

В. Ю. Маавара

ЭНТОМОФАУНА ВЕРХОВЫХ БОЛОТ ЭСТОНСКОЙ
ССР И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЕ ПОД ВЛИЯНИЕМ
ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

Diss. Tart, 300897

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
действительный член Академии Наук
Эстонской ССР
д-р биол. наук Х. М. Хаберман

В. Ю. Маавара

ЭНТОМОФАУНА ВЕРХОВЫХ БОЛОТ ЭСТОНСКОЙ
ССР И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЕ ПОД ВЛИЯНИЕМ
ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
действительный член Академии Наук
Эстонской ССР
д-р биол. наук Х. М. Хаберман

Работа выполнена при Институте зоологии и ботаники
АН Эстонской ССР

2
Tartu Riikliku Ülikooli
Raamatukogu
440275

ВВЕДЕНИЕ

Современная советская экология рассматривает организмы в неразрывном единстве с условиями их существования и ставит своей целью раскрыть в этом единстве самые существенные связи, от которых зависят закономерности биологии, распространения, динамики численности и других явлений жизни организмов. При этом конкретные популяции организмов рассматриваются как части биоценозов, зависящие как от абиотических факторов, так и от других организмов.

На основании этих принципов целью данного экологического исследования ставится дать характеристику энтомофауны одного из наиболее типичных биоценозов природного ландшафта Эстонии — верховых болот — и ее изменений в связи с преобразованием природы болот человеком. Автор стремится представить основные черты экологии насекомых верховых болот, которая до настоящего времени как в Эстонской ССР, так и во всем Советском Союзе почти совершенно не изучена.

В нижеследующем представляются:

1) анализ состава энтомофауны, структуры группировок насекомых и роли отдельных его компонентов в условиях верховых болот;

2) экологическая характеристика энтомофауны верховых болот, основанная на многостороннем изучении насекомых и их взаимоотношений со средой;

3) данные по изменениям, происходящим в энтомофауне верховых болот в связи с хозяйственной деятельностью человека (обжигание, добывание торфа, осушение).

Исследование выполнено при Институте зоологии и ботаники Академии наук Эстонской ССР и является частью комплексного изучения животного мира верховых болот Эстонии. Материал для работы в основном был собран автором в 1947—1954 гг., при участии других работников зоологического сектора Института. Исследованиями охвачено более 2000 га массивов верховых болот.

Периодические полустационарные экологические исследования проводились автором с 1948 по 1950 г. на болотных массивах Эндла (в 15 наблюдательных пунктах, из них 4 на

осушенном болоте) и с 1952 по 1953 г. на болоте Тяхтвере (в 7 наблюдательных пунктах). Автор пользовался также материалами, хранящимися в архиве Института, и литературными данными, касающимися отдельных компонентов энтомофауны 39 болотных массивов ЭССР.

Количественные уловы при этих исследованиях проводились обкашиванием травяного, кустарничкового и древесного ярусов при помощи стандартного сачка; при уловах в моховом ярусе применялось энтомологическое сито. За единицу сбора при количественном кошении, на основании определения минимального улова, был принят улов в 100 ударов. За единицу сбора ситом брался остаток в 1 литр, с учетом однородности материала, или же улов на площади в 1 м². Количественных уловов всего проведено 985.

Для изучения условий существования насекомых на верховых болотах проводились микроклиматические измерения (определение температурного режима воздуха и почвы, влажности воздуха и ветра); описывались микрорельеф и растительность изучаемых болот.

Из собранного энтомологического материала обработан материал по жесткокрылым, чешуекрылым, муравьям, прямокрылым и стрекозам. Частично обработан материал по хоботным, двукрылым, сеноедам.

Главными группами, на обработке которых основана диссертация, являются жесткокрылые и чешуекрылые, представляющие два наиболее многочисленных в отношении видов и особей отряда в энтомофауне верховых болот.

Диссертация состоит из предисловия, семи глав, списка литературы и приложений.

СОСТАВ И ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭНТОМОФАУНЫ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ

Под верховым болотом подразумевается олиготрофная стадия развития болот, характеризующаяся отложением сфагнового торфа, выпуклым мезорельефом, атмосферным питанием, бедностью минеральными веществами, высокой кислотностью, а также специфической растительностью и животным миром, которые образуют характерный биоценоз верхового болота.

Верховые болота являются, наряду с лесами, важнейшими компонентами природного ландшафта Эстонии, охватывая 7—8% площади республики. Высокая заболоченность зависит здесь от благоприятных для развития болот геолого-гидрологических, климатических и др. условий.

Условия обитания животных на верховых болотах характеризуются многими своеобразными и экологически крайними чертами: обилием воды, высокой кислотностью и бедностью почвы, состоящей из сфагновых мхов и сфагнового торфа, однообразным видовым составом и малым количеством жизненных форм растений, а также значительными суточными колебаниями температуры. Поэтому фауна верховых болот значительно отличается от фаун других биоценозов. Наиболее ярко выражена такая экстремность условий обитания в фауне водоемов верховых болот, где многие группы животных (губки, кишечнополостные, пиявки, мшанки, водяные моллюски, ракушковые) вовсе отсутствуют, а многие другие группы представлены лишь отдельными видами. Для наземной фауны верховых болот характерно также относительно небольшое число видов по сравнению со многими другими биоценозами (леса, луга, низинные болота).

Верховое болото является закономерно развивающейся совокупностью мозаично расположенных фрагментов различного типа биоценозов: озерки — типа дистрофных озер; мочажины с травянистой растительностью — лугового типа; кочки и гряды — типа верещатниковых пустошей; участки, покрытые сосной и сфагновым сосняком, — лесного типа. Фауна

любого такого фрагмента несравненно беднее видами, чем фауна аналогичного биоценоза на минеральной почве.

Эти различно устроенные фрагменты болотных биоценозов образуют в определенных сочетаниях различные типы верховых болот (напр. открытое безлесное болото с чередующимися кочками и мочажинами, грядово-озерный комплекс и др.). Каждый такой тип в свою очередь характеризуется свойственным ему составом фауны.

Характерными группами в фауне верховых болот, представленными несколько большим числом видов и высоким обилием особей, являются корненожки, коловратки, клещи-орibatиды, пауки и насекомые.

Насекомые — самая многочисленная группа в мезофауне верховых болот как по числу видов, так и по числу особей. Вместе с пауками они составляют основную массу животного населения во всех ярусах растительности.

Общее число видов насекомых верховых болот, установленных в ЭССР, достигает 800. Наиболее постоянно и с высокой численностью встречаются пять отрядов: жуки (244 вида), чешуекрылые (около 250 видов, из них *Macrolepidoptera* — 129 видов), двукрылые (около 150 видов), хоботные (около 110 видов, из них клопов — 53, цикадовых — 46 и листоблошек — 4 вида) и перепончатокрылые (около 70 видов). Все другие отряды представлены в уловах непостоянно и небольшим числом видов; из них ногохвосты и пузыреногие не изучались, стрекоз установлено 28 видов, поденок 2 вида, веснянок 4 вида, тараканообразных 1 вид, прямокрылых 5 видов, сеноедов 13 видов, ручейников около 20 видов и сетчатокрылых 4 вида.

Анализ энтомофауны в отношении приуроченности к биотопу

К энтомофауне болот относятся виды насекомых с различными требованиями в отношении факторов среды. Их можно различить на основании региональной приуроченности к биотопу на 3 группы: стенотопные виды, обитающие только в одном биотопе, олиготопные виды, встречающиеся в некоторых близких по условиям обитания биотопах (напр., виды кустарничкового верхового болота и верешатников) и политопные виды, встречающиеся в различных биотопах с разными условиями обитания. К группе стенотопных видов относится лишь 2,3—7,7% из всех установленных видов; только у *Macrolepidoptera* процент стенотопных видов достигает 17,7. Группа олиготопных видов наиболее многочисленна у чешуекрылых и у хоботных, в других отрядах (жесткокры-

лые, стрекозы, сеноеды, перепончатокрылые) ей равна или даже более многочисленна группа политопных видов.

К насекомым верховых болот в узком смысле мы относим только виды, обитающие на верховом болоте в продолжении всего своего жизненного цикла и при этом оставляющие потомство из года в год. На основании экологической амплитуды они делятся на 2 группы:

1) характерные или свойственные верховому болоту виды, обитающие и проходящие весь свой жизненный цикл только или преимущественно на верховых болотах и встречающиеся в других биотопозах с очень пониженной жизненностью;

2) факультативные виды, обитающие и проходящие свой жизненный цикл как на болотах, так и в других биотопах.

Насекомые, перешедшие или случайно попавшие на болото из соседних биотопов, составляют особую группу случайных видов. Они обитают на верховых болотах временно и не проходят здесь всего своего жизненного цикла.

В проанализированных отрядах наименьшей оказалась группа характерных видов (напр., у жесткокрылых, 6,3% у *Macrolepidoptera* 21,7%, у полужесткокрылых 4,3%, у цикадовых 2,4% из общего числа видов). Основную массу всей энтомофауны составляют факультативные виды (см. табл. 1).

Таблица 1

Количество характерных, факультативных и случайных видов в ботанических основных группах насекомых верховых болот

	Характерные				Факультативные				Случайные				Итого
	ст	от	пт	Σ	ст	от	пт	Σ	ст	от	пт	Σ	
Coleoptera	9	4	—	13	—	75	51	126	—	28	63	91	230
Macrolepidoptera	23	4	—	27	—	31	16	47	—	33	22	55	129
Heteroptera	2	—	—	2	—	29	6	35	—	6	10	16	53
Cicadina	1	—	—	1	—	20	8	28	—	3	10	13	42
Odonata	1	2	—	3	—	10	8	18	—	1	5	6	27
Formicidae	1	—	—	1	—	9	6	15	—	—	—	—	16
Psocoidea	1	1	—	2	—	1	6	7	—	—	4	4	13

Сокращения: ст — стенопотные виды, от — олиготопные виды, пт — политопные виды.

При анализе состава фауны исключительное значение имеют характерные виды. По происхождению их можно распределить на следующие группы:

1) виды других биотопов, переселившиеся в течение послеледникового периода на верховые болота и обитающие ныне в связи с изменившимися условиями жизни только на этих биотопах (гляциальные реликты.) В большинстве случаев этим видам свойственны низкая численность и сокращающиеся или разрозненные ареалы. Так, среди *Macrolepidoptera* реликтные виды составляют 68% из количества характерных видов;

2) виды, предпочитающие биотоп верхового болота только в данных физико-географических условиях. Сюда относятся виды, живущие в условиях Эстонии на границе ареала или вблизи ее. Так как избирательность вида в отношении биотопа на окраине ареала иная, чем в центре его (в оптимальных условиях существования), то большинство этих видов связано с верховым болотом лишь регионально, и в других частях своего ареала они не ограничиваются этим биотопом, или же предпочитают совершенно иные биотопы. Таким образом, оценка характерности действительна только для энтомофауны в пределах ограниченной территории (в данном случае Эстонской ССР);

3) элемент, возникший в условиях биоценоза самого верхового болота. Верховое болото по своим условиям жизни довольно стабильный биотоп, сравнительно мало изменяющийся в течение столетий и даже тысячелетий. Это обстоятельство способствует образованию характерных для него форм. Сравнительно-экологический анализ ряда пар близких видов чешуекрылых, из которых один вид обитает на верховых болотах, другой — в иных биотопах, указывает на некоторые направления дифференциации, приводящие, как правило, к более резкой стенопотности вида.

Аналогично принятому геоботаниками методу следует различать: 1) виды, характерные для данного биоценоза в пределах всего его ареала и 2) виды, характерные для биоценоза только в известных частях его ареала.

К первой группе можно отнести лишь небольшое число видов: из жесткокрылых *Agonum ericeti* Pz., *Dytiscus lapponicus* Gyll., *Aphthona erichsoni* Ztt., отчасти также *Cantharis paludosa* L. и *Plateumaris discolor* Pz. как типичные болотные виды; из чешуекрылых *Colias palaeno* L., *Argynnis arsilache* Esp., *Celaena haworthii* Curt., вероятно также *Oeneis jutta* Hb., *Anaitis paludata* Thnbg. и *Anarta cordigera* Thnbg. Все другие виды относятся ко второй группе.

Сравнение биоценоза верховых болот с некоторыми другими биоценозами (низинного болота, морского побережья, песков, верещатников) показывает, что процент характерных видов в составе энтомофауны верховых болот является отно-

нительно высоким. Это указывает на высокую степень специализации болотной фауны, обусловленную спецификой условий жизни.

Среди факультативных видов на первом месте (по абсолютным, а также и относительным показателям) стоят олиготопные виды (у жесткокрылых 59,6%, у *Mesolepidoptera* 65,9%, у полужесткокрылых 82,9%, у цикадовых 71,4%) (см. табл. 1). Экологические связи с необходимыми для этих видов условиями жизни выработались вне верхового болота и часто очень старые.

Факультативные виды, имеющие высокую численность, встречаются на верховых болотах с высоким постоянством.

Случайные виды связаны с верховым болотом временными и лабильными связями. Состав этой группы варьирует в разные годы и на разных болотах в значительной степени. Как правило, случайных видов больше всего по окраинам верхового болота. Они обитают на верховом болоте не долго и улетают или погибают из-за неподходящих для них условий жизни. Поэтому и общее число случайных видов гораздо меньше, чем в биоценозах минеральной почвы, где это число часто в несколько раз превышает число всех других видов. Таким образом, сравнительно небольшое число случайных видов указывает также на крайность экологических условий верхового болота.

Анализ энтомофауны верховых болот в отношении численности насекомых

В отношении численности насекомых энтомофауна верховых болот подразделяется на группы (табл. 2):

- 1) видов с малой численностью;
- 2) видов со средней численностью;
- 3) видов с высокой численностью — массовые виды.

Виды первой группы встречаются в уловах сачком (100 ударов) или ситом отдельными экземплярами; виды второй группы встречаются в уловах в небольшом числе (не более 20 особей); виды третьей группы — в большом количестве, во время наибольшей численности всегда более 20 (до 150) особей. Группы численности популяций бабочек и стрекоз определены глазомерно.

В жизни биоценоза самую выдающуюся роль играют массовые виды, как самые важные продуценты и потребители органического вещества. В энтомофауне травяно-кустарничкового яруса таких видов насчитывается 45. В общем числе видов верхового болота они составляют около 5%.

Распределение насекомых по группам численности

	Виды с малой численностью		Виды со средней численностью		Виды с высокой численностью (массовые виды)		Итого	
	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%
Coleoptera	180	76,5	43	18,4	12	5,1	235	100,0
Macrolepidoptera	89	68,8	32	25,0	8	6,2	129	100,0
Heteroptera	36	67,9	14	26,4	3	5,7	53	100,0
Cicadina	32	69,5	9	19,6	5	10,9	46	100,0
Odonata	17	60,7	7	25,0	4	14,3	28	100,0

С П И С О К М А С С О В Ы Х В И Д О В

- Ephemerida** (20)
- (1) 1. *Leptophlebia vespertina* L.
- Odonata**
1. *Lestes sponsa* Hansem.
2. *Enallagma cyathigerum* Charp.
3. *Sympetrum danae* Sulz.
4. *Leucorrhinia albifrons* Burm.
- Blattaria**
1. *Ectobius lapponicus* L.
- Psocoidea**
1. *Hemineura dispar* Tet.
- Thysanoptera**
1. *Taeniothrips ericae* Halid.
- Heteroptera**
- (10) 1. *Lygus pratensis* L.
2. *Stephanitis oberti* Kol.
3. *Stictopleurus crassicornis* L.
- Cicadina**
1. *Neophilaenus lineatus* L.
2. *Cixius similis* Kbm.
3. *Ulopa reticulata* L.
4. *Calligypona distincta* Flor
5. *Ommatidiotus dissimilis* Fall.
- Psyllina**
1. *Psylla ledi* Flor
- Coleoptera**
1. *Cantharis paludosa* Fall.
2. *Podistra pilosa* Payk.
3. *Malthodes fuscus* Waltl.
4. *Cyphon variabilis* Thunbg.
5. *Cyphon padi* L.
6. *Coccinella hieroglyphica* L.
7. *Chilocorus bipustulatus* L.
8. *Lochmaea capreae* L.
9. *Lochmaea suturalis* Thoms.
10. *Aphthona lutescens* Gyll.
11. *Haltica britteni* Scharp.
12. *Micrelus ericae* Gyll.
- Lepidoptera**
- (30) 1. *Argynnis euphrosyne* L.
2. *Oeneis jutta* Hb.
3. *Callophrys rubi* L.
4. *Lycaena argus* L.
5. *Fidonia carbonaria* Cl.
6. *Ematurga atomaria* L.
7. *Anaitis paludata* Thunbg.
8. *Phalacropteryx graslinella* B.
9. *Crambus margaritellus* Hb.
10. *Peronea lipsiana* Schiff.
11. *Argyroproce schulziana* F.
- Diptera**
1. *Tipula melanoceros* Schumm.
2. *Tipula subnodicornis* Zett.
3. *Sepsis cynipsea* L.
4. *Tephritis dilacerata* Lw.
5. *Coenosia pedella* Flln.

Массовые виды образуют основную часть общего числа особей насекомых, заселяющих верховое болото. У жуков, бабочек и цикадовых массовые виды преобладают во всех аспектах в течение года. У клопов массовые виды преобладают весной и осенью; летом у них число видов со средней численностью обычно больше.

Большая часть (75,5%) всех массовых видов относится к факультативным видам. В отношении экологической амплитуды преобладают олиготопные виды, связанные главным образом с вересковыми растительными группировками. Из стенотопных, характерных для верхового болота видов, можно причислить к массовым только 5 видов (11,1%).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СООТНОШЕНИЯ НАСЕКОМЫХ С ВЕРХОВЫМ БОЛОТОМ, КАК СО СРЕДОЙ ОБИТАНИЯ

Так как изучение различных конкретных связей между насекомыми и средой является коренным вопросом экологии насекомых, в работе ему уделяется особое внимание.

Распределение насекомых по типам верховых болот

Распределение насекомых на болотах неодинаковое, в зависимости от мозаичности биотопа.

Самым богатым типом верховых болот по количеству видов и особей является сфагновый сосняк. Особенно многочисленно представлены здесь чешуекрылые и полужесткокрылые. Богатство фауны сфагновых сосняков объясняется более благоприятными условиями обитания, как-то: меньшими суточными колебаниями температуры, меньшим влиянием ветра, сравнительно сухой почвой, более богатой растительностью, лучшими условиями зимовки и большим количеством экологических ниш.

Фауна открытых безлесных участков — самая бедная. Наибольшая численность наблюдается здесь у цикадовых.

При сравнении количества видов, общих для различных типов верхового болота, выяснено, что наиболее сходными между собой являются группировки насекомых безлесных болот, как в пределах одного массива, так и разных массивов. Это обуславливается крайностью условий существования в виду влияния элиминирующих факторов, которое проявляется особенно резко. Фауна болот, покрытых редкой сосной, и сфагновых сосняков имеет на разных массивах значительные различия.

Сравнение энтомофауны различных болотных массивов

показывает, что наиболее важные компоненты — массовые виды — являются для них общими, состав характерных и факультативных видов в значительной степени совпадает. Таким образом, состав энтомофауны верховых болот имеет резко выраженный своеобразный характер и является для данного географического района, в основном, стабильным.

В пределах одного типа верховых болот встречаются значительные различия в пространственном распределении насекомых. Для кочек характерны мезофильные виды, связанные главным образом с растениями семейства вересковых; для мочажин — гигрофильные насекомые, развивающиеся отчасти в мочажинных сфагновых мхах или на других мочажинных растениях. Мочажины заселены насекомыми менее плотно, чем кочки.

Анализ вертикального распределения насекомых показывает, что каждый ярус растительности имеет свои специфические виды насекомых, составляющих основную массу населения яруса. Энтомофауна отдельных ярусов характеризуется свойственными им группами жизненных форм.

Взаимоотношения между насекомыми и растениями

Связь насекомых с отдельными типами верховых болот и болотом в общем зависит у большинства насекомых, (прежде всего у растительноядных) от трофических связей. На основе количественных анализов фауны растений верховых болот, определения объема повреждений растений и анализа связей питания характерных и факультативных видов чешуекрылых выяснено, что самыми предпочитаемыми кормовыми растениями являются вереск, голубика и морошка. В наименьшей степени повреждаются шейхцерия и вороника. Опытами кормления полифагов в лабораторных условиях установлено, что бедность фауны багульника обуславливается содержанием в нем ядовитых веществ, сильно действующих на нервную систему насекомых. Небольшое число насекомых на лионии, пухонесе дернистом и березе карликовой объясняется отчасти произрастанием этих растений в Эстонии на границе своего распространения. Особое место среди кормовых растений для насекомых занимает сосна; ее сравнительно бедная фауна очень специализирована и состоит только из моно- и олигофагов, кормовые связи которых, по всей вероятности, очень древние.

Насекомыми используются в качестве корма лишь крайне небольшая часть всей массы растений болот. Повреждения насекомыми, очевидно, не имеют значительного влияния на рост растений. Поэтому между насекомыми-фитофагами от-

сутствует кормовая конкуренция, чем и можно объяснить относительное обилие массовых видов, принадлежащих к той же жизненной форме и заселяющих близкие экологические ниши.

Анализ пищевой специализации 60 видов гусениц Масго-*lepidoptera* показал, что среди них преобладают полифаги (35 видов или 58,3%), олигофагов всего 13 видов (21,7%), монофагов 12 видов (20%). Из монофагов на первом месте находятся виды, питающиеся на вереске. Единую группу составляют также олигофаги, питающиеся на известных видах семейства вересковых (кроме трех, обитающих на сосне, видов). Вересковые являются основным кормом и для полифагов.

Среди олиго- и монофагов преобладают характерные виды, что указывает на тесную связь между олиготопностью и приуроченностью к небольшому числу кормовых растений.

На основании большого количества видов, связанных с вересковыми растениями (особенно с вереском), а также наличия тесных и хорошо налаженных кормовых взаимоотношений, можно предполагать, что большая часть теперешней фауны верховых болот заселила болото вместе с этими кустарничками. Этот процесс начался, вероятно, уже в бореальном периоде и совершился в основном в течение атлантического периода. Другую значительную часть болотной энтомофауны составляют виды, связанные с гигрофильными травянистыми растениями. Большинство этих насекомых могло заселить болотные биотопы уже в ранней (низинной) стадии последникового развития болотных массивов. На это указывает относительно узкая экологическая амплитуда и сравнительно высокая морозостойкость этих, главным образом, олиготопных видов, предпочитающих болотные биотопы. Кроме того, к фауне верховых болот относится еще ряд позже иммигрировавших видов, в том числе и ряд более южных форм.

Исследование взаимоотношений между насекомыми, посещающими цветки и растениями, показало, что здесь не наблюдается определенной налаженной связи между известными видами насекомых и растениями, а специализация насекомых ограничивается, в зависимости от строения ротового аппарата и органов чувств, посещением цветков определенного типа. У растений верховых болот встречаются следующие типы цветков: 1) чаше- или воронкообразные цветки с легко доступным нектаром (морозка, вереск, багульник). Фауна этих цветков очень богата. Здесь могут кормиться даже насекомые, имеющие короткий сосущий или даже грызущий ротовой аппарат; 2) округло-колокольчиковобразные цветки с отчасти укрытым нектаром (подбел, лиония); их посетители (пчелиные, чешуекрылые, двукрылые) имеют вы-

тянутый сосущий ротовой аппарат; 3) особого устройства цветки с укрытым нектаром (виды клюквы), которые посещаются хорошо приспособленными пчелами с длинным хоботком.

Для растений полноценными опылителями (геми- и эутропными антофилами) являются пчелы и шмели, опыляющие цветки подбела, голубики, клюквы и брусники. Морошка — единственное растение, главными опылителями которого являются гемитропные антофилы, живущие на верховых болотах — сирфиды и бабочки.

В качестве опылителей цветков багульника и вереска играют значительную роль также аллотропные опылители (особенно двукрылые). Вследствие бедности фауны опылителей местные насекомые не в состоянии опылять все болотные растения. Самые лучшие опылители (пчелиные) прилетают на болото с окружающих биотопов. В качестве приспособления к недостаточному опылению насекомыми у болотных растений наблюдается самоопыление. В современный период, в связи с возрастанием общего количества насекомых-опылителей в культурном ландшафте, опыление при помощи насекомых становится более интенсивным также и у болотных растений.

Главной добычей насекомоядных растений (росянки) являются мелкие двукрылые (Tendipedidae, Lycoridae, Heleidae и др.) и перепончатокрылые (Chalcididae). Видовой состав добываемой росянками фауны зависит от величины насекомых, способа их передвижения, места и радиуса их действия, а также от возраста и жизненного состояния растения. Более трех четвертей жертв росянки круглолистной имеет длину от 0,5 до 2 мм. Из более крупных насекомых, попадающих на листья росянки, не могут освободиться лишь отдельные виды с длинными, слабыми крыльями и ногами. На листья росянки попадают насекомые, живущие на моховом покрове или среди растений низко над землей. Насекомые попадают на листья росянки случайно, а не вследствие привлечения со стороны растения, как это предполагалось многими авторами.

Взаимоотношения между отдельными группами насекомых и связи с другими животными

Самое существенное значение во взаимоотношениях между насекомыми имеют кормовые связи. По типам питания в составе энтомофауны по количеству видов и особей значительно преобладают растительноядные насекомые. За ними следуют по численности хищники, паразиты и, наконец, схизофаги. Большинство схизофагов питается растительными остатками, часть же — остатками животного происхождения. Из хищных

насекомых самое выдающееся значение и наибольшую численность имеют муравьи, затем стрекозы, адефаги и клопы.

Муравьи могут вследствие условий увлажнения устраивать свои гнезда только на кочках и грядах. Поэтому плотность их населения на верховом болоте в общем несколько ниже, чем в других биотопах и достигает на открытых безлесных болотах до 20 особей, на болотах с редкой сосной — до 30—50 особей и в сфагновых сосняках — до 100 особей на 1 кв. м. Самым распространенным типом гнезда является подземное гнездо, наиболее соответствующее гигротермическому режиму болотной почвы. Подземный с холмиком тип гнезда встречается только у более термофильных видов *Formica sanguinea* Latr. и *F. exsecta* Nyl. Два вида (*Camponotus herculeanus* L. и *C. ligniperda* Latr.) гнездятся только в стволах мертвых деревьев.

Строгое соответствие температурному режиму данного типа болот выражается также в деталях внутреннего устройства гнезда.

Пища муравьев на верховых болотах состоит из следующих объектов: 1) другие насекомые (главным образом, мелкие двукрылые) и мелкие беспозвоночные; 2) выделение тлей и червецов, выращиваемых и опекаемых муравьями в гнездах или вблизи их на растениях; 3) грибница и склероции выращиваемых муравьями грибов; 4) нектар и прочий растительный корм.

Таким образом, наряду с «хищным» кормом муравьи имеют два важных источника пищи, регулируемых самой колонией: выращивание тлей и червецов (особенно у *Lasius niger* L., *Formica picea* Nyl. и *F. sanguinea* Latr.) и грибов (у видов *Formica* и *Murgica*). Этот корм обеспечивает выживание колоний в неблагоприятные для поисков пищи периоды (в дождливую погоду); возможно, что этот вид корма часто является основным.

Большое значение в истреблении насекомых имеют пауки. Высокая численность пауков наблюдается в болоте, покрытом сосной, особенно в осеннем аспекте.

Насекомые играют значительную роль и в питании некоторых видов птиц. Анализы содержимого желудков болотных птиц показывают, что птицами используется незначительно малая часть видов всей энтомофауны. Полностью выпадают из питания птиц все мелкие виды, большинство насекомых густого кустарничкового яруса, также виды, имеющие защитную окраску или форму тела, или же соответствующие защитные рефлексы. Роль птиц в истреблении насекомых выражается прежде всего в гнездовой период, т. е. в первой половине вегетационного периода.

Птицы имеют значение также как обогатители энтомофауны. Ряд схизофагов может существовать на верховых болотах только благодаря гнездовому материалу, погядкам и остаткам пищи хищных птиц. На обогащенных минеральными веществами местах вокруг гнезд сапсана и серебристой чайки появляются растения (напр. иван-чай) вместе со связанными с ними насекомыми.

По сравнению с птицами, лягушки и ящерицы используют энтомофауну в сфере их деятельности гораздо полнее. Если птицы питаются, главным образом, более крупными, заметными (яркоокрашенными, блестящими и подвижными) насекомыми, то лягушки и ящерицы питаются также и мало заметными видами. Из-за малой численности значение лягушек и ящериц в истреблении насекомых болот еще гораздо меньше, чем значение птиц.

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ НАСЕКОМЫХ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ

На основании фенологии насекомых (особенно взрослых форм) можно различать три преобладающих типа жизненных циклов: весенние виды (имаго появляются в мае или в начале июня), летние виды (имаго появляются в июле) и зимующие во взрослой стадии виды. Из них особенно характерным является последний тип, который представлен на верховых болотах относительно многочисленно (по сравнению, например, с фауной лугов или низинных болот). Это зависит обычно от наличия богатой кормовой базы даже рано весной в виде зимнезеленых кустарничков.

Сезонные изменения в энтомофауне биотопа можно рассматривать как смену аспектов. Под аспектом подразумевается промежуток времени, в течение которого в биотопе наблюдаются известные типичные виды и определенные количественные отношения между массовыми видами.

В сезонной динамике энтомофауны открытого верхового болота можно различать в течение вегетационного периода смену 4-х аспектов:

1) весенний аспект (с апреля до конца мая), характеризующийся ранневесенними видами (*Empis borealis* L., *Tipula subnodicornis* Zett., *Calligypona distincta* Flor и др.) и большим участием во взрослой стадии зимовавших видов;

2) раннелетний аспект (с конца мая до начала июля). Характерный вид — *Cixius similis* Kmb. Максимум весенней фауны цветков; в конце аспекта исчезает большинство зимовавших насекомых;

3) летний аспект (с начала июля до конца второй декады

августа). Отсутствуют зимовавшие во взрослой стадии особи; характерны максимумы численности летних видов, особенно цикад (*Neophilaenus lineatus* L., *Sorhoanus xanthoneurus* Fieb., *Idiodonus cruentatus* Panz., *Ommatidiotus dissimilis* Fall. и др.);

4) осенний аспект — с появления взрослых зимующих насекомых (вторая половина августа) до начала зимовки. Характерны их максимумы численности и резкое уменьшение численности летних видов.

В сезонной динамике верховых болот, покрытых сосной, можно различать следующие аспекты:

1) весенний (с апреля до конца июня) — характеризуется ранневесенними видами, богатой фауной цветков и изобилием зимовавших видов;

2) летний (с конца июня до начала августа) — с характерными летними видами: *Cyphon ochraceus* Steph., *Malthodes fuscus* Waltl., *Lagria hirta* L. и др.;

3) позднелетний — с исчезновения кантарид (начало августа) до появления взрослых зимующих форм (третья декада августа), максимумы цикад;

4) осенний аспект — аналогичен соответствующему аспекту открытых болот.

Особенно важное значение для понимания популяционной динамики имеют вопросы, связанные с зимовкой насекомых.

Все массовые виды зимуют на месте, в условиях болота. Основное место для зимовки — верхний слой мохового покрова толщиной в 10-15 см.

Другая группа насекомых зимует под корой сосен, третья группа — в кустарничковом ярусе. У насекомых этих групп различная продолжительность зимовки и различные приспособления для зимовки.

Сравнение осенней и весенней численности видов, зимующих во взрослой стадии, показывает, что зимой происходит значительное уменьшение числа особей (20-60%), причем в самой меньшей степени страдают зимующие в моховом ярусе виды, а в самой большей мере — виды, зимующие в кустарничковом ярусе. При сравнении зимнего уменьшения численности популяций отдельных видов в различных типах болота, оказывается, что в самой значительной степени страдают популяции (за исключением некоторых хорошо приспособленных видов) открытых болот, где действие элиминирующих факторов явно наиболее значительное. Можно предполагать, что вид наиболее приспособлен к тем условиям зимовки, при которых количество погибших особей наименьшее. Поэтому исследование падения численности в течение зимы дает воз-

возможность оценить степень приспособленности отдельных видов к условиям зимовки в различных условиях.

ИЗМЕНЕНИЯ В ЭНТОМОФАУНЕ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ ПОД ВЛИЯНИЕМ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

Одним из важнейших факторов, связанных с деятельностью человека, следует считать пожары и обжигание верховых болот. Почти все массивы верховых болот имеют в большей или меньшей степени признаки пожаров. Вследствие пожара происходит общее высыхание верхних горизонтов почвы, энергичное распространение вересковых растений и, в связи с этим, увеличение на последующие десятки лет роли насекомых, связанных с вересковыми.

После пожара энтомофауна болот восстанавливается быстро, но очередность заселения отдельными видами в значительной мере зависит от оставшейся или возобновившейся травяной и кустарничковой растительности. В первые годы после пожара фауна гарей разнородна и количественные отношения между видами лабильны. Во время фазы с господством пищицы (первые годы после пожара) в энтомофауне преобладают цикады и блошки, на второй год резко увеличивается численность двукрылых и повышается количество щелкунов. Когда же на 5—6 год после пожара в растительности первое место занимает вереск, формируется более стабильная но обедненная вересковая фауна. К этому времени значительно повышается плотность населения муравьев. В общем фауна гарей гораздо беднее фауны соседних негоревших частей массива.

На тех участках, где происходит добывание торфа, растительность дополняется новыми видами (иван-чай, береза, ива и др.), которые в свою очередь обогащают энтомофауну. На оставшейся первичной растительности преобладает относительно более ксерофильная, связанная с вереском, энтомофауна.

При осушении верхового болота (даже тогда, когда растительность сохраняется и почву не обрабатывают) гигрофильный элемент и характерные виды энтомофауны исчезают очень быстро.

Уменьшается также число факультативных видов и заметно сокращаются популяции оставшихся видов. Только у некоторых политопных видов наблюдается сохранение или даже увеличение численности популяций. Так как видовой состав растительности в таких случаях не изменяется, то новые виды насекомых появляются редко. Энтомофауна этой фазы

процесса осушения гораздо беднее по сравнению с природным болотом, а также и с окультуренным болотом.

Самая бедная насекомыми стадия наступает в период подготовки болотной почвы к культивированию, когда болотная растительность почти удалена.

На осушенном болоте, где на смену болотным растениям приходит растительность минеральных почв, болотная энтомофауна полностью исчезает. Видовой состав и число особей резко возрастает за счет пришедших с минеральной почвы видов и вскоре превышает общую плотность населения энтомофауны бывшего болота. Некоторые болотные виды встречаются здесь лишь случайно или зимой во время зимовки.

Первыми растениями, заселяющими верховые болота, затронутые деятельностью человека, являются иван-чай, и молиния; особенно первый из них очень обычен на осушенных верховых болотах. Вместе с иван-чаем появляется богатая фауна, в которой первое место принадлежит хоботным с массовыми видами клопов и цикад. Высокой численности достигают и двукрылые с очень пестрым и сезонно изменяющимся видовым составом. Богата также фауна цветков иван-чая. Пищевые связи препятствуют, однако, этим насекомым переселиться на неосушенные участки без иван-чая и злаков. Сезонная динамика энтомофауны осушенного болота с иван-чаем и злаками имеет типичный «луговой» характер: число видов, зимующих во взрослой стадии, ничтожно, и поэтому рано весной численность насекомых очень низка. Большинство видов, в том числе и массовых видов, на основании жизненного цикла — летние виды, обуславливающие максимум численности насекомых в летнем аспекте.

На осушенных и окультуренных участках прежних верховых болот нет вредных видов болотных насекомых. Поэтому верховые болота не являются природными очагами вредителей сельского хозяйства. Все вредители, встречающиеся на окультуренных болотных землях, приходят вместе с новой растительностью с минеральной почвы; их численность в общем невелика.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящее исследование показывает, что энтомофауна верховых болот представляет собой в пределах исследованной территории сравнительно стабильный комплекс, сложившийся в основном не менее 4000 лет тому назад. Как компонент биоценоза верхового болота энтомофауна характеризуется сравнительно большим количеством свойственных биоценозу (характерных) видов, определенными закономерностями рас-

пределения видов в различных типах верховых болот, количественными отношениями между отдельными видами, а также сезонными изменениями их численности.

Важнейшей причиной этих характерных черт энтомофауны верховых болот являются экологически своеобразные и даже крайние условия существования. Как показывает изучение экологических связей, другой причиной своеобразного состава энтомофауны является большое количество незаселенных экологических ниш, а также и ослабленная межвидовая конкуренция. Этим объясняется, почему в условиях верховых болот может существовать ряд видов, встречающихся в условиях Эстонии с пониженной жизненностью (реликты и виды, обитающие на периферии своего ареала).

Стабильность условий жизни (по сравнению с другими биотопами данного географического района) способствует выработке приспособлений, ведущих к более резко выраженной стенотопности. Все более существенные связи между насекомыми и средой обитания базируются на кормовых взаимоотношениях и связаны прямо или косвенно с растительностью.

Ведущее значение болотной растительности при определении состава энтомофауны выражается особенно ярко при освоении болот. Удаление и смена растительности приводит к полному уничтожению свойственной верховым болотам фауны. Поэтому верховые болота, как правило, не являются резерватами или очагами вредителей сельского хозяйства.

БЕСПЛАТНО

TÜ RAAMATUKOGU



1 0300 00422696 7