паразитизма. Куколки съедаются хищниками, как правило, паразитизму они не подвержены.

У фитофагов-ксилобионтов в силу различных биологических и физиологических особенностей личиночной фазы чаще наблюдается эктопаразитизм. При относительной неподвижности личинок хозяев эта форма паразитизма является наиболее совершенной, т. к. личинка не может освободиться от наружного паразита, сместить, сбросить его. В то же время при эктопаразитизме снижается потенциальная возможность возникновения иммунитета у ксилофагов-хозяев.

Ксилофильные сообщества, т. е. популяции древоядных и сопутствующих им плотоядных насекомых, представляют собой исторически сложившиеся системы эволюционно адаптированных организмов. Трофические отношения между насекомыми – обитателями ходов короедов представлены в основном такими категориями: фитофагия (ксилофагия), зоофагия (хищничество и паразитизм, или энтомофагия), сапрофагия (в том числе мицетофагия) и некрофагия. Ряд видов ксилобионтов имеют пищевые связи промежуточного характера.

Хищные энтомофаги-ксилобионты отличаются большей подвижностью, в подавляющем большинстве являются широкими полифагами по отношению к видам короедов и фазам их развития. К примеру, стафилиниды рода *Placusa* уничтожают личинок и имаго 18 видов короедов в фазе яйца и личинки. Все фазы развития короедов контролируются личинками и имаго муравьежука рода *Thanasimus*. Среди хищных энтомофагов наиболее ценны как агенты контроля численности фитофагов облигатные хищники, нападающие на живых короедов и питающиеся ими. Факультативные хищники могут заканчивать цикл развития, питаясь различными органическими остатками в ходах короедов. Эти виды хищных энтомофагов являются менее хозяйственно ценными.

Столь же многоядны паразитические энтомофаги. Для них характерной является форма одиночного эктопаразитизма на личиночной стадии развития короедов. У паразитов подкожного комплекса не известны дополнительные или промежуточные хозяева, в отличие от паразитических энтомофагов других групп.

Взаимоотношения популяций ксилобионтов, их взаимные морфологические и биологи-

ческие адаптации обеспечивают высокую смертность ксилофагов, высокую эффективность и видовое разнообразие хищных и паразитических энтомофагов. Эффективность каждого вида, его хозяйственная значимость определяются следующими показателями: встречаемость, массовость, прожорливость [3]. Встречаемость – наличие личинок или имаго паразита или хищника в ходах короедов. Массовость представляет собой плотность популяций вида энтомофага. Прожорливость (индивидуальная эффективность) – количество съеденных или умерщвленных жертв (у хищных энтомофагов чаще определяется в лабораторных условиях).

Изучая группу энтомофагов-ксилобионтов, следует отметить, что наиболее хозяйственно ценные виды хищников *Thanasimus formicarius*, *Pytho depressus*, *Cylister oblongum*, *Medetera pinicola*, *Lonchacida seitneri*, часто встречаются в ходах короедов и имеют высокую численность популяции (таблица).

Таблица
Встречаемость и массовость
хищных энтомофагов

Виды энтомофагов	Встречаемость, %	Плотность поселения шт/дм ²
<i>Thanasimus formicarius</i>	71,3	4,2
<i>Pytho depressus</i>	52,7	3,4
<i>Cylister oblongum</i>	60,5	1,5
<i>Medetera pinicola</i>	58,3	1,6
<i>Lonchacida seitneri</i>	41,8	1,2

Наиболее часто в ходах стволовых вредителей встречаются жесткокрылый хищник муравьежук *Thanasimus formicarius*. Личинки этого жука обнаружены в ходах более 70% заселенных ксилофагами деревьев. Другие виды контролируют популяции подкорových вредителей на 40–60% заселенных деревьев.

Плотность поселения энтомофагов можно характеризовать как высокую. Наибольшая плотность поселения у муравьежука – 4,2 личинки на дм² и у синего соснового трухляка *Pytho depressus* – 3,4 шт/дм².

Прожорливость хищников обычно определяется при лабораторном выкармливании личинок. В среднем одна личинка III возраста *Medetera pinicola* за сутки съедает 0,4 личинки короеда, а за весь период выкармливания 18 – 20 короедных личинок. Жесткокрылые хищники уничтожают вредителей более активно. Хищничают не только личинки, но и имаго, поедая имаго вредителя в момент заселения кормовых деревьев.

Одни виды энтомофагов являются весьма прожорливыми, однако встречаются редко и популяции их малочисленны. Они не могут обеспечить высокую смертность фитофагов, поэтому не представляют большой хозяйственной ценности. Другие являются массовыми, повсеместно встречаются в ходах различных видов короедов, являются активными агентами контроля их численности. Такие энтомофаги составляют группу хозяйственно ценных видов и могут быть использованы для биологической защиты насаждений от вредителей ксилофагов.

Таким образом, длительное совместное существование ксилофагов и энтомофагов в составе ксилофильных сообществ обусловило возникновение у них морфологических и биологических взаимных адаптаций, позволяющих образовывать многочисленные ипидные комплексы широкого видового разнообразия. С учетом индивидуальной эффективности хозяйственно ценных видов энтомофагов можно рекомендовать использовать для контроля численности ксилофагов.

Литература

1. Никитский Н.Б. Насекомые – хищники короедов, их экология. – М.: Наука, 1980. – 237 с.
2. Коломиец Н.Г., Богданова Д.А. Паразиты и хищники ксилофагов Сибири. – Новосибирск: Наука, 1972. – 148 с.