

УДК 630* 453.787

Е.В. Колтунов

Колтунов Евгений Владимирович родился в 1948 г., окончил в 1977 г. Томский государственный университет, доктор биологических наук, заведующий лабораторией защиты растений Ботанического сада УрО РАН. Имеет 90 печатных трудов в области инфекционной патологии и популяционной экологии лесных насекомых-фитофагов.



ФАКТОРЫ ДЕФОЛИАЦИИ КРОНЫ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ В ЛЕСОСТЕПИ ЗАУРАЛЬЯ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

Обсуждены основные факторы чувствительности к дефолиации березовых лесов Зауралья, нарушенных антропогенной дигрессией. Установлено, что устойчивость березы детерминируется комплексом эдафоценоотических, частотой и интенсивностью воздействия стрессовых факторов (засух). Уровень антропогенной дигрессии был одним из дополнительных факторов, его вклад незначителен.

Ключевые слова: лесостепь, береза, дефолиация, комплекс факторов, непарный шелкопряд.

Известно, что степень дефолиации крон древостоев в очагах массовых размножений насекомых-фитофагов обуславливается комплексом популяционных (плотность популяции насекомых в кроне, выживаемость), климатических (температура, влажность воздуха), почвенных (влажность почвы, содержание элементов минерального питания, pH) и фитоценоотических (лесотаксационные параметры древостоя) факторов [2, 4, 6, 18, 20]. Основными абиотическими факторами временной потери устойчивости и возрастания чувствительности к дефолиации служат периодические засухи, которые сопровождаются стрессовой реакцией древостоев и физиолого-биохимическими сдвигами, повышающими кормовую ценность питательного субстрата (листья и хвоя) и выживаемость популяций [3, 5, 9, 15, 19].

Почвенно-эдафические параметры относятся к наиболее важным факторам, детерминирующим дефолиацию крон. К ним относятся влажность почв, их минеральный состав и физико-механические свойства. В ксерофитных экотопах дефолиация древостоев значительно выше, чем во влажных [2, 8, 10, 18]. Возникновение очагов часто связывают с наиболее бедными по минеральному составу почвами [4, 12, 14].

Важное значение имеют также фитоценоотические факторы: структура, возраст древостоя, его состав [2, 4, 15, 16, 21, 22]. Заметно влияние микро- и мезорельефа, наименее устойчивы к дефолиации березняки, растущие на микроповышениях [2, 4, 6, 12].

Одним из основных факторов трансформации лесных биогеоценозов стало воздействие также антропогенных нагрузок на устойчивость древостоев к дефолиации, особенно хвойных [4]. Однако до настоящего времени эта проблема остается недостаточно изученной. Нет количественных данных о влиянии насекомых-фитофагов на дефолиацию древостоев, хотя имеются сообщения о том, что первичные очаги массового размножения непарного шелкопряда наиболее часто возникали в участках леса, локально нарушенных антропогенными факторами [4, 6, 12].

Наши исследования проводились в 1988–1997 гг. в очагах массового размножения зауральской популяции непарного шелкопряда в подзонах северной предлесостепи, южной лесостепи и степи Зауралья, в колковых березовых лесах Челябинской и Свердловской областей. На постоянных и временных пробных площадях фиксировали лесотаксационные параметры древостоя (полнота, плотность, средняя высота, средний диаметр, класс бонитета, возраст), а также стадии антропогенной трансформации, пораженность березы бактериальной водянкой, количество фауных и процент порослевых деревьев; физико-химический состав почвы, травяной ярус и популяцион-

4*

Таблица 1

Корреляционный анализ взаимосвязи уровня чувствительности к дефолиации березы повислой и основных параметров биогеоценозов

Параметр	<i>r</i>	<i>P</i>
Эруптивная фаза вспышки		
Полнота	0,9351	0,0312
Средний диаметр древостоя	0,6184	0,0313
Плотность древостоя	-0,3381	0,3681
Класс бонитета	-0,3472	0,2572
Возраст	0,7678	0,0035
Средняя высота древостоя	0,8115	0,0004
Стадия антропогенной трансформации	-0,6721	0,0211
pH почвы	-0,6663	0,0325
Содержание в почве:		
азота	0,5619	0,0373
фосфора	-0,5592	0,0028
калия	-0,3221	0,3631
Гидролитическая кислотность почв	0,7341	0,0028
Средний радиальный прирост	-0,6392	0,0032
Мощность гумусовых горизонтов почв	-0,2599	0,0322
Число поселений ксилофагов	0,9699	0,0000
Число фауных деревьев	0,7575	0,0112
Пораженность березы бактериальной водянкой	0,7402	0,0092
Подрост	-0,6178	0,0185
Процент порослевых деревьев	0,3600	0,0365
Фаза затухания вспышки		
Мощность гумусовых горизонтов почв	0,5912	0,0352

рН почвы	0,7176	0,0316
Плотность древостоя	-0,5731	0,0521
Содержание в почве:		
гумуса	0,9024	0,0166
фосфора	0,5005	0,2661
азота	0,4712	0,2117
калия	-0,1261	0,3271
Гидролитическая кислотность почв	0,1210	0,4451
Полнота	0,4559	0,0721
Стадии антропогенной трансформации	0,2366	0,2914
Средняя высота древостоя	0,1487	0,4211
Средний диаметр древостоя	-0,2136	0,3229

ные параметры (среднее число кладок и яиц на 1 дерево, отрождаемость кладок, плотность популяции гусениц в кроне, выживаемость гусениц). Процент дефолиации крон определяли визуально.

Учитывая тесную взаимосвязь степени дефолиации кроны березы с плотностью популяции непарного шелкопряда, для исследований отбирали варианты с одинаковой заселенностью деревьев кладками вредителя и исходной плотностью популяции гусениц в кроне.

На пробных площадях устанавливали видовой состав травяного яруса, состав экологических групп, фитомассу надземной части, количество экземпляров каждого вида [11]. В почвенных пробах определяли: влажность, содержание валового и подвижного азота, фосфора, калия, гумуса, кальция, натрия, сульфатов, хлоридов, карбонатов, бикарбонатов, рН почв, гидролитическую кислотность [1].

Уровень антропогенной дигрессии (пастбищная и рекреационная) определяли по стадиям, анализируя соотношение различных экологических групп травяного яруса и структуры древостоя [8]. Полученные результаты обрабатывали статистически, определяя t-критерий Стьюдента [13].

Как показали результаты корреляционного анализа, в продромальной и эруптивной фазах вспышки степень дефолиации крон березы в лесостепи, нарушенной антропогенными факторами, при одинаковой заселенности кладками непарного шелкопряда, детерминируется сочетанием эдафотопических и фитоценологических факторов (табл. 1, 2). Очаги возникали в березняках, растущих на кислых, бедных фосфором почвах. Очень тесная прямая корреляционная связь выявлена между уровнем дефолиации кроны березы и полнотой, возрастом, средней высотой и средним диаметром деревьев в очагах (см. табл. 1). Соответственно наибольшей дефолиации подвергались березы с большими полнотой, возрастом, средней высотой и диаметром.

Значительный вклад в степень дефолиации крон березы вносят такие эдафотопические факторы, как рН почв, содержание фосфора и азота и гидролитическая кислотность почв. Высокий уровень дефолиации крон березы в фазах вспышки наблюдался на обеспеченных азотом, но бедных фосфором почвах с низким рН (табл. 2). По нашему мнению, механизм избирательной дефолиации обусловлен временным возрастанием чувствительности к дефо-

лиации (снижением устойчивости), как установлено нами ранее, за счет более быстрой реакции на стресс (наступление засухи) березняков, растущих на кислых почвах, преимущественно солодых и бедных серых лесных [7, 8] (рис. 1). Это было связано с заметным падением годовичного радиального прироста (табл. 2). В целом же сильную потерю энтоморезистентности мы связываем с низким рН и дефицитом фосфора в почве. Древостои с высокими показателями рН почв, богатых фосфором и азотом, и годовичного радиального прироста при большой плотности заселения их жизнеспособными яйцекладками непарного шелкопряда имеют незначительную степень дефолиации крон (10 ... 15 %).

Таблица 2
Физико-химический состав почв в очагах, детерминирующий уровень чувствительности березы повислой к дефолиации

Фаза вспышки	рН почв	t / P	Содержание азота	t / P	Содержание фосфора	t / P	Годичный радиальный прирост в год дефолиации, мм
Продромальная	5,44±0,39	-3,492	52,392±13,941	0,760	16,606±5,783	0,980	0,76±0,20
	6,23±0,35	0,0047	53,733±12,862	0,4600	41,232±12,311	0,4300	1,93±0,78
Эруптивная	5,48±0,41	-3,478	64,598±17,046	4,569	14,119±3,412	-3,714	0,73±0,21
	6,21±0,35	0,0051	44,472±11,518	0,0025	55,368±13,845	0,0029	1,89±0,79
Затухания	6,34±0,15	6,064	43,193±11,705	2,010	42,740±11,235	1,962	2,02±0,86
	5,42±0,08	0,0008	51,391±8,237	0,2670	34,620±8,421	0,2781	1,05±0,16
Низкая чувствительность в течение вспышки	5,34±0,52	–	56,698±13,463	–	62,726±14,335	–	1,22±0,26

Примечание. В числителе данные при высокой, в знаменателе – при низкой чувствительности.

Интересна выявленная нами тесная корреляционная связь дефолиации крон березы в эруптивной фазе вспышки и фауности древостоя по количеству фауных деревьев, поселений ксилофагов и пораженности березы бактериальной водяной (см. табл. 1). Это свидетельствует о более низкой устойчивости фауных деревьев к дефолиации непарным шелкопрядом.

Не выявлено достоверной связи степени дефолиации крон березы со стадиями антропогенной дигрессии и процентом деревьев порослевого происхождения, хотя он в очагах был высок (50 ... 100 %). Отдельные экземпляры семенной березы среди порослевых также значительно дефолировались непарным шелкопрядом.

В березняках, подверженных значительной дефолиации, ниже процент деревьев диаметром 0 ... 10 см и более высоким 20 ... 30 см (рис. 1).

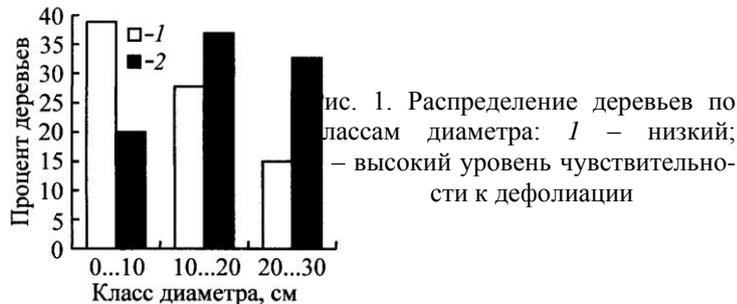
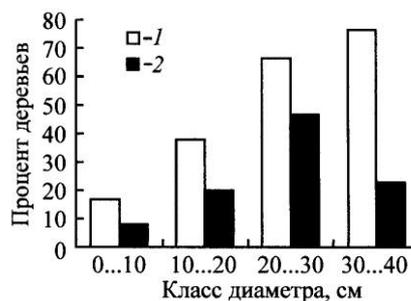


рис. 1. Распределение деревьев по классам диаметра: 1 – низкий; 2 – высокий уровень чувствительности к дефолиации

Рис. 2. Особенности дефолиации крон березы повислой в очагах непарного шелкопряда в зависимости от класса диаметра древостоя: 1 – процент дефолиации; 2 – процент деревьев каждого класса диаметра в составе древостоя



Распределение древостоев по классам диаметра отличалось от распределения деревьев наиболее дефолируемых классов диаметра (рис. 2).

В фазе затухания вспышки наиболее тесная корреляционная зависимость наблюдалась между степенью дефолиации кроны березы и эдафотопическими факторами (табл. 1, 2). Это рН почв, содержание гумуса, фосфора и мощность гумусовых горизонтов. В фазе затухания дефолиация выражена сильнее в березняках, растущих на почвах с высоким показателем рН, хорошо обеспеченных азотом и фосфором, имеющих большой годичный радиальный прирост, мощный гумусовый горизонт. В предыдущие фазы вспышки древостои в таких эдафотопических условиях имели низкую чувствительность к дефолиации (табл. 2). Этот механизм хорошо объясняется с точки зрения задержки реакции древостоев на стресс (засуху) [8, 9].

Ранее нами показано, что березы, растущие на кислых, бедных фосфором почвах, при весенне-летних засухах, обычно предшествующих вспышкам, быстрее реагировали на стресс, чем растущие на почвах с более высоким показателем рН, хорошо обеспеченных фосфором и калием [8, 9]. Стрессовое воздействие и реакция на стресс сопровождаются временным повышением чувствительности к дефолиации и улучшением биохимического состава кормового субстрата (листьев). Но после однократной дефолиации за счет функционирования механизма индуцированной энтоморезистентности, препятствующего повторной сильной дефолиации, эти березняки трансформируются в высокорезистентные древостои [17]. Этот механизм эффективно функционирует и в березняках, значительно нарушенных рекреационной и пастбищной дигрессией, включая 4-ю стадию. Поэтому, не-

смотря на их высокую заселенность яйцекладками непарного шелкопряда, дефолиация кроны в фазе затухания вспышки не превышала 20 ... 25 % вследствие низкой выживаемости гусениц. В связи с тем, что березы, растущие на почвах с более высоким показателем рН и хорошо обеспеченных азотом и фосфором, реагируют на абиотический стресс (засуху) с задержкой (в среднем на 1 год [8, 9]), временное возрастание чувствительности к дефолиации также происходит позже. Поэтому смена эдафотопических факторов, детерминирующих степень дефолиации кроны березы в разные фазы вспышки, вполне очевидна.

Исследования показали, что чувствительность березы повислой (*Betula pendula* Roth.) к дефолиации в Зауралье в среднем ниже, чем у березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.).

Итак, факторы, детерминирующие параметры дефолиации крон березы повислой в различные фазы вспышки, существенно различались. Незменными оставались лишь возрастные колебания чувствительности (повышение с возрастом, высотой и средним диаметром березы); тесная ее взаимосвязь с числом деревьев, заселенных ксилофагами, пораженных бактериальной водяной и другими болезнями. Практически всегда березняки с высокой чувствительностью к дефолиации были связаны с более ксерофитными экотопами.

Вклад антропогенных факторов (пастбищная и рекреационная дигрессия) в возрастание чувствительности березы повислой к дефолиации в лесостепи Зауралья очень незначителен. Древостои, растущие в нарушенных антропогенным воздействием экотопах (вплоть до 4-й стадии антропогенной трансформации), не были более чувствительны к дефолиации по сравнению с менее нарушенными (на 2-3-й стадиях).

Детерминирующими параметрами чувствительности березы к дефолиации (ожидаемого уровня дефолиации крон) было сочетание абиотических, фитоценологических и эдафотопических факторов. Сильное временное возрастание уровня чувствительности березы повислой к дефолиации в лесостепи Зауралья после воздействия стресса (наступление засухи) является ключевым фитоценологическим фактором, детерминирующим значительное повышение выживаемости популяции непарного шелкопряда и быстрый подъем его численности. Другим важным фактором были временные различия в реакции на абиотический стресс древостоев, растущих в разных эдафотопических условиях.

Мы предполагаем, что механизм временной дифференциации древостоев на значительно и слабо реагирующие на стресс обусловлен снижением в первой подгруппе интенсивности поглощения ионов корневой системой березы на почвах с низкими рН, содержанием фосфора, слабой влагообеспеченностью. Позже на стресс реагируют березняки на сравнительно более богатых почвах, преимущественно серых лесных и черноземах, с более высоким рН.

Основную роль в снижении потенциала реализации вспышек непарного шелкопряда в лесах, нарушенных антропогенными факторами, играет

фактор индуцированной дефолиацией, а не природной энтоморезистентности. Последняя очень низка в березовых лесах южной лесостепи и степи Зауралья, формировавшихся в условиях постоянного воздействия стрессовых факторов.

Следовательно, уровень ожидаемой дефолиации крон березы в лесах, нарушенных антропогенной дигрессией, определяется в основном лесорастительными условиями, частотой и интенсивностью воздействия стрессовых факторов (засух). Антропогенные факторы (рекреационная и пастбищная дигрессия) имеют лишь дополнительное значение. Рубки леса и порослевое возобновление также не являются важным фактором возрастания чувствительности березы к дефолиации. В условиях периодического воздействия стрессовых факторов формируются березняки с высокой чувствительностью к дефолиации (высоким уровнем ожидаемой дефолиации) и низкой продуктивностью. Так, в северной предлесостепи, где интенсивность и продолжительность засух ниже, продуктивность березняков значительно выше, а их чувствительность к дефолиации заметно ниже, тогда как в южной предлесостепи и степи Зауралья она значительно падает. Но параллельно возрастанию чувствительности к дефолиации в низкопродуктивных березовых лесах заметно повышается их энтомотолерантность, что мы рассматриваем как механизм адаптивной коэволюции в системе фитофаг – фитоценоз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аринушкина, Е.В.* Руководство по химическому анализу почв [Текст] / Е.В. Аринушкина. – М.: МГУ, 1962. – 492 с.
2. *Бенкевич, В.И.* Массовые появления непарного шелкопряда в европейской части СССР [Текст] / В.И. Бенкевич. – М.: Наука, 1984. – 142 с.
3. *Васильева, Т.Г.* Особенности развития и размножения античной волнянки на хвойных породах Восточной Сибири [Текст] / Т.Г. Васильева // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. – Иркутск: СИФИБР СО РАН СССР, 1978. – С. 85–95.
4. *Воронцов, А.И.* Патология леса [Текст] / А.И. Воронцов. – М.: Лесн. пром-сть, 1978. – 270 с.
5. *Гримальский, В.И.* Устойчивость сосновых насаждений против хвоелистогрызущих вредителей [Текст] / В.И. Гримальский. – М.: Лесн. пром-сть, 1975. – 166 с.
6. *Ильинский, А.И.* Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним [Текст] / А.И. Ильинский. – Л.: Гослесбумиздат, 1959. – 62 с.
7. *Колтунов, Е.В.* Закономерности развития очагов хвоелистогрызущих насекомых лесов Зауралья в условиях антропогенного воздействия и научное обоснование мер борьбы с ними [Текст]: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Е.В. Колтунов. – Екатеринбург, 1996. – 48 с.
8. *Колтунов, Е.В.* Насекомые-фитофаги лесных биогеоценозов в условиях антропогенного воздействия [Текст] / Е.В. Колтунов. – Екатеринбург: Наука, 1993. – 137 с.
9. *Колтунов, Е.В.* Экология непарного шелкопряда в условиях антропогенного воздействия [Текст] / Е.В. Колтунов, В.И. Пономарев, С.И. Федоренко. – Екатеринбург: Наука. Ур. отд., 1998. – 216 с.

10. *Кондаков, Ю.П.* Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда [Текст] / Ю.П. Кондаков // Экология популяций лесных животных Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 206–265.
11. *Работнов, Т.А.* Фитоценология [Текст] / Т.А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 384 с.
12. *Распопов, П.М.* Динамика очагов массового размножения шелкопряда-монашенки и других вредителей леса северо-западной части Челябинской области [Текст] / П.М. Распопов // Тр. Ильменского заповедника. – Свердловск, 1961. – Вып. 8. – С. 171–182.
13. *Рокицкий, П.Ф.* Биологическая статистика [Текст] / П.Ф. Рокицкий. – Минск, 1973. – 320 с.
14. *Руднев, Д.Ф.* Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса [Текст] / Д.Ф. Руднев // Зоол. журн. – 1962. – Т. 41, вып. 3. – С. 313–329.
15. *Ханисламов, М.Г.* О ведущих условиях начала вспышек хвое-листогрызущих вредителей [Текст] / М.Г. Ханисламов // Вопросы лесозащиты. – М., 1963. – Т. 2. – С. 150–162.
16. *Campbell, R.* Tree condition and mortality following defoliation by the gypsy moth [Text] / R. Campbell, H.T. Valentine. – USDA Forest Service. Res. Pap. NE -236, 1972.
17. *Haukioja, E.* Retarded growth of a geometrid larva after mechanical damage to leaves of its host tree [Text] / E. Haukioja, P. Niemela // Annals of Zoology Fennica. – 1978. – Vol. 14. – P. 48–62.
18. *Houston, D.R.* Comparing and predicting forest stand susceptibility to gypsy moth [Text] / D.R. Houston, H.T. Valentine // Can J. For. Res. – 1977. – N 7. – P. 447–461.
19. *Koltunov, E.V.* The abiotic stress as a factor responsible for gypsy moth outbreaks [Text] / E.V. Koltunov, E.M. Andreeva // J. Appl. Ent. – 1999. – Vol. 123, N 10. – P. 633–636.
20. *Liebhold, A.M.* Landscape characterization of forest susceptibility to gypsy moth defoliation [Text] / A.M. Liebhold, J.A. Elmes, J. Quimby // Forest Science. – 1994. – N 40. – P. 18–29.
21. *Liebhold, A.M.* Suitability of North American Tree Species to Gypsy Moth: A summary of field and laboratory tests [Text] / A.M. Liebhold [et al.]. – USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. NE-237, 1995.
22. *Wallner, W.* The gypsy moth. A Westward migrant [Text] / W. Wallner, M. Montgomery // Dynamic of forest insect populations. – 1988. – P. 354–375.

Ботанический сад УрО РАН

Поступила 02.06.06

E.V. Koltunov

Defoliation Factors of Birch Crown in Forest-steppe of Zauralje in Conditions of Anthropogenic Impact

The main factors of defoliation sensitivity of Zauralje birch forests disturbed by anthropogenic digression are discussed. It is established that birch tolerance is determined by complex of edaphocoenotic factors, frequency and intensity of stressful factors

influence (drought). The level of anthropogenic digression was one of the additional factors, its impact being insufficient.