Глава 7. Воздействие вспышек массового размножения непарного шелкопряда на лесные фитоценозы

Проблема воздействия вспышек массового размножения насекомых-фитофагов на лесные фитоценозы является одной из ключевых как при оценке эколого-экономического ущерба лесов от повреждения насекомыми-филлофагами и принятия обоснованных мер по борьбе с очагами, так и при изучении роли насекомых-филлофагов в динамике лесных фитоценозов.

В процессе длительной эволюции экосистем сложились достаточно сбалансированные взаимоотношения многих видов насекомых с лесными фитоценозами. Единственным исключением к настоящему времени являются незначительное количество видов насекомых-филлофагов с высоким биотическим потенциалом и экологической пластичностью, которые периодически образуют крупномасштабные, а некоторые из них и пандемические вспышки массового размножения. Так, только за время наблюдений вспышки массового размножения сибирского шелкопряда, по данным многих авторов, уничтожили 12 млн. га ценных темнохвойных лесов Сибири и Дальнего Востока (Рожков, 1965). На всем ареале непарного шелкопряда он уничтожил значительные площади дубовых лесов, особенно в районах с дефицитом влаги (Villemant, Fraval, 1999; Liebhold et all., 1995). Учитывая низкую биопродуктивность лесных фитоценозов Северной Азии и неблагоприятные климатические условия, скорость зоогенных сукцессий, по данным многих авторов, чрезвычайно низка (Рожков, 1963,1965; Ивлиев, 1960; Ряполов, 1996).

Так, многие темнохвойные леса Сибири, дефолиированные сибирским шелкопрядом еще в 40 годы 20 века, до сих пор не восстановились (Рожков, 1963,1965; Ряполов, 1996). По некоторым оценкам лесовосстановление может занять до 200 лет.

Большую теоретическую проблему представляет собой, также, угроза глобальных климатических изменений, которые, естественно, затронут и взаимоотношения в системе: «фитофаги-фитоценоз». Глобальные климати-

ческие сдвиги, изменения газового состава атмосферы могут отразиться, также, на изменении роли насекомых в динамике лесных фитоценозов. Предполагается, что она может, в целом, возрасти (Lincoln et all., 1993; Simberloff , 2000; Williams, Lincoln, Norby, 2003). Нельзя исключить, что могут при этом измениться и параметры энтомотолерантности древостоев.

Таким образом, в этих условиях, изучение параметров толерантности, факторов толерантности и механизмов, генерирующих параметры энтомотолерантности, является исключительно важным.

Мы рассматриваем толерантность как способность дерева выживать после дефолиации кроны насекомыми-филлофагами. Параметры энтомотолерантности целесообразно рассматривать как на уровне индивидуального дерева (индивидуальном), так и на популяционном уровне.

Известно, что уровень энтомотолерантности древостоев детерминируется многими абиотическими, биотическими и фитоценотическими факторами (Гримальский, 1971; Колтунов, 1993, 1996, Колтунов и др., 1998; Fajvan, Wood, 1996; Houston, Valentine, 1977).

Baker (1941) обнаружил, что уровень отпада древостоя нелинейно связан со степенью дефолиации крон. Так, если Pinus strobes L. дефолиировалась более чем на 80 %, отпад древостоя был почти в три раза больше, чем при дефолиации сосны менее чем на 80 %. Предполагается, что возможный механизм различного отклика на дефолиацию, наблюдаемый у твердолиственных и хвойных пород, обусловлен характером депонирования углерода и потерей листьев и их обновлением. Хотя листопадные виды проявляют тенденцию к сохранению большей части их углерода в древесных тканях, вечнозеленые сосны используют еще хвою для депонирования углерода (Kulman, 1971; Krause, Raffa, 1996). Естественно, что и дефолиация вечнозеленых сосен приводит к большим потерям хранящейся энергии и более высокой вероятности гибели после дефолиации (Kulman, 1971; Krause, Raffa, 1996; Schowalter et all., 1986). Дополнительно к этому, в отличие от твердолиственных листопадных пород, сосна не адаптирована к быстрому сбрасыванию листвы и это

может вносить вклад в их неспособность выдерживать дефолиацию (Schowalter et all., 1986).

Одним из основных, наиболее важных факторов, влияющих на уровень энтомотолерантности, является кратность дефолиации крон. Так, при однократной сильной дефолиации дубово-орешниковых лесов Вирджинии наблюдается 23 %-ный отпад дуба, после двукратной – 30 %-ный, трехкратной – 50%-ный (Tigner, 1992). При однократной полной дефолиации березы в лесах Свердловской области насекомыми-филлофагами летне-осеннего комплекса отмечается, в среднем, 5 % -ный отпад древостоя, тогда как после двукратной – 25-40% отпад (Соколов, 2005). Но, следует отметить, что общая площадь березняков, подвергнутых двукратной дефолиации, очень незначительна.

Важным биотическим фактором резкого снижения энтомотолерантности дуба является предварительная дефолиация его другими насекомыми-фитофагами (до вспышки массового размножения непарного шелкопряда), или повторная дефолиация непарным шелкопрядом.

Хорошо известно, что темнохвойные, в основном, являются резистентными к повреждению непарным шелкопрядом во всех частях его ареала (Ильинский, 1959; Воронцов, 1978; Баранчиков, 1987, 1994). Поэтому, уровень их толерантности после дефолиации непарным шелкопрядом идентифицировать невозможно. Хотя это обусловлено только невозможностью дефолиации темнохвойных непарным шелкопрядом. Реальный же уровень толерантности к фактору дефолиации у темнохвойных, наоборот, исключительно низок. И пихта и ель погибают при дефолиации крон сибирским шелкопрядом более 70% (Колтунов, 1996; Колтунов и др., 1998). Следовательно, они не являются толерантными и к повреждению этим фитофагом.

Наоборот, чрезвычайно высокий уровень энтомотолерантности характерен для березовых лесов. Так, однократная полная дефолиация крон березы в колковых березовых лесах Зауралья не приводит к заметному отпаду древостоя (Колтунов и др., 1992; 1998; Колтунов, 1993, 1996). Отпад, обычно не

превышает 5 % (если древостои не являются дополнительно ослабленными воздействием других факторов). Столь же высокий уровень энтомотолерантности сохраняется у березы и при однократной полной дефолиации древостоев насекомыми-фитофагами летне-осеннего комплекса (Соколов, 2005).

Таким образом, значительных различий в уровне энтомотолерантности по отношению к разным видам насекомых-филлофагов не наблюдается. Совершенно очевидно, что эта характеристика параметров выносливости по отношению к фактору дефолиации вообще, а не по отношению к дефолиации конкретным видом насекомых-филлофагов. Хотя некоторые незначительные различия, связанные с разным временем дефолиации, теоретически, могут наблюдаться. Совершенно ясно, что более ранняя дефолиация требует от древостоя и более значительной толерантности, чем более поздняя, когда за весенне-летний период уже были накоплены необходимые для дерева питательные вещества. Учитывая это, отсутствие заметных различий уровня энтомотолерантности березы к повреждению непарным шелкопрядом и насекомыми-филлофагами летне-осенней экологической группы может свидетельствовать о том, что, теоретически, запас толерантности у березы еще очень высок.

По нашему мнению, об этом свидетельствует и то, что двукратная дефолиация березы насекомыми - филлофагами летне-осенней экологической группы в течение двух лет подряд вызывает достаточно слабый (в зависимости от лесорастительных условий и климатических условий конца лета) отпад березы (25-40%) (Соколов, 2005).

Исключительно важным фактором энтомотолерантности является происхождение древесного яруса. В частности, имеется много публикаций, отмечающих, что порослевое происхождение древостоя снижает его устойчивость к дефолиации (Воронцов, 1978; Ильинский, 1959; Распопов, 1961). Но, многолетние исследования, проведенные нами в очагах массового размножения непарного шелкопряда в березовых лесах Зауралья, показали, что уровень энтомотолерантности не был заметно связан с порослевым, или се-

менным происхождением березы. В составе отпада были деревья и порослевого и семенного происхождения (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998)

Влияние возраста древостоя на энтомотолерантность

Известно, что уровень энтомотолерантности дерева не остается постоянным в динамике онтогенеза, а значительно изменяется (Воронцов, 1978). Наиболее часто уровень энтомотолерантности увеличивается с возрастом дерева. Поэтому, например, у березы наиболее низкой энтомотолерантностью отличаются молодые деревья (Распопов, 1961; Соколов, 2005). Поэтому в составе отпада после дефолиации заметную часть составляют деревья с низким диаметром (Воронцов, 1978; Соколов, 2005;). Такая же закономерность была свойственна и сосне, поврежденной шелкопрядом-монашенкой (Бахвалов и др., 1990 а,б).

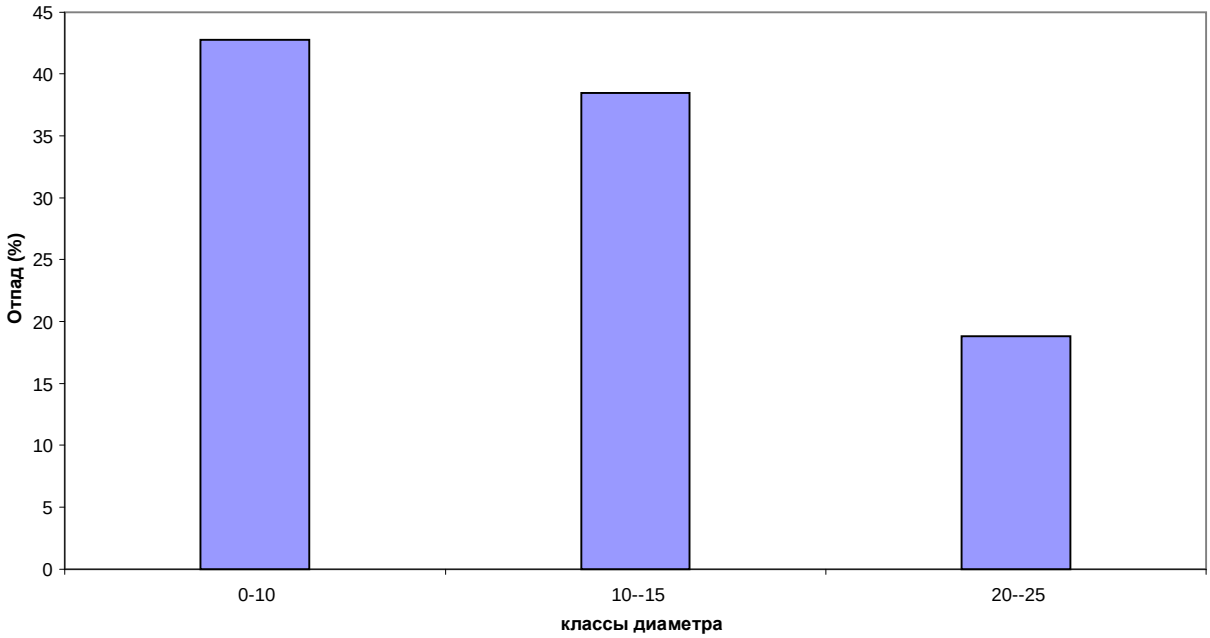


Рис. 7.1. Отпад березы после дефолиации непарным шелкопрядом в зависимости от класса диаметра.

Как видно из рис. 7.1, в составе отпада после дефолиации непарным шелкопрядом в условиях Челябинской обл. явно преобладают деревья с низким диаметром (рис 7.1).

Как показали многолетние результаты исследований, при воздействии дополнительных неблагоприятных факторов эта закономерность может нарушаться. Так, после полной дефолиации березы непарным шелкопрядом в подзоне северной предлесостепи (Свердловская обл.), растущей в неблагоприятных почвенных условиях (на глубине 30-50 см имеются глинисто-суглинистые линзы, препятствующие впитыванию влаги), если происходит переувлажнение почвы вследствие дождливой погоды, то наблюдается сильное переувлажнение почв и дефицит снабжения кислородом корневой системы.

В результате такого стрессового воздействия наблюдается исключительно сильный отпад древостоев в очагах, растущих в таких лесорастительных условиях (до 60-100%) (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998). При этом в составе свежего отпада нет преобладания древостоев с низким диаметром, а присутствуют все группы диаметров. Таким образом, можно заключить, что временное переувлажнение почвенных горизонтов в условиях отсутствия впитывания влаги и дефицита кислорода в корневой системе настолько значительно снижает устойчивость дефолиированного ранее непарным шелкопрядом древостоя, что происходит резкое снижение энтомотолерантности не только у деревьев с низким диаметром, но и у всех других категорий. При этом отпад наблюдается и в течение 3-4 лет после затухания вспышки (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998). В результате суммарный отпад древостоя еще больше возрастает. Но, следует отметить, что такие участки располагаются локально и их процент незначителен в составе березового древостоя.

Влияние абиотических факторов на энтомотолерантность древостоя. Влияние климатических факторов. Воздействие засух.

Очень значительным фактором, снижающим энтомотолерантность древостоя, являются климатические условия. В условиях особенно сильного воздействия фактора абиотического стресса (интенсивной и продолжительной засухи) уровень энтомотолерантности древостоя имеет тенденцию к снижению. Например, в условиях особенно сильной и продолжительной засухи, которая и предшествовала вспышке массового размножения непарного шелкопряда в Челябинской обл. в 1954-1958 г.г. и сопровождала вспышку, ряд авторов отмечал заметное возрастание уровня воздействия фактора дефолиации на березовые леса и возрастание отпада (Распопов, 1961; Новоженов, 1961).

В результате крупной вспышки массового размножения непарного шелкопряда в 1950-1956 г.г. в ряде лесхозов Челябинской обл. (Уйский, Чебаркульский, Аргаяшский, Еткульский) сплошная дефолиация крон березы наблюдалась по 2-4 года подряд, местами до 5 лет и настолько ослабила древостои, что появился массовый сухостой, который был вырублен (Новоженов, 1961).

Здесь следует заметить, что из публикации неясно: это многократная повторная дефолиация, или же каждый раз дефолиировались разные древостои? Мы, практически, не наблюдали повторной сильной дефолиации березы в Зауралье.

Следует также, отметить, что мы подсчитали гидротермические коэффициенты Селянинова на основе данных, приведенных в публикации Распоповым (1961), так как было важно реально проанализировать особенности характера засух, их распределения по месяцам весенне-летнего сезона, интенсивность и другие параметры. Результаты подробно обсуждаются в главе 5. Установлено, что за весь период, начиная с 1948 г. В лесостепи Челябинской обл. не наблюдалось ни одной полной весенне-летней засухи. Она всегда прерывалась либо месяцем с нормальным ГТК, либо с повышенным ГТК

(рис 5.1-5.5). Не обнаружили мы, также, и какой-то особенной уникальности характера засух в эту вспышку по их интенсивности. Все они были вполне средними, неполными. Поэтому отмечаемая всеми авторами ранее уникальность засух, вероятно, сводилась, в основном, к их продолжительности. Они действовали, действительно, в течение многих лет.

Таким образом, теоретически логично предполагать, что, учитывая неполную синхронизацию весенне-летних засух с каждой из фаз вспышки массового размножения непарного шелкопряда (часть периода вспышки проходит на фоне нормальных гидротермических коэффициентов) при синхронизации года полной дефолиации березы с весенне-летней засухой отпад древостоя может быть выше, чем в год полной дефолиации без дополнительного воздействия фактора абиотического стресса (засух). Но анализ полученных нами результатов показал, что ежегодно в результате полной дефолиации уровень отпада древостоя различается незначительно. Этот факт может быть дополнительным подтверждением исключительно высокого уровня энтомотолерантности березы в условиях Зауралья.

При этом если березовые леса обладают достаточно высокой толерантностью к засухам и массовые их усыхания от этого фактора не являются распространенными, то другие породы не имеют столь высокой выносливости по отношению к этому абиотическому фактору и способны к массовому усыханию. Одной из этих пород является дуб (Ильинский, 1959; Campbell, Sloan, 1977; Рубцов, 1992; Рубцова, Рубцов, 1984).

Показано, что дефолиация дуба, либо на фоне засухи, либо после засухи сопровождается возрастанием отпада древостоя (Baker, 1941; Campbell, Sloan, 1977; Рубцова, Рубцов, 1984). Кроме того, известно, что уровень трансформации структуры древостоя после дефолиации тесно связан с климатическими и почвенно-эдафическими факторами.

Так, массовые усыхания дубрав в лесостепи России наблюдались в 1901-1906 г.г., 1927-1930 г.г., 1941-1944 г.г., 1964-1980 г.г. (Енькова, Верченко, 1975; Лукьянец, Ащеулов, 1976). Предполагается, что это происходит

вследствие воздействия засух на дубравы, сопровождающихся сильными суховеями, малоснежными зимами. Важную роль выполняет и порослевое происхождение многих дубрав, а также, нарушение гидрологического режима почв. Такие засухи отмечались: в 1903, 1904 г.г., 1920, 1921 г.г., 1928 г.. В 1927-1928 г.г. отмечалась особенно суровая зима.

Ряд авторов предполагает, что из всего, изложенного выше каскада факторов, вызывающих массовое усыхание дубрав, основными были все же массовые размножения вредителей, вызванные засухами, действие которых усиливалось рядом других факторов: заболеванием мучнистой росой после вспышки массового размножения насекомых, суровые зимы после дефолиации древостоев, нападение вторичных вредителей (Стратонович, Заборовский, 1931).

В более поздние периоды массовых усыханий дуба она были вызваны другой последовательностью факторов: неблагоприятные сочетания климатических факторов (сильные засухи 1936, 1938 г.г.), суровыми зимами 1939, 1940 г.г., 1940-1941 г.г., и особенно 1941-1942 г.г. (температура -55 С). Следующей группой факторов было воздействие вспышек массового размножения насекомых, возникших после засух (Рубцова, Рубцов, 1984).

Засухи наблюдались в 1951, 1954, 1959, 1961-1965 г.г., 1967, 1969, 1971, 1972, 1975, 1979, 1981 г.г. Засухи 1967, 1972 г.г. были особенно сильными (Костин, 1972; Молчанов, 1976).

Суровые и малоснежные зимы на Украине и в Воронежской обл. отмечались: в 1957-1958 г.г., 1959-1960 г.г., 1960-1961 г.г., 1968-1969 г.г., 1970-1971 г.г., 1972-1973 г.г., 1973-1974 г.г.

Таким образом, по мнению большинства авторов, именно сочетание неблагоприятных абиотических факторов было основной причиной массовых усыханий дубрав, которые привели к постепенному сокращению ареала дуба в восточной части России.

Следовательно, совершенно очевидно, что из абиотических (климатических) факторов, одним из самых важных, в наибольшей степени оказы-

вающих влияние на снижение энтомотолерантности, являются засухи. Интенсивность, продолжительность засухи детерминируют уровень снижения энтомотолерантности древостоев.

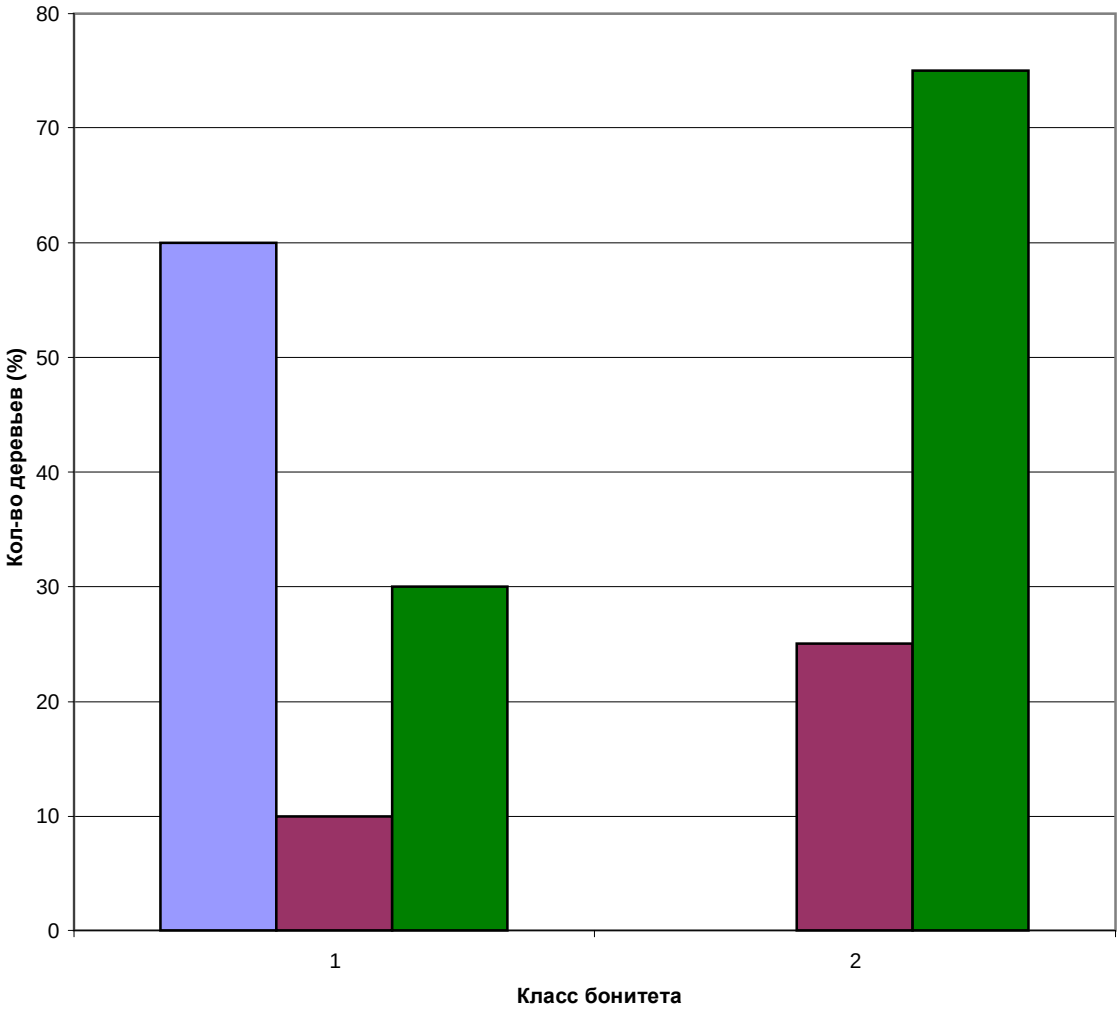
Следовательно, абиотические факторы способны оказывать более интенсивное воздействие на древостои, чем биотические.

Влияние почвенно-эдафических факторов на энтомотолерантность

Как уже было отмечено выше, важнейшим фактором, детерминирующим уровень энтомотолерантности древостоя являются почвенно-эдафические условия произрастания древостоев (Воронцов, 1978; Гримальский, 1971; Распопов, 1961; Колтунов и др., 1992, 1998; Колтунов, 1993, 1996). Уровень энтомотолерантности древостоев, как показали исследования различных авторов, тесно взаимосвязан с лесорастительными условиями. Но полученные ими результаты достаточно противоречивы. Так, Campbell, Valentine (1972) установили, что древостои в относительно бедных условиях произрастания имеют более низкий уровень энтомотолерантности. Другие авторы, наоборот, отмечают, что древостои, растущие в более благоприятных почвенных условиях, наоборот, имеют более низкую энтомотолерантность (Ильинский, Кобозев 1939).

Ранее нами было показано, что по уровню энтомотолерантности выявляется заметная дифференциация колковых березовых лесов в очагах массового размножения непарного шелкопряда в зависимости от класса бонитета (Колтунов и др., 1992; 1998; Колтунов, 1993, 1996). В высокобонитетных березовых лесах, растущих на более богатых минеральными элементами почвах, она снижается наиболее значительно, а в средне- и низкобонитетных сохраняется (рис. 7.2). Как видно из рис. 7.2, в составе березового древостоя с низкой энтомотолерантностью 60 % деревьев 1 класса бонитета, 10 % - второго класса, 30 % - 3 класса, тогда как в составе древостоя с относительно высокой энтомотолерантностью 75 % деревьев 3 класса бонитета, 25 % - второго класса.

Рис. 7.2 . Распределение древостоя березы по классам бонитета в очагах непарного шелкопряда в зависимости от уровня энтомотолерантности. 1 - низкая энтомотолерантность (отпад 40-100%). 2 - средняя энтомотолерантность (отпад: 0-20%)



Таким образом, в составе древостоя с высокой энтомотолерантностью явно преобладали деревья 1 класса бонитета, тогда как в менее толерантных доминировали древостои с низким классом бонитета, а насаждения с 1 клас-

сом бонитета вообще отсутствовали. Это, как показали результаты исследований, обусловлено различиями в условиях роста березняков и, соот
ветст
венно, их биопродуктивности.

Так, содержание фосфора в почве березняков с низкой энтомотолерантностью составляло, в среднем, 26,322±8,736 мг/100 г почвы (F критерий Стьюдента – 7,42), с высокой энтомотолерантностью 9,696±3,205 мг/100 г. Содержание азота в первом варианте составило: 70,704 мг/100 г, во втором: 52,23 мг/100 г. Различия статистически достоверны (F критерий Стьюдента – 4,51).

В более толерантных березняках в очагах массового размножения непарного шелкопряда pH почв составила, в среднем, 4,75, в низкотолерантных: 5,57.

Таким образом, очевидно, что более низкая энтомотолерантность тесно связана с древостоями березы, растущими на более богатых минеральными элементами почвах, и, соответственно, в более хороших условиях роста. Это, также, подтверждается тем, что древостои с низкой энтомотолерантностью, как показали результаты многолетних исследований, имели и более высокий уровень радиального прироста (рис. 7.3).

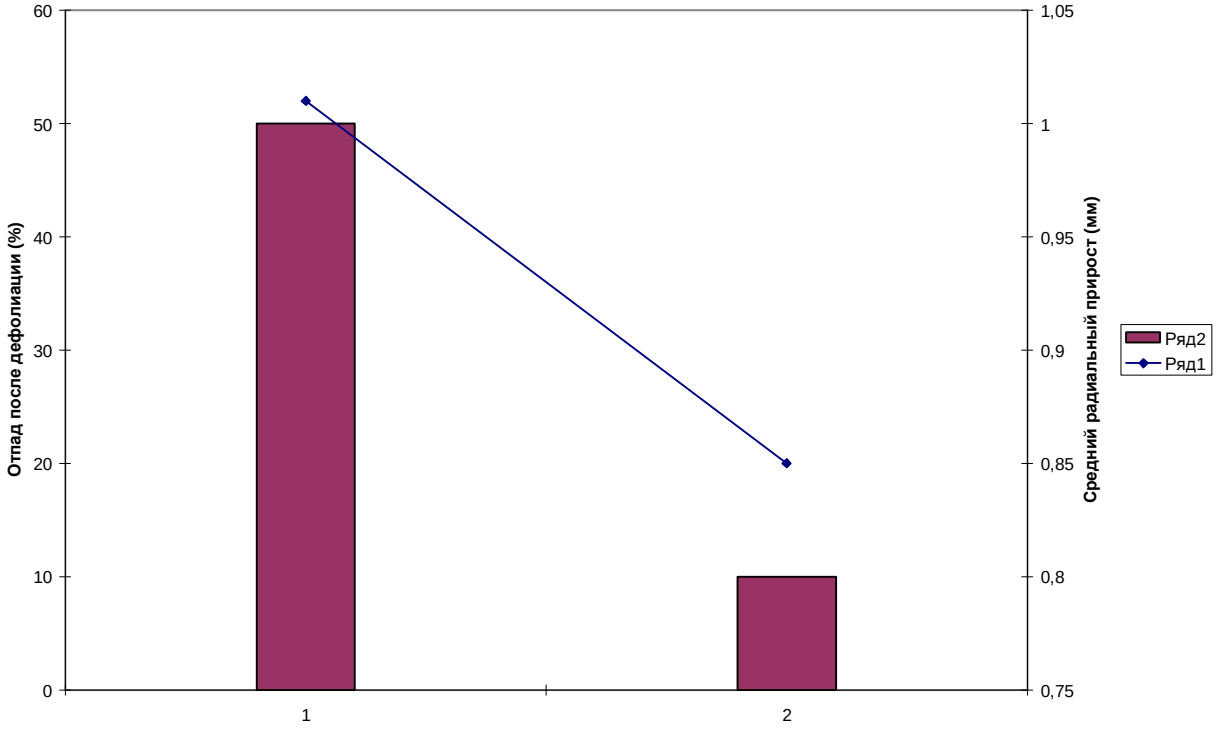


Рис. 7.3. Влияние среднего радиального прироста березы в очагах непарного шелкопряда на энтомотолерантность.

1. Древостои с низкой энтомотолерантностью. 2. Древостои с высокой энтомотолерантностью. Ряд 1 – средний рад. Прирост. Ряд 2 – отпад после дефолиации.

Полученные нами результаты (Колтунов и др., 1993, 1998; Колтунов, 1993, 1996) хорошо совпадают с данными Соколова для березняков лесной зоны (2005), полученными позднее при изучении энтомотолерантности березовых лесов Свердловской обл. к повреждению насекомыми-филлофагами летне-осенней экологической группы. Кроме того, на более резкую реакцию древостоев на лучших почвах на дефолиацию их непарным шелкопрядом указывали и А.И. Ильинский, А.И. Кобозев (1940).

Мы объясняем более низкую энтомотолерантность древостоев березы, растущих в более благоприятных по содержанию минