

*На правах рукописи*

**НИКАНОРОВА Ольга Геннадьевна**

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ  
ЭКЗОБИОНТНЫХ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ  
ЮЖНОЙ ПОЛОВИНЫ НИЖЕГОРОДСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ**

**03.00.16 – экология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Нижний Новгород – 2007

Работа выполнена на кафедре зоологии Нижегородского государственного университета имени Н. И. Лобачевского

**Научный руководитель:** доктор биологических наук,  
профессор  
Ануфриев Георгий Александрович

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук,  
профессор  
Постнов Иван Евстафьевич

доктор биологических наук,  
профессор  
Сачков Сергей Анатольевич

**Ведущая организация:** Институт экологии  
Волжского бассейна РАН  
г. Тальяти

Защита состоится « 16 » мая 2007 г. в 15 часов на заседании диссертационного совета Д.212.166.12 Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского по адресу: 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, корп. 1, биологический факультет

E-mail: [ecology@bio.unn.ru](mailto:ecology@bio.unn.ru)

fax: (8312) 65-85-92

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского

Автореферат разослан «\_\_\_» апреля 2007 года

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук,  
доцент

Г. А. Кравченко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность проблемы.**

В условиях постоянно нарастающего антропогенного воздействия на природу одной из наиболее актуальных экологических проблем является сохранение биоразнообразия как важнейшего фактора стабильного функционирования биосферы и развития человеческого общества. Проблеме сохранения биологического разнообразия в настоящее время уделяется достаточно много внимания, её выдвигают в разряд приоритетных. Существует значительное число исследований и публикаций, рассматривающих данный аспект (Израэль, 1985; Чернов, 1991; Марина, Марин, 1995; Соколов, Решетников, 1997; Гелашвили, Розенберг, Ануфриев и др., 1998; Булахов, Емельянов, Пахомов, 2001; Дьяченко, 2001; Емельянов, 2001; Ивашин, 2001; Дмитриева, 2002а, 2002б; Пойрас, Мунтяну, Полихович, 2002; Состояние биоразнообразия..., 2002; Дедюхин, 2004; Миркин, Наумова, 2004; Holling, 1973; Müller, 1977; Wolfgang, 1977; Southwood et al., 1983; Kim, 1992; Lockwood, Pimm, 1994; Koczorowski, Lewinska, 1997 и др).

Оценки состояния регионального биоразнообразия обычно делаются по представительным группам – богатым таксономически и экологически неоднородным. Эколого-фаунистические исследования по насекомым могут служить основой таких оценок. В этом плане немаловажный интерес имеет всестороннее изучение энтомофауны древесного яруса наземных сообществ как составной части исследования биоразнообразия.

Древесный ярус представляет своим обитателям достаточно разнообразные экологические ниши. Л. В. Арнольди (1969) выделил комплексы эндофитобионтов и экзофитобионтов, принципиально различающиеся по отношению к среде. Первые располагаются внутри растительных тканей, вторые ведут свободный образ жизни. В настоящей работе внимание сосредоточено на экзофитобионтах, обитающих в кронах деревьев и кустарников. В качестве модельных групп выбраны насекомые из отрядов – Homoptera (*Cicadinea*, *Aphidinea*), Hemiptera, Coleoptera.

Дендрофильные насекомые играют значимую роль в биогеоценозах. Они являются важным фактором регуляции численности растений и животных, их многочисленность делает их подходящим объектом для экологических исследований. Некоторые виды имеют важное хозяйственное значение, выступая в качестве вредителей лесного и садово-паркового хозяйства. Знание факторов, влияющих на состояние древостоя, необходимо для выработки конкретных рекомендаций в области лесоводства. Однако лесоэнтомологические исследования не должны ограничиваться массовыми видами вредителей, необходимо изучать лесную энтомофауну в целом, включая так называемые индифферентные виды насекомых. В этом отношении актуально изучение эколого-фаунистических комплексов насекомых лесных экосистем. Остаются мало исследованными такие аспекты экологии дендрофильной энтомофауны, как взаимосвязь между биотопической приуроченностью и трофическими связями, широта трофического спектра на протяжении всего жизненного цикла, экология отдельных видов.

Все вышеизложенное определяет актуальность выбранной темы. На территории южной части Нижегородского Заволжья подобные исследования не проводились.

**Цель и задачи исследования.** Целью работы было изучение таксономической и экологической составляющих биоразнообразия дендрофильной энтомофауны

южной половины Нижегородского Заволжья, для реализации которой решались следующие задачи:

1. Выявить таксономическое разнообразие экзобионтных дендрофильных насекомых исследуемого региона.
2. Проанализировать экологическое разнообразие дендрофильных насекомых по приуроченности к жизненным формам растений, трофическим связям на протяжении всего жизненного цикла.
3. Охарактеризовать население дендрофильных насекомых на основных древесных породах.
4. Оценить взаимосвязи между биотопической и трофической приуроченностями на примере модельных групп.
5. Провести ареалогический анализ изученной фауны насекомых

**Научная новизна.** Впервые проведена инвентаризация дендрофильной энтомофауны Homoptera (*Cicadinea*, *Aphidinea*), Hemiptera, Coleoptera южной части Нижегородского Заволжья. Комплекс дендрофильных тлей для Нижегородской области выявлен впервые. Оценена взаимосвязь между трофической и биотопической приуроченностью разных таксонов насекомых. Выявлены зависимости распределения дендрофильных насекомых по основным породам деревьев в разных биотопах. Проанализированы трофические связи и принадлежность к фитобионтным группам на протяжении всего жизненного цикла. Для ряда видов дополнены сведения по кормовой базе.

**Научная и практическая значимость работы.** Результаты исследования вносят дополнения в изучение проблемы биоразнообразия на уровне региона и могут применяться при дальнейших мониторинговых работах. Материалы диссертации используются на кафедре зоологии и общей биологии Нижегородского госпедуниверситета в учебной деятельности студентов, подготовке курсовых, выпускных квалификационных работ, а также на кафедре зоологии Нижегородского университета при составлении кадастровых списков насекомых Нижегородской области. Информация о видах-вредителях важна при проведении мониторинга повреждений лесных культур.

**Публикации и апробация результатов исследований.** Отдельные результаты исследований, послужившие основой для написания диссертационной работы, апробированы на Всероссийской конференции «IV Научные чтения памяти профессора В. В. Станчинского» (Смоленск, 2004), на V Международной конференции молодых ученых «Актуальные проблемы современной науки» (Самара, 2004), на X Международной Пущинской школе-конференции молодых ученых (Пущино, 2006), на Всероссийской конференции, посвященной 100-летию д. б. н. проф. Л. В. Воржевой «Методология и методы научных исследований в области естествознания», на III Международной конференции «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» (Оренбург, 2006), а также на научных семинарах кафедры зоологии ННГУ, кафедры зоологии и общей биологии НГПУ. По результатам исследования опубликовано 6 работ.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы, включающего 352 наименований, в том числе 52 работы на иностранных языках, 2-х приложений, содержащих аннотированный список выявленных видов и таблицы по характеристике населения дендрофильных насекомых. Работа изложена на 287 страницах машинописного текста (из них 140 страниц основного текста), содержит 58 таблиц и 22 рисунка.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность д.б.н, проф. Г. А. Ануфриеву (Н. Новгород, ННГУ), Т. Р. Хрыновой (Н. Новгород, Ботанический сад ННГУ), к.б.н. Л. В. Егорову (Чебоксары, ЧГПУ) за проверку правильности определения материала. Автор также признательна к.б.н. А. В. Стекольникову (Санкт Петербург, Зоологический институт РАН) и д.б.н. С. В. Буга (Минск, Минский университет) за определение тлей. Выполнение и написание данной работы было бы невозможным без постоянного содействия, консультативной помощи и поддержки научного руководителя – проф. Г. А. Ануфриева.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Понятие биоразнообразия. Изученность биоразнообразия дендрофильных насекомых южной половины Нижегородского Заволжья (обзор литературы)**

Рассмотрены виды биоразнообразия и его роль в поддержании устойчивости экосистем. Проведен обзор степени изученности биоразнообразия дендрофильных насекомых южной части Нижегородского Заволжья и основных итогов их исследований в европейской части России.

### **Глава 2. Физико-географическое описание региона исследования**

В главе рассматривается положение района в системах районирования, особенности рельефа, климата, растительности. Более подробно приведены описания типов леса, где проводились исследования дендрофильной энтомофауны.

### **Глава 3. Материал и методы исследования**

Материалом для работы послужили сборы дендрофильных насекомых проводившиеся в Нижегородском Заволжье в Семеновском, Борском и Городецком районах. Исследования осуществлялись в летние сезоны 2001–2003 гг. с использованием традиционных методов (Фасулати, 1971). Всего было сделано 1059 сборов, собрано около 9000 экземпляров насекомых.

Видовое богатство дендрофильных насекомых оценивали с использованием индексов Маргалефа и Менхиника, видовое разнообразие – по индексам Шеннона, вероятности межвидовых встреч. На основе показателя Шеннона рассчитывали индекс выравненности (Песенко, 1982; Мэггаран, 1992). Для выявления общности объектов по качественным данным использовали индекс сходства Чекановского – Сьеренсена (Песенко, 1982). Математическая обработка результатов производилась с помощью программного пакета Excel 2000.

### **Глава 4. Таксономическое разнообразие дендрофильных насекомых исследуемого региона**

Целенаправленного изучения дендрофильной энтомофауны южной части Нижегородского Заволжья не проводилось. В результате наших исследований был выявлен 271 вид экзобионтных дендрофильных насекомых из 176 родов, относящихся к 38 семействам (табл. 1); для них собраны сведения о биологии и экологии видов с указанием местообитаний, кормовых растений, фенологии, количества генераций, зимующих стадий, распространении, которые используются при составлении создаваемого кадастра насекомых Нижегородской области.

Таблица 1

Таксономическое разнообразие дендрофильных Homoptera, Heteroptera, Coleoptera южной части Нижегородского Заволжья

Отряд	Семейство	Число видов	%от общего числа видов	Число родов
Homoptera	Cixiidae	2	4,2	1
	Cicadinea	Aphrophoridae	4	8,3
Aphidinea	Membracidae	1	2,1	1
	Cicadellidae	22	45,8	18
	Adelgidae	1	2,1	1
	Pemphigidae	1	2,1	1
	Drepanosiphidae	4	8,3	4
	Thelaxidae	1	2,1	1
	Chaitophoridae	4	8,3	1
	Aphididae	8	16,7	5
Всего	10	48	100	35
Heteroptera	Nabidae	7	10,3	2
	Anthocoridae	2	2,9	1
	Miridae	29	42,6	15
	Tingidae	1	1,5	1
	Reduviidae	1	1,5	1
	Aradidae	1	1,5	1
	Lygaeidae	2	2,9	2
	Pyrrhocoridae	1	1,5	1
	Coreidae	1	1,5	1
	Rhopalidae	6	8,8	3
	Acanthosomatidae	4	5,9	3
	Pentatomidae	13	19,1	12
Всего	12	68	100	43
Coleoptera	Carabidae	2	1,3	2
	Scaphidiidae	1	0,6	1
	Scarabaeidae	4	2,7	4
	Buprestidae	3	1,9	3
	Elateridae	11	7,1	8
	Cantharidae	12	7,7	3
	Byturidae	1	0,6	1
	Coccinellidae	22	14,2	15
	Lagriidae	1	0,6	1
	Cerambycidae	10	6,5	9
	Chrysomelidae	29	18,7	16
	Anthibidae	2	1,3	2
	Rhynchitidae	5	3,2	4
	Attelabidae	1	0,6	1
	Apionidae	11	7,1	6
	Curculionidae	40	25,9	21
Всего	16	155	100	98

В отряде Homoptera отмечено 9 семейств. В подотряде Cicadinea по видовому богатству выделяются семейство Cicadellidae (22 вида – 45,8 %) и семейство Aphrophoridae (4 вида – 8,3 %). В подотряде Aphidinea более многочисленными по количеству видов были семейства Aphididae (8 видов – 16,7 %), Chaitophoridae (4 вида – 8,3 %), Drepanosiphidae (4 вида – 8,3 %).

Отряд Heteroptera представлен 13 семействами из которых лидируют Miridae (29 видов – 42,6 %), Pentatomidae (13 видов – 19,1 %), Nabidae (7 видов – 10,3 %), Rhopalidae (6 видов – 8,8 %), Acanthosomatidae (4 вида – 5,9 %).

Отряд Coleoptera представлен 16 семействами. По количеству видов лидируют семейства Curculionidae (40 видов – 25,9 %), Chrysomelidae (29 видов – 18,7 %), Coccinellidae (22 вида – 14,2 %), Cantharidae (12 видов – 7,7 %), Arionidae (11 видов – 7,1 %), Elateridae (11 видов – 7,1 %), Cerambycidae (10 видов – 6,5 %).

## **Глава 5. Экологическое разнообразие дендрофильных насекомых южной половины Нижегородского Заволжья**

### **5.1. Разнообразие дендрофильных насекомых по трофическим связям**

По объекту питания изучаемых в нашей работе дендрофильных насекомых разделили на фитофагов, зоофагов и зоофитофагов. При оценке широты трофического спектра фитофагов использовали классификацию А. Ф. Емельянова (1964) с дополнениями А. Ю. Исаева (1994). Кормовыми растениями считают лишь те, на которых проходит развитие личинки. Однако многими исследователями у ряда видов насекомых зарегистрированы случаи дополнительного питания на нехарактерных для развития личинок растениях (Земкова, 1980; Пучков, 1956; Винокуров, 1979; Дмитриева, 2005; и др.). Часто личиночная и имагинальная стадии насекомых отличаются широтой трофического спектра и относятся в разным фитобионтным группам. При выделении трофических и фитобионтных групп учитывались связи с кормовыми растениями на протяжении всего жизненного цикла.

По широте трофического спектра было выделено 3 группы растений:

основные растения, на которых происходит развитие личинки и, как правило, дальнейшее питание имаго;

дополнительные растения, на которых происходит питание имаго; связи насекомых с дополнительным растением являются постоянными, закономерно повторяющимися из поколения в поколение;

случайные древесно-кустарниковые растения, для хортобионтов – древесно-кустарниковые при пробном питании.

#### **5.1.1. Разнообразие дендрофильных цикадовых и тлей по трофическим связям**

Для фауны цикадовых характерно преобладание видов-олигофагов (Емельянов, 1967; Ануфриев, Кириллова, 1998). Среди выявленных дендрофильных цикадовых высока доля полифагов (табл. 2). Олигофаги и монофаги представлены группами цикадовых, относящихся к более узким фитобионтным группам (дендробионты мелколиственных, широколиственных, хвойных); они трофически связаны с растениями в пределах одного семейства или рода: Salicaceae, Betulaceae, *Picea*. Вероятно, количество видов олигофагов и монофагов должно быть большим за счет видов, определенных только до рода. Согласно А. Ф. Емельянову (1967) преимущественной эволюции в сторону

олигофагии способствуют, с одной стороны, малые размеры и малая подвижность фитофагов, с другой – высокая степень обилия кормового растения и его устойчивость в историческом плане, значительная величина его индивидуальной фитомассы, его систематическая обособленность и др. Условия, способствующие формированию и сохранению полифагов, во многом противоположны.

**Таблица 2**

**Разнообразие дендрофильных цикадовых по трофическим группам**

Трофический спектр	Видов	%
Монофаги	3	10,3
Олигофаги	12	41,4
узкие	8	27,6
широкие	3	10,3
широкодизъюнктивные	1	3,5
Полифаги	14	48,3
узкие	1	3,5
широкие	13	44,8
Всего	29	100

Ядро группировки дендрофильных цикадовых-олигофагов составляют олигофаги ивовых. Семейство Salicaceae занимает аналогичное место по числу олигофагов в фауне цикадовых Приморья (Ануфриев, 1985), Казахстана (Митяев, 1971б; Колова, 2000). Большую часть среди цикадовых-олигофагов составляют узкие олигофаги, причем роды *Salix* L., *Populus* L., *Betula* L., имеющие значительное число узких олигофагов, обладают значительным числом доминантов в растительности исследуемого района.

Большинство тлей специфичны на кормовых растениях являясь узкими олигофагами (Мордвилко, 1929). Среди выявленных дендрофильных тлей, большинство видов также относятся к олигофагам (табл. 3). Преобладают олигофаги семейства Salicaceae (8 видов) и семейства Betulaceae (5 видов).

**Таблица 3**

**Разнообразие дендрофильных тлей по трофическим группам**

Трофический спектр	Видов первого поколения (%)	Видов второго, третьего поколений (%)
Монофаги		1 (5,3)
Олигофаги	18 (94,7)	15 (78,9)
узкие	16 (84,2)	12 (63,2)
широкие	2 (10,5)	3 (15,8)
Полифаги узкие		1 (5,3)
Полифаги широкие	1 (5,3)	2 (10,5)
Всего	19 (100)	19 (100)



### 5.1.2. Разнообразие дендрофильных клопов по трофическим связям

По пищевым связям среди дендрофильных клопов выделяются хищники (зоофаги), растительноядные виды и виды со смешанным питанием (зоофитофаги). Зоофагами являются все виды семейств Nabidae, Anthocoridae, Reduviidae, некоторых родов семейств Miridae, Lygaeidae, Pentatomidae. Зоофитофагия выявлена среди представителей семейства Miridae. Растительноядные дендрофильные клопы представлены в наших сборах семействами Miridae, Tingidae, Aradidae, Lygaeidae, Coreidae, Rhopalidae, Acanthosomatidae, Scutelleridae, Pentatomidae. Среди выявленных полужесткокрылых преобладают фитофаги, затем следуют зоофаги и зоофитофаги (табл. 4). По литературным данным большинство растительноядных клопов относится к олигофагам (Винокуров, 1979). В наших сборах среди дендрофильных видов явно преобладают полифаги, как в личиночной, так и в имагинальной стадии. Из 25 видов олигофагов, собранных с деревьев, лишь 3 вида развиваются на деревьях. Шесть видов являются хортобионтами – олигофагами в личиночной стадии, а в стадии имаго переходят в группу полифагов. Остальные виды-олигофаги (16 видов) являются хортобионтами и обнаружены на деревьях либо в случае пробного питания, либо в результате случайного пребывания.

Высокую долю полифагов среди полужесткокрылых можно объяснить двумя причинами: 1) за счет расширения трофического спектра на стадии имаго; 2) вероятно для дендрофильных клопов характерен более широкий трофический спектр, в отличие от клопов-хортобионтов, большинство которых являются олигофагами злаковых.

Таблица 4

#### Разнообразие дендрофильных полужесткокрылых по трофическим группам

Трофический спектр	Личинки (%)	Имаго (%)
Зоофаги	19 (32,2)	19 (27,9)
Зоофитофаги	9 (15,3)	9 (13,3)
Фитофаги в т. ч.:	31 (52,5)	40 (58,8)
монофаги	2 (3,4)	2 (2,9)
олигофаги	3 (5,1)	3 (4,4)
полифаги	26 (44,1)	35 (51,5)
Всего видов	59 (100)	68 (100)

### 5.1.3. Разнообразие дендрофильных жуков по трофическим связям

К группе зоофагов относятся представители семейств Coccinellidae, Carabidae. Зоофитофагия выявлена у представителей семейств Elateridae и Cantharididae. Мицетофагами являются *Scaphidium quadrimaculatum*, *Thea vigintiduopunctata*. Растительноядные жуки представлены в наших сборах семействами Curculionidae, Apionidae, Anthribidae, Rhynchitidae, Attelabidae, Chrysomelidae, Cerambycidae, Scarabaeidae, Vuprestidae, Elateridae, Byturidae, Coccinellidae, Lagriidae (табл. 5).

Среди выявленных дендрофильных жуков преобладают фитофаги. Среди фитофагов в личиночной стадии соотношение олигофагов и полифагов равнозначное. На стадии имаго количество полифагов увеличивается вдвое. Трофические связи жуков на стадии имаго более многообразны и многие виды не

проявляют специфичности при питании на деревьях и кустарниках. Рядом авторов отмечено, что в начале и конце вегетационного периода часть хортобионтов переходит к питанию на деревьях (Шалапенко, 1960; Тимченко, Тремль, 1963; Солодовникова, 1975; Дмитриева, 2001, 2005а, 2005б). Некоторые виды личинок жуков развивается в почве, а на стадии имаго дополнительно питаются на деревьях и кустарниках.

**Таблица 5**

**Разнообразие дендрофильных жуков по трофическим группам**

Трофический спектр	Личинки (%)	Имаго (%)
Зоофаги	23 (20,9)	23 (14,8)
Зоофитофаги		14 (9,0)
Мицетофаги	2 (1,8)	2 (1,4)
Фитофаги в т. ч.:	85 (77,3)	116 (74,8)
монофаги	9 (8,2)	3 (1,9)
олигофаги	34 (30,9)	29 (18,7)
узкие	10 (9,1)	9 (5,8)
узкозизъюнктивные	1 (0,9)	1 (0,6)
широкие	18 (16,4)	13 (8,4)
широкодизъюнктивные	5 (4,5)	6 (3,9)
полифаги	42 (38,2)	84 (54,2)
узкие	8 (7,3)	7 (4,5)
широкие	34 (30,9)	77 (49,7)
Всего видов	110 (100)	155 (100)

Таким образом, среди жуков наблюдается значительное расширение трофического спектра от личинки к имаго. Это отличается от цикад и тлей, которые и в личиночной, и имагинальной стадиях занимают, как правило, одну трофическую нишу. Кроме того, жукам с грызущим ротовым аппаратом, питающимся смесью растительных тканей, легче переходить с одного кормового растения на другое, они встречают меньше этологических, а зачастую и биохимических барьеров. Цикадовым и тлям с сосущим ротовым аппаратом, пища которых сок или жидкое содержимое клеток, присуща более строгая трофическая приуроченность. Для дендрофильных полужесткокрылых характерна высокая доля полифагов на протяжении всего жизненного цикла.

В целом для дендрофильных насекомых характерна более широкая пищевая специализация по сравнению с хортобионтами. Среди обитателей древесно-кустарниковой растительности высока доля полифагов, олигофаги и монофаги в основном приурочены к ивовым и березовым, которые занимают значительное место в растительных сообществах исследуемого региона.

**5.2. Разнообразие по приуроченности к жизненным формам растений (фитобионтные группы)**

По признаку обитания дендрофильных насекомых на разных жизненных формах растений были выделены следующие фитобионтные группы.

1. Дендробионты – обитатели деревьев, в том числе а) хвойных; б) мелколиственных; в) широколиственных пород.
2. Дендротамнобионты – обитатели деревьев и кустарников.

3. Дендротамнохортобионты – обитатели деревьев, кустарников и травянистого яруса наземных экосистем.

4. Тамнобионты – обитатели кустарников.

5. Тамнохортобионты – обитатели кустарников и травянистого яруса.

Аналогичную классификацию использовали Г. А. Ануфриев, В. И. Кириллова (1998).

### 5.2.1. Разнообразие дендрофильных цикадовых и тлей по приуроченности к жизненным формам растений

Среди выявленных дендрофильных цикадовых преобладают дендробионты – 41,4% и дендротамнобионты – 34,5%, в сумме они составляют 75,7%. В группе дендробионтов более многочисленными оказались дендробионты мелколиственных (27,7%), трофически связанные с ивами, тополями, березами. На группу дендротамнохортобионтов приходится 17,2% видов (табл. 6).

Таблица 6

#### Распределение дендрофильных цикадовых по фитобионтным группам

Фитобионтная группа	Число видов	%
Дендробионты в т. ч.:	12	41,4
дендробионты (без приуроченности)	1	3,4
дендробионты хвойных	1	3,4
дендробионты мелколиственных	8	27,7
дендробионты широколиственных	2	6,9
Дендротамнобионты	10	34,5
Дендротамнохортобионты	5	17,2
Тамнохортобионты	2	6,9
Всего	29	100

Среди выявленных дендрофильных тлей преобладают дендротамнобионты (47,3%) и дендробионты (42,1%), трофически связанные с ивами и березой (табл. 7). Такое распределение связано с тем, что цикадовые и тли являются фитофагами с узким трофическим спектром на протяжении всего жизненного спектра.

Таблица 7

#### Распределение дендрофильных тлей по фитобионтным группам

Фитобионтная группа	Число видов	%
Дендробионты в т. ч.:	8	42,1
дендробионты хвойных	1	5,3
дендробионты мелколиственных	6	31,5
дендробионты широколиственных	1	5,3
Дендротамнобионты	9	47,3
Тамнобионты	1	5,3
Тамнохортобионты	1	5,3
Всего	19	100

### 5.2.2. Разнообразие дендрофильных клопов по приуроченности к жизненным формам растений

Среди выявленных дендрофильных полужесткокрылых преобладают дендротамнохортобионты, как на стадии личинки (57,6%), так и на стадии имаго

(64,8%). Дендробионты и дендротамнобионты в сумме составляют 39% – на стадии личинки и 33,8% – на стадии имаго (табл. 8).

Преобладание видов в группе дендротамнохортобионтов можно объяснить: 1) наличием хищных видов; 2) большим количеством в сборах видов-полифагов (см. глава 4).

**Таблица 8**

**Распределение дендрофильных полужесткокрылых по фитобионтным группам**

Фитобионтная группа	Личинки (%)	Имаго (%)
Дендробионты в т. ч.	10 (16,9)	10 (14,7)
дендробионты (без приуроченности)	5 (8,5)	5 (7,4)
дендробионты хвойных	4 (6,7)	4 (5,9)
дендробионты широколиственных	1 (1,7)	1 (1,4)
Дендротамнобионты	13 (22,1)	13 (19,1)
Дендротамнохортобионты	34 (57,6)	44 (64,8)
Тамнохортобионты	2 (3,4)	1 (1,4)
Всего	59 (100)	68 (100)

**5.2.4. Разнообразие дендрофильных жуков по приуроченности к жизненным формам растений**

Среди дендрофильных жесткокрылых на стадии личинки преобладают дендротамнобионты (42,7%) и дендробионты (30%). В сумме эти фитобионтные группы составляют 72,7% (табл. 9). На группу дендротамнохортобионтов приходится 25,5%. Среди дендробионтов преобладают дендробионты хвойных и дендробионты без строгой приуроченности к определенным породам деревьев (по 10,9%). В имагинальной стадии соотношение фитобионтных групп меняется: преобладают дендротамнохортобионты (49,7%), на дендротамнобионтов приходится – 33,5%, а на дендробионтов лишь – 14,2%. У жуков на стадии имаго происходит расширение трофического спектра (см. главу 4), вследствие чего возрастает число видов в группе дендротамнохортобионтов

**Таблица 9**

**Распределение дендрофильных жуков по фитобионтным группам**

Фитобионтная группа	Личинки (%)	Имаго(%)
Дендробионты в т. ч.	33 (30,0)	22 (14,2)
Дендробионты (без приуроченности)	12 (10,9)	10 (6,5)
Дендробионты хвойных	12 (10,9)	7 (4,5)
Дендробионты мелколиственных	7 (6,4)	3 (1,9)
Дендробионты широколиственных	2 (1,8)	2 (1,3)
Дендротамнобионты	47 (42,7)	52 (33,5)
Дендротамнохортобионты	28 (25,5)	77 (49,7)
Тамнохортобионты	2 (1,8)	4 (2,6)
Всего	110 (100)	155 (100)

## Глава 6. Распределение дендрофильных насекомых по основным древесным породам

Для характеристики комплексов дендрофильных насекомых по породам деревьев были использованы сведения о встречаемости видов, наличии видов доминантов, видовом богатстве и видовом разнообразии.

Встречаемость видов на определенных породах деревьев оценивалась как доля пород, на которых он встречен, ко всем обследованным породам (косвенно отражает степень полифагии на растениях одной жизненной формы), а встречаемость вида на конкретной породе определялась аналогично как доля проб, в которых встречен вид. Для оценки относительного обилия вида была использована пятибалльная ограниченная сверху логарифмическая шкала оценки относительного обилия видов, предложенная Ю. А. Песенко (1982). К доминирующим отнесены виды, численность которых в сборах соответствовала четвертому и пятому баллам шкалы оценки.

Таблица 10

### Значения структурных показателей фауны дендрофильных цикадовых по породам деревьев

Показатели	Древесно-кустарниковые породы										
	береза	дуб	ель	ива	клен	липа	ольха	осина	рябина	черемуха	сосна
<i>S</i>	28	13	12	29	5	13	8	14	15	6	5
<i>N</i>	479	96	60	195	36	71	47	569	128	33	30
<i>D<sub>Mg</sub></i>	4,37	2,62	2,68	5,16	1,11	2,81	1,92	2,04	2,88	1,44	1,17
<i>D<sub>Mch</sub></i>	1,23	1,24	1,54	2,07	0,83	1,54	1,16	0,58	1,32	1,04	0,91
<i>H</i>	2,39	1,95	1,89	2,55	1,40	1,98	1,69	0,62	1,58	1,50	1,06
<i>E</i>	0,72	0,76	0,76	0,76	0,87	0,71	0,81	0,23	0,58	0,83	0,66
<i>PIE</i>	0,86	0,79	0,79	0,87	0,72	0,82	0,76	0,21	0,63	0,74	0,56
* <i>SD<sub>числ.</sub></i>	4	1	3	3	2	3	2	1	2	1	2
** <i>SD<sub>встреч.</sub></i>	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0

В этой и последующих таблицах: *S* – видовое богатство, *N* – численность, *PIE* – вероятность межвидовых встреч, *H* – индекс Шеннона, *D<sub>Mg</sub>* – индекс Маргалефа, *D<sub>Mch</sub>* – индекс Менхиника, *E* – выравненность, \**SD<sub>числ.</sub>* – число доминантов по численному обилию, \*\**SD<sub>встреч.</sub>* – число видов с высокой встречаемостью.

Общая встречаемость цикадовых на всех породах деревьев наиболее высока у *Aphrophora alni* – 1, *A. costalis*, *Hesium domino* – по 0,72, *Speudotettix subfuscus*, *Populicerus populi* – по 0,63., *Philaenus spumarius* – 0,54. У 15 видов средние показатели встречаемости. У 35 видов встречаемость минимальна (отмечены на 1–2 породах деревьев). Высокая встречаемость монофага осины *Populicerus populi* на разных породах деревьев связана с высоким численным обилием этого вида и расселением через другие произрастающие рядом породы. У широких полифагов

*Aphrophora alni* и *Hesium domino* встречаемость на отдельных породах также имеет высокие и средние показатели. Высокие и средние показатели встречаемости на отдельных породах отмечены у специализированных видов: *Kybos lindbergi*, *Oncopsis flavicollis*, *O. subangulata* на березе, *Iassus lanio*, *Eurhadina pulchella* на дубе, *Pithyotettix abietinus* на ели, *Macropsis* spp., *Populicerus confusus* на иве, *Oncopsis alni* на ольхе, *Populicerus populi* на осине.

По суммарным сборам со всех исследуемых пород деревьев доминантами были *Populicerus populi*, *Aphrophora alni*, *Hesium domino*. На березе доминантами оказались – *Aphrophora alni*, *Hesium domino*, *Oncopsis flavicollis*, *O. sp.*; на дубе – *A. alni*; на ели – *A. alni*, *Pithyotettix abietinus*, *Speudotettix subfuscus*; на иве – *A. alni*, *Macropsis* spp, *Populicerus confuses*; на клене – *A. alni*, *S. subfuscus*; на липе – *A. alni*, *O. subangulata*, *Cixius distinguendus*; на ольхе – *Oncopsis alni*, *A. alni*; на осине – *Populicerus populi*; на рябине – *A. alni*, *P. populi*; на черемухе – *A. alni*; на сосне – *A. alni*, *H. domino*.

Подводя итог анализу распределения цикадовых на разных породах деревьев, можно отметить следующее. Фауна дендрофильных цикадовых не отличается высоким видовым богатством. Для каждой породы деревьев характерен определенный набор специализированных видов. Наибольшее число видов связано с березой и ивой (табл. 10). Низкие значения индекса Шеннона (0.62) и *PIE* (0.21) для осины объясняются монодоминантностью энтомосообщества, обусловленной высокой численностью *Populicerus populi*.

Наибольшее разнообразие клопов отмечено на иве (*PIE*=0,95; *N*=3,38) и березе (*PIE*=0,93; *N*=3,29), где богатый видовой состав сочетается с равномерным распределением видов по облиям (табл. 11). На остальных породах деревьев эти индексы принимают также высокие и средние показатели (*N* колеблется от 2,56 до 2,99; *PIE* от 0,87 до 0,93), что связано с высокой выравненностью видов по их облиям (*E* колеблется от 0,80 до 0,92).

**Таблица 11**

**Значения структурных показателей фауны дендрофильных полужесткокрылых по породам деревьев**

Показатели	Древесно-кустарниковые породы										
	береза	дуб	ель	ива	клен	липа	ольха	осина	рябина	черемуха	сосна
<i>S</i>	56	25	19	45	20	26	29	32	33	16	21
<i>N</i>	330	91	142	191	54	147	75	88	242	46	69
<i>D<sub>Mg</sub></i>	9,47	5,32	3,63	8,37	4,76	5,00	6,48	6,92	5,82	4,44	4,72
<i>D<sub>Mch</sub></i>	3,07	2,53	1,59	3,25	2,72	2,14	3,34	3,41	2,12	2,45	2,52
<i>H</i>	3,29	2,97	2,39	3,38	2,76	2,62	2,99	2,95	2,95	2,56	2,75
<i>E</i>	0,81	0,92	0,81	0,88	0,92	0,80	0,88	0,85	0,83	0,92	0,90
<i>PIE</i>	0,93	0,93	0,87	0,95	0,92	0,87	0,92	0,91	0,92	0,91	0,91
* <i>SD<sub>числ</sub></i>	1	0	1	1	0	1	1	1	2	0	0
** <i>SD<sub>встреч</sub></i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

У клопов общая встречаемость на разных породах деревьев наиболее высока у *Palomena prasina*, *Nabis rugosus*, *Lygus punctatus*, *L. wagneri*, *Anthocoris nemorum* – по 0,90, *Coreus marginatus*, *Kleidocerys resedae*, *Elasmotherus interstinctus*, *L. pratensis*, *L. rugulipennis* – по 0,81, *N. limbata* – 0,72, *Aelia acuminata*, *Stenodema calcarata*, *S. laevigata*, – по 0,63, *Rhapalus parapunctatus*, *Arma custos* – по 0,54. У 32 видов средние показатели встречаемости. У 47 видов показатели встречаемости имеют низкие значения (отмечены на 1–2 породах деревьев). Средние показатели встречаемости отмечены у *Anthocoris nemorum* на липе, рябине, ольхе; *Palomena prasina* – на березе, осине, липе, дубе, иве; *Lygus pratensis* – на березе; *Kleidocerys resedae* – на липе, дубе, рябине, черемухе; *Stenodema calcarata* – на березе, рябине; *Pinalitus rubricatus* – на ели; *Elasmucha betulae* – на рябине, ели; *Coreus marginatus* – на осине, рябине и березе.

По суммарным сборам со всех исследованных пород деревьев доминантными были *Anthocoris nemorum*, *Elasmucha betulae*, *Lygus pratensis*, *Palomena prasina*, *Stenodema calcarata*. На отдельных породах доминантами оказались: *L. pratensis* – на березе и ели, *P. prasina* – на иве, *An. nemorum* – на липе и ольхе, *S. calcarata* – на осине, *El. betulae* и *Nabis rugosus* – на рябине.

Особенностью распределения клопов по породам деревьев является высокие показатели видового разнообразия на разных породах деревьев, что связано с выравненностью видов по их обилиям.

У жуков наиболее высокие значения разнообразия характерны для дуба (PIE=0,92; H=3,24) и ивы (PIE=0,91; H=3,32) (табл. 12). Наименьшим разнообразием отличаются клен (PIE=0,59; H=1,70) и ольха (PIE=0,68; H=1,98). Средние значения разнообразия на березе (PIE=0,77; H=2,42) объясняются невыравненностью видов по обилию ( $E=0,54$ ), с численным преобладанием *Str. capitatum* и в меньшей степени *Ph. maculicornis*. Высокий показатель разнообразия по вероятности межвидовых встреч на черемухе (PIE=0,84) при низком видовом богатстве и невысокой численности, зависит от выравненности видов по их обилиям ( $E=0,77$ ).

Встречаемость жуков на разных породах деревьев наиболее высока у *Strophosoma capitatum* – 1, *Protapion fulvipes*, *Calvia quatuordecimguttata*, *Coccinella septempunctata*, *Propylaea quatuordecimpunctata* – 0,90, *Lagria hirta* – 0,81, *Phyllobius argentatus*, *Ph. pyri*, *C. decimguttata*, *Prosternon tessellatum*, *Rhagonycha nigriventris* – 0,72, *Ph. maculicornis*, *Thea vigintiduopunctata*, *Trachys minuta* – 0,63, *Sciaphilus asperatus*, *Tachyerges stigma*, *Athous subfuscus*, *Cantharis nigricans*, *Cantharis pallida* – 0,54. У 54 видов средние показатели встречаемости. В остальных случаях встречаемость минимальна – 0,08–0,16. У большинства видов с низкой общей встречаемостью встречаемость на отдельных породах деревьев также низка, средние значения отмечены для *Anthonomus conspersus* и *Involvulus cupreus* на рябине, *Vyctiscus populi* – на иве и осине, *Melanapion minimum* и *Curculio salicivorus* – на иве, *Polydrosus cervinus* – на березе, *Oxystoma opeticum* – на клене. При средней общей встречаемости регулярные поимки отмечены у *Tachyerges stigma*, *T. salicis*, *T. decoratus*, *Crepidodera fulvicornis*, *Gonioctena viminalis*, *G. linnaeana*, *Trachys minuta* на иве, *Plagioderia versicolora*, *Phratora vulgatissima*, *Chrysomela populi* – на иве и осине, *Zeugophora subspinosa* – на осине, *Agelastica alni*, *Linnaeidea aenea* – на ольхе, *Galerucella lineola* – на ольхе и иве, *Anthonomus phyllocola* – на сосне, *Polydrosus ruficornis*, *Deporaus betulae* – с березы, *Lochmaea caprea* – с березы и ивы, *O. rusci* – с березы и клена, *Pachybrachys hieroglyphicus*, *Luperus*

*flavipes*, *Rhagonycha nigriventris* – с дуба, *Phyllopertha horticola* – с дуба и ивы, *Dalopius marginatus* – с ели и черемухи. У *Pr. fulvipes* наиболее высокая встречаемость на клене и липе, *Ph. pyri* – с ивы и осины, *Ph. maculicornis* – с березы, *P. quatuordecimpunctata* – с березы, *Str. capitatum* – на хвойных (ель, сосна), а также на рябине и березе.

Таблица 12

**Значения структурных показателей фауны дендрофильных жуков по породам деревьев.**

Показатели	Древесно-кустарниковые породы										
	береза	дуб	ель	ива	клен	липа	ольха	осина	рябина	черемуха	сосна
S	83	61	36	107	24	38	35	65	55	29	43
N	1519	473	375	1356	234	325	746	936	519	117	384
$D_{Mg}$	11,19	9,74	5,90	14,7	4,21	6,39	5,14	9,35	8,63	5,87	7,05
$D_{Mch}$	2,12	2,80	1,85	2,90	1,56	2,10	1,28	2,12	2,41	2,68	2,19
H	2,42	3,24	2,23	3,32	1,70	2,36	1,98	2,25	2,27	2,59	2,40
E	0,54	0,79	0,62	0,71	0,53	0,65	0,55	0,53	0,56	0,77	0,63
PIE	0,77	0,92	0,79	0,91	0,59	0,78	0,68	0,79	0,71	0,84	0,75
*SD <sub>числ</sub>	2	3	1	3	1	1	2	3	2	2	1
**SD <sub>встреч</sub>	2	2	1	1	1	1	2	1	1	0	1

Суммарно по сборам со всех исследуемых пород деревьев доминантными были *Str. capitatum*, *Ph. maculicornis*, *Ph. pyri*, *Pr. fulvipes*, *Ag. alni*, *L. caprea*, *Ph. vulgatissima*. Высокое численное обилие было зарегистрировано для *Str. capitatum* на березе, дубе, ели, рябине, сосне, *Pr. fulvipes* – на дубе, клене, липе, ольхе, рябине, *Ph. maculicornis* – на березе, осине и черемухе, *Ph. pyri* – на осине и черемухе, *Ph. argentatus* – на дубе, *L. caprea*, *C. fulvicornis* – на иве, *Ph. vulgatissima* – на иве и осине, *Ag. alni* – на ольхе.

Подводя итог распределению дендрофильных насекомых по породам деревьев можно отметить следующее. Фауна дендрофильных цикадовых не отличается высоким видовым богатством (по сравнению с жуками и клопами). Наибольшее разнообразие цикадовых отмечено на березе и ивах. Особенностью распределения клопов по породам деревьев является высокие показатели видового разнообразия на разных породах деревьев, что связано с выравненностью видов по их обилиям. Наибольшее разнообразие отмечено на березе и ивах. Высокие показатели разнообразия жуков отмечены для дуба и ив, наименьшим разнообразием характеризуются клен и ольха. Ведущим фактором разнообразия выступает выравненность видов по обилиям, в меньшей степени – видовое богатство.

По суммарным сборам видовое разнообразие экзобионтных дендрофильных насекомых возрастает во вторичных (береза) и интразональных пойменных (ивы и дуб) лесах по сравнению с коренными зональными (ель), что связано с относительно высоким видовым богатством на березе и ивах и значительной выравненностью распределения численности на этих породах и дубе (рис.1, рис.2).



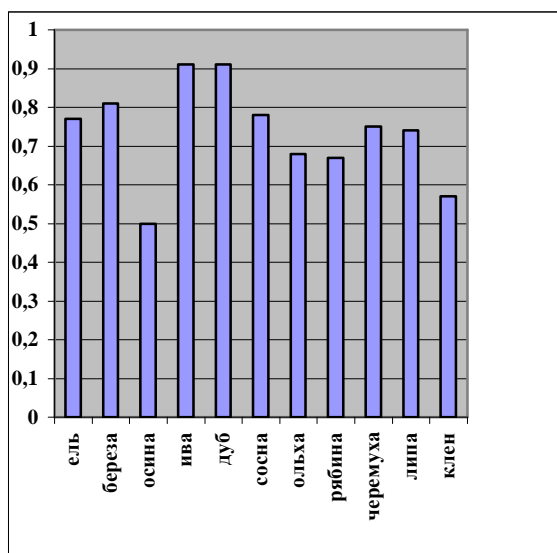


Рис.1 Видовое разнообразие (PIE) дендрофильных насекомых на основных древесных породах

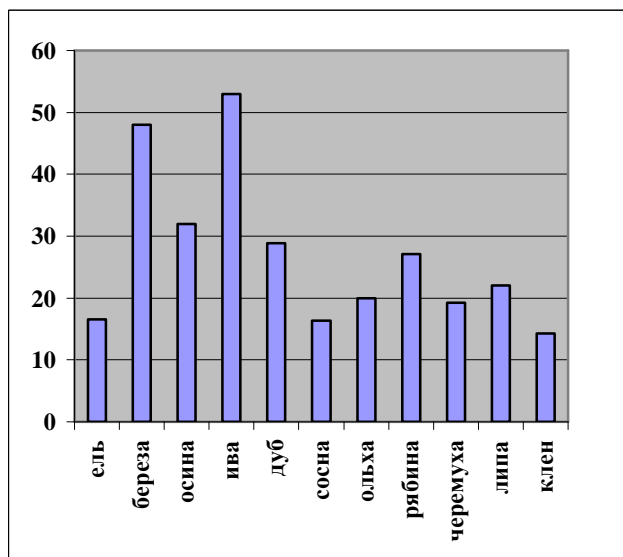


Рис.2 Видовое богатство (%) дендрофильных насекомых на основных древесных породах

## Глава 7. Распределение дендрофильных насекомых по породам деревьев в различных биотопах

Отдельные случаи фаунистических различий консументов одних и тех же (или близких) видов растений в зависимости от биотопической приуроченности в литературе известны (Иоаннисиани и др.1970а, 1970б; Исаев, 2002, 2003). В то же время не вполне ясно, насколько универсальный характер носит наблюдаемое явление. Остаются нерешенными также следующие вопросы:

- характерна ли зависимость трофических связей от биотопической приуроченности для отдельных групп насекомых или оно наблюдается среди большинства крупных таксонов фитофагов?

- характерно ли наблюдаемое явление для отдельных видов растений или его можно встретить на большинстве растений, произрастающих в двух и более биотопах?

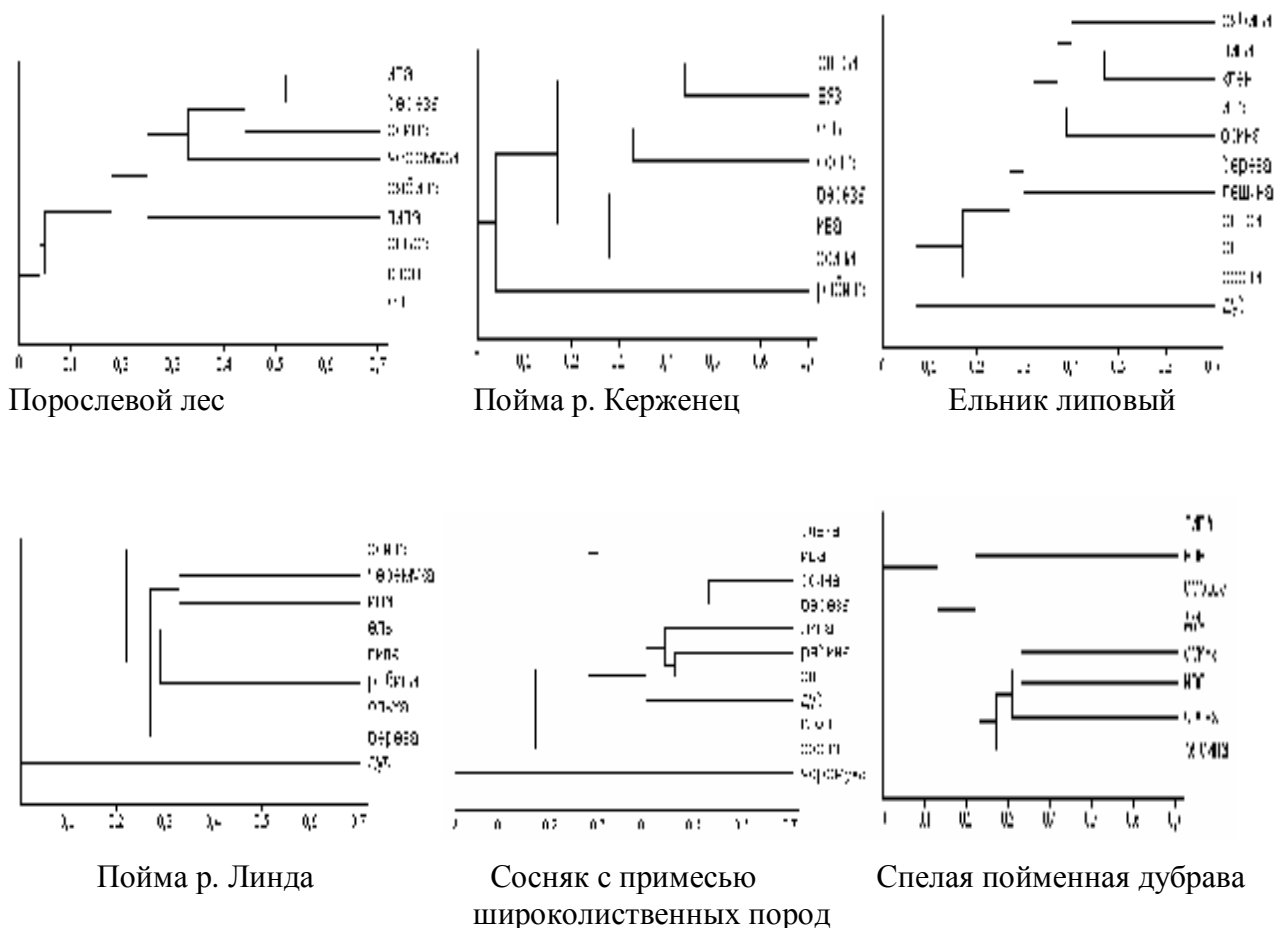
- какой из факторов – биотопическое окружение или трофические связи – в наибольшей мере определяет фаунистический облик того или иного местообитания?

Для ответа на эти вопросы проведен анализ трех массовых таксонов насекомых (жесткокрылые, цикадовые и полужесткокрылые). Сборы проводились на основных древесных растениях в 8-и биотопах. Характеристика населения дендрофильных насекомых на отдельной породе дерева включает в себя следующие показатели, которые оценивали дифференцированного для каждого биотопа: видовое богатство; численное обилие; индексы Маргалефа, Менхиника, вероятности межвидовых встреч, Шеннона; характеристика видов, общих для сравниваемых биотопов; характеристика видов, специфичных для каждого из сравниваемых биотопов.

### 8.1. Распределение дендрофильных жуков по породам деревьев в различных биотопах

Проанализировано население жуков на отдельных породах деревьев в разных биотопах. Имеются значимые различия между биотопами как по обобщенным

показателям структуры населения (видовое богатство, численное обилие, видовое разнообразие по соотношению названных параметров и соотношению обилий видов), так и по спискам характерных видов. Это свидетельствует о том, что биотопическое окружение, наряду с кормовым растением, является значимым фактором, определяющим состав фауны и населения жуков. Различия в фауне и населении жуков, обитающих в разных биотопах, были показаны для всех обследованных пород деревьев. Для более строгого определения значимости фактора биотопической приуроченности проведены кластерные анализы (рис. 3).



**Рис. 3. Дендрограмма сходства различных пород деревьев дендрофильных жуков в разных биотопах**

Определялось фаунистическое сходство между разными породами деревьев по отдельности в каждом биотопе. Задачей кластерного анализа было проследить, различаются ли фаунистические комплексы растений в разных биотопах. Проведенный анализ позволяет ответить положительно. В разных биотопах фаунистически близкими оказывались разные виды растений. Как сами комплексы растений, так и общий вид дендрограмм различался в зависимости от ценотического окружения. Это доказывает значимую роль биотопической приуроченности в распределении дендрофильных жуков. Кроме того, получены различия в общем виде и логике дендрограмм лесных и пойменных биотопов с одним биотопом (спелой пойменной дубравой), занимающим промежуточное положение. Предложено объяснение наблюдаемым различиям, которое основано на пространственной изоляции кормовых деревьев в разных биотопах. В

пойменных биотопах преобладают отдельные хорошо обособленные фаунистические комплексы, что связано с пространственной изоляцией деревьев и незагущенностью биотопов. В лесных экосистемах преобладает тенденция распределения комплекса видов между породами кормовых растений. Спелая пойменная дубрава занимает промежуточное положение, будучи лесным биотопом, расположенным в пойме реки.

## **7.2. Распределение дендрофильных цикадовых по породам деревьев в разных биотопах**

Проанализировано население дендрофильных цикадовых на отдельных породах деревьев в разных биотопах. Фауна цикадовых не отличается высоким видовым богатством, ни на одной породе деревьев не обнаружено более 15 видов. В их распределении роль кормового растения более значима, чем роль биотопа, в котором это дерево произрастает. Это подтверждается рядом фактов.

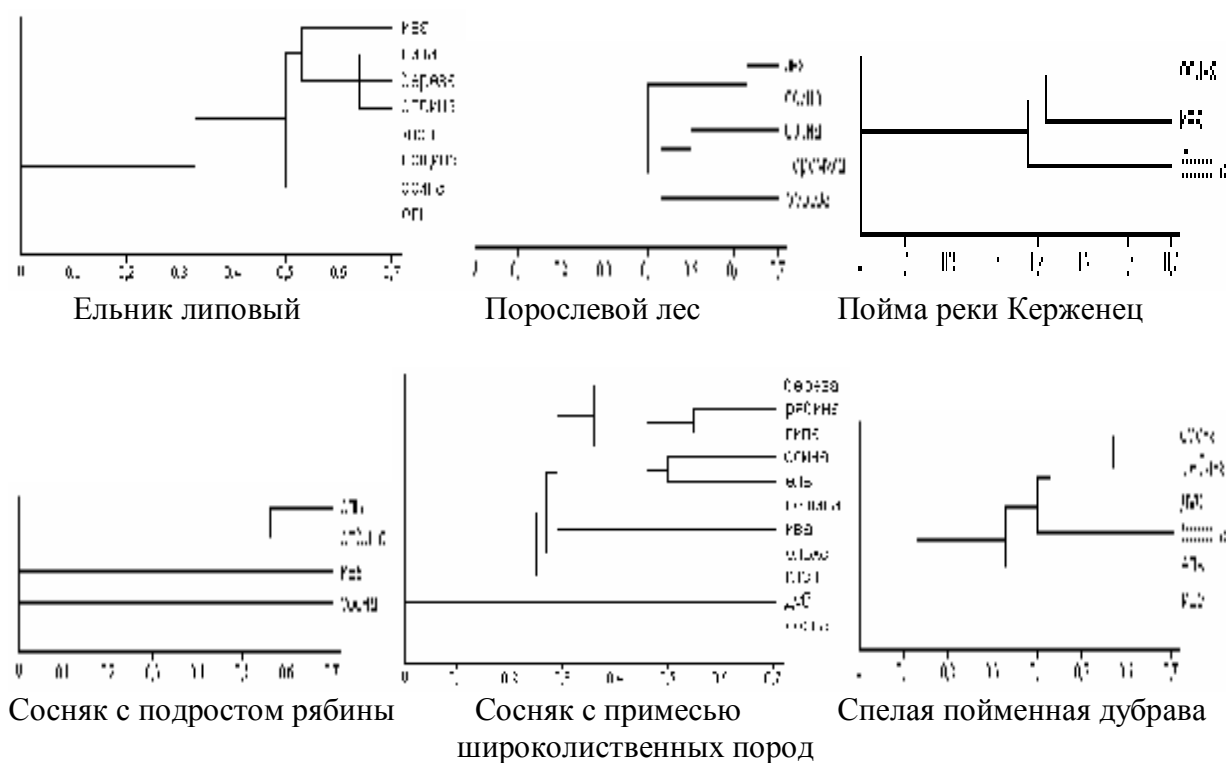
Во-первых, среди цикадовых имеется большое число узкоспецифичных видов, которые не являются численно преобладающими, но складывают характерный фаунистический облик растений.

Во-вторых, выявлено достаточно много видов, общих между всеми или большинством сравниваемых биотопов, причем зачастую это виды, на которые приходится значительная часть общей численности всей группы.

В-третьих, на многих породах деревьев структура населения цикадовых повторяется независимо от биотопической приуроченности. Наиболее ярким примером может служить цикадофауна осины, на которой во всех четырех сравниваемых биотопах значительно преобладал по численности один вид – *Populioscerus populi*, составляя более 80% численного обилия цикадовых. Все эти аргументы свидетельствуют о том, что в распределении цикадовых более значима роль древесной породы, чем биотического окружения. Они все – облигатные фитофаги с сосущим ротовым аппаратом, характеризующиеся узкой трофической приуроченностью (Ануфриев, Кириллова, 1998). С другой стороны, сходный анализ, проведенный на другой модельной группе насекомых-фитофагов – долгоносикообразных жуках (надсемейство Curculionoidea отряда Coleoptera) привело к обратным выводам (Дмитриева, 2006): в распределении долгоносикообразных жуков значимость фактора биотопической приуроченности выше, чем трофических связей. Интересно, что цитируемая работа также проведена на примере дендробионтов и по сопредельной территории – северу лесостепи Приволжской возвышенности. По-видимому, жукам с грызущим ротовым аппаратом легче переходить с одного кормового растения на другое, они встречают меньше этологических, а зачастую и биохимических барьеров. Цикадовым с сосущим ротовым аппаратом присуща более строгая трофическая приуроченность. Эти же закономерности были получены и другими авторами, например, в работе по насекомым промышленных городов Кемеровской области (Баранник, 1979). В связи с выявленными различиями интерес представляет оценить фаунистическое сходство между породами деревьев по набору видов цикадовых в различных биотопах (рис. 4).

Обобщая итоги кластеризации пород деревьев по фауне цикадовых в разных биотопах можно сделать следующий вывод. Ядрами кластеризации лишь в отдельных случаях являются породы деревьев с наиболее богатой в данном биотопе фауной. Например, такое наблюдалось в ельнике липовом (сходство

между липой, березой и рябиной), в порослевом лесу (между ивой и осиной). В большинстве же случаев ядрами кластеризации выступают достаточно случайные пары кормовых растений с небогатой фауной и 2–3 общими видами, причем это могут быть и фоновые виды всего биотопа, и довольно случайные виды, встреченные в единичных экземплярах. В качестве примеров можно привести кластеры сосны и черемухи в порослевом лесу, ели и рябины в сосняке с подростом рябины, рябины и липы, ели и осины в сосняке с примесью широколиственных пород, сосны и рябины в спелой пойменной дубраве. Их высокое сходство достигается за счет низкого видового богатства. Растения с богатым видовым составом в этих биотопах присоединяются к общему кластеру на средних уровнях. Это относится к березе в порослевом лесу и пойме р. Керженец, березе и иве – в сосняке с примесью широколиственных пород, березе и дубу – в спелой пойменной дубраве.



**Рис 4. Дендрограмма сходства различных пород деревьев в разных биотопах по фауне дендрофильных цикадовых**

Перечисленные выше закономерности можно интерпретировать как наличие хорошо сформированной и стабильной фауны цикадовых на каждой породе деревьев. Набор характерных видов (а как показал предыдущий анализ, и их соотношение) является характерной чертой той или иной породы деревьев и мало меняется в зависимости от биотопической приуроченности. Это кардинально отличает фауну цикадовых от фауны жуков. Кроме того, следует учитывать наличие большого числа хищных жуков, которые обычно отличаются широким кормовым спектром и не привязаны к отдельным видам растений.

Еще одним аргументом в пользу выявленной закономерности может служить и относительно стабильный состав кластеров в разных биотопах, чего на примере

жесткокрылых не наблюдалось. Так, высокое сходство между рябиной и липой отмечено в ельнике липовом и сосняке с примесью широколиственных пород, в обоих биотопах эти две породы деревьев входят в состав элементарных кластеров. Ива и осина образуют отдельный кластер в порослевом лесу и в пойме р. Керженец. Рябина имеет наибольшее фаунистическое сходство с хвойной породой в сосняке с подростом рябины (с елью) и в спелой пойменной дубраве (с сосной). Сосна не имеет общих видов с другими породами деревьев в сосняке с подростом рябины и сосняке с примесью широколиственных пород. В ельнике липовом и спелой пойменной дубраве ель присоединяется на последних этапах. Это же характерно для ивы в сосняке с подростом рябины (ни одного общего вида) и в спелой пойменной дубраве (присоединяется последней из всех деревьев).

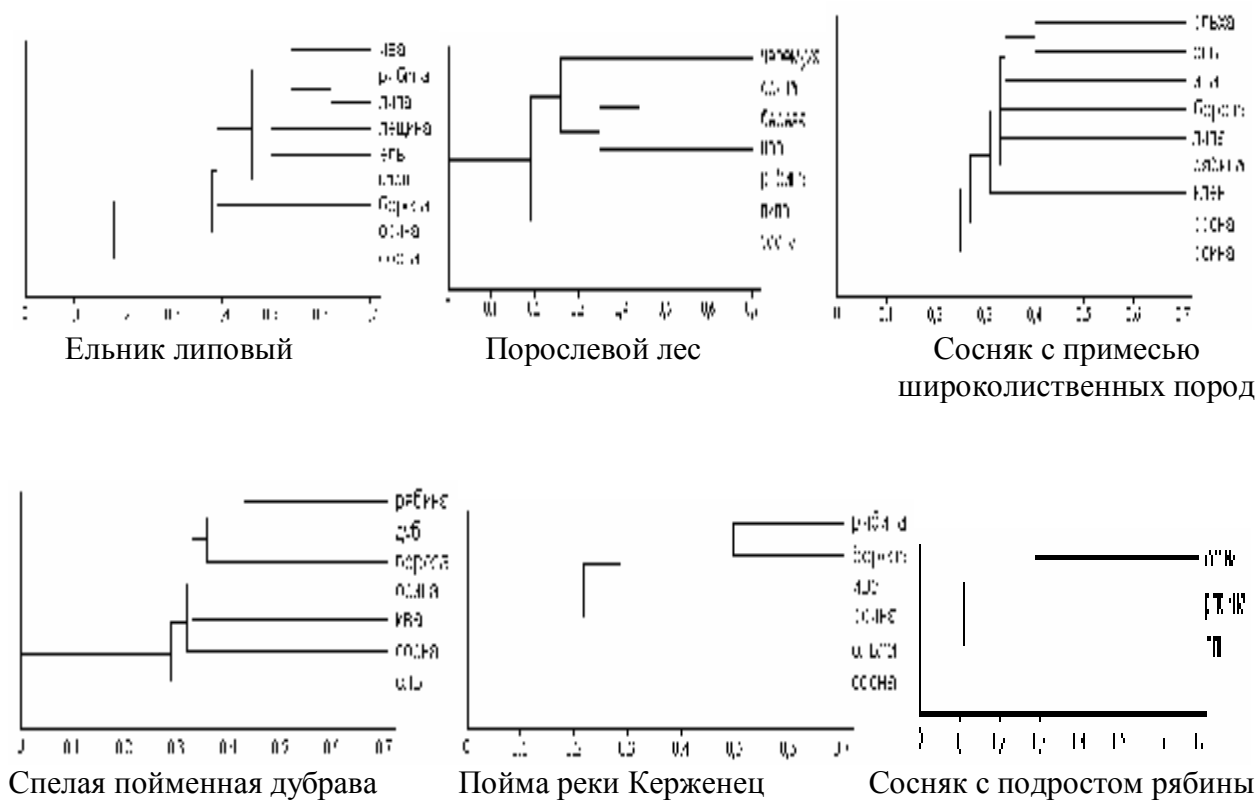
Роль биотопической приуроченности в распределении цикадовых невелика, а более значима роль кормовых растений. В качестве модельной группы цикадовые хорошо отличаются от жесткокрылых. Они в большей мере являются индикаторами трофических условий и теснее связаны с кормовыми растениями, тогда как жуки в большей мере приурочены к биотопу и легче переходят с одного растения на другое.

### **7.3. Распределение дендрофильных клопов по породам деревьев в разных биотопах**

Анализ трофической приуроченности клопов в разных биотопах проведен по той же схеме, что по жукам и цикадовым. Фауна дендрофильных клопов в большинстве биотопов отличается высоким видовым богатством и сравнительно низкой численностью. Эти две характеристики и определяют достаточно высокое разнообразие клопов на отдельных породах деревьев в разных биотопах. Другой характерной чертой является высокая выравненность видов по обилиям. В подавляющем большинстве случаев различия между наиболее и наименее обильными видами не превышают 8–10 раз. Это также приводит к высоким значениям видового разнообразия по индексам вероятности межвидовых встреч и Шеннона.

В распределении дендрофильных клопов роль трофической приуроченности и биотопического окружения приблизительно равны. При высоком видовом богатстве фауна клопов достоверно различается как на разных породах деревьев, так и в разных биотопах. Для уточнения данного тезиса и его конкретизации был проведен кластерный анализ. Определялось фаунистическое сходство между отдельными породами деревьев в разных биотопах (рис. 5).

По фауне дендробионтных клопов в 6 биотопах получены дендрограммы двух различных типов: 1) с высоким фаунистическим сходством и несколькими элементарными кластерами, которые хорошо обособлены и лишь затем объединяются (такая картина наблюдается в ельнике липовом и в порослевом лесу) и 2) с низким фаунистическим сходством и одним элементарным кластером, к которому на более низких уровнях сходства присоединяются по одному или по несколько оставшиеся биотопы (это характерно для сосняка с примесью широколиственных пород, спелой пойменной дубравы, поймы р. Керженец, сосняка с подростом рябины).



**Рис 5. Дендрограмма сходства различных пород деревьев в разных биотопах по фауне дендрофильных клопов**

Подводя итоги распределению дендробионтных клопов, можно сказать, что в их приуроченности роль биотопического окружения и роль кормовых растений сопоставимы и уравновешены. Видовое богатство клопов выше такового цикадовых и приблизительно равно видовому богатству жуков. Отдельные биотопы и породы деревьев также характеризуются богатой и разнообразной гемиптерофауной. Все породы деревьев по населению клопов можно разделить на две группы. На одних фауна клопов богата и разнообразна, это предпочитаемые виды растений для всей группы. Каждое из этих растений характеризуется собственным ядром населения клопов, но имеет достаточно много общих видов с другими деревьями этой же группы. На других зарегистрированы либо очень специфические виды клопов, либо случайные обитатели, которые в небольших количествах расселяются с остальных пород деревьев. Фаунистическое сходство между этими растениями носит случайный характер в большинстве биотопов.

Другой характерной особенностью населения дендробионтных клопов является их низкое численное обилие. Численность наиболее массовых видов клопов в 5–20 и более раз ниже, чем численность массовых видов жуков или цикадовых. С одной стороны, это ведет к очень высоким показателям видового разнообразия клопов. С другой стороны, на отдельных породах деревьев или в отдельных биотопах трофические ниши редко бывают переполнены и межвидовая конкуренция сведена к минимуму. Можно предположить, что значительно более выраженной является внутривидовая конкуренция, которая и выражается в пониженной численности каждого вида. При таком соотношении межвидовой и внутривидовой конкуренции виды свободно распределяются по кормовым растениям в пределах биотопов.

Таким образом в разных таксонах насекомых зависимость трофических связей от биотического окружения выражена в разной степени. У жуков биотопическая приуроченность играет большую роль в распределении насекомых, чем трофические связи. У цикадовых соотношение этих факторов обратное. Клопы занимают промежуточные положения между двумя этими группами. Для большинства древесных растений, произрастающих в разных биотопах получены различия в видовом составе, численном обилии, обобщенных показателях разнообразия, а также в соотношениях численных обилий отдельных видов насекомых.

### **Глава 8. Разнообразие ареалогических групп дендрофильных насекомых исследуемого региона**

Для анализа ареалогических связей дендрофильных насекомых южной половины Нижегородского Заволжья использовалась схема биогеографического районирования А. Ф. Емельянова (1974). Согласно этой схеме, исследуемый район расположен в переходной полосе между Европейской неморальной и Евросибирской таежными областями Гиадийского подцарства. Проведенный анализ позволил установить, что ядро дендрофильной фауны южной части Нижегородского Заволжья составляют виды палеарктической группы (48,3 %), в которой помимо видов с транспалеарктическим распространением (30,3 %) существенна роль видов с западнопалеарктическими ареалами (14,8 %). Следующая по значению – группа гиадийских ареалов (33,2 %), где больше одной трети видов приходится на долю европейско-евросибирских (11,3 %). Велика также роль видов с европейскими неморальными (10,2 %) и пангиадийскими ареалами (7,6 %). Третья по значению группа ареалов – голарктическая, объединяющая виды, распространенные в умеренных лесных поясах Европы и Северной Америки (14,4 %). Остальные группы представлены очень незначительным числом видов (менее 4 % от общего числа). Такое распределение видов по ареалогическим группам объясняется преобладанием лесных и лугово-лесных сообществ, поскольку исследуемая территория входит в Европейскую неморальную и Евросибирскую таежную зону лесов.

### **ВЫВОДЫ**

1. В результате исследований энтомофауны основных древесных пород южной части Нижегородского Заволжья был выявлен 271 вид экзофитобионтных дендрофильных насекомых из 176 родов, относящихся к 38 семействам. Наибольшим числом видов представлены семейства Cicadellidae (22 вида), Miridae (29 видов), Coccinellidae (22 вида), Chrysomelidae (29 видов), Curculionidae (40 видов).

2. Анализ трофических связей дендрофильных насекомых показал, что основу фауны составляют фитофаги – 76%; на зоофагов приходится 19,3%; на зоофитофагов 4,7%. Среди фитофагов высока доля полифагов (на стадии личинки 51%, на стадии имаго 65%). Олигофаги и монофаги в основном приурочены к ивовым и березовым, которые занимают значительное место в растительных сообществах исследуемого региона.

3. Типичными дендробионтами и дендротамнобионтами являются 75,7% цикадовых; 89,4% тлей; 39% клопов на стадии личинки (на стадии имаго ими

остаются 33,8%); 72,7% жуков на стадии личинки (на стадии имаго ими остаются 47,7%).

4. Видовое разнообразие экзобионтных дендрофильных насекомых возрастает во вторичных (береза) и интразональных пойменных (ивы и дуб) лесах по сравнению с коренными зональными (ель), что связано с относительно высоким видовым богатством на березе и ивах и значительной выравненностью распределения численности на этих породах и дубе.

5. Относительная значимость биотопической и трофической приуроченности зависит от специфики группы, в частности, от соотношения фитофагов, хищников и миксофагов, а также от преобладающих значений численных обилий, которые определяют напряженность трофической конкуренции между насекомыми.

Роль биотопической приуроченности в распределении цикадовых невелика, а более значима роль кормовых растений. Жуки в большей мере приурочены к биотопу и легче переходят с одного растения на другое. Клопы занимают промежуточное положение между двумя этими группами.

6. Ядро дендрофильной фауны южной половины Нижегородского Заволжья составляют широкоареальные виды – транспалеарктического, западнопалеарктического и гиадийского распространения, в сумме составляющие 78,3%. Беднее всего представлена тетийская группа (1,4 %).

### **Список работ, опубликованных по теме диссертации**

1. Никанорова О. Г. К фауне дендрофильных полужесткокрылых (Heteroptera) Нижегородского Заволжья // Актуальные проблемы современной науки. Матер. 5-й Междунар. конф. молодых ученых и студентов. Самара: СамГТУ, 2004. С. 99–101.

2. Никанорова О. Г., Хрынова Т. Р. Дендрофильные полужесткокрылые (Heteroptera) юго-запада Нижегородского Заволжья // Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Смоленск, 2004. С. 227–230.

3. Дмитриева И. Н., Никанорова О. Г. К анализу фауны дендробионтных долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) юго-запада Нижегородского Заволжья // Вестник Нижегород. ун-та. Серия Биология. Вып. 2(10). Н. Новгород: ННГУ, 2005. С. 83–87.

4. Никанорова О. Г. Хищные жуки дендрофильной энтомофауны провинции Низменного Заволжья Нижегородской области // Биология наука XXI века: 10-я Пущинская школа – конференция молодых ученых. Пущино. 2006. С. 299–300.

5. Никанорова О. Г. Хищные полужесткокрылые (HEMIPTERA, HETEROPTERA) дендрофильной фауны провинции Низменного Заволжья Нижегородской области // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий. Матер. Междунар. конф. Оренбург, 2006 С. 197–199.

6. Никанорова О. Г. К фауне дендрофильных полужесткокрылых провинции Низменного Заволжья зоны южной тайги Нижегородской области // Методология и методы научных исследований в области естествознания: Матер. Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию д.б.н. Л.В. Воржевой. Самара: СГПУ, 2006. С. 117–123.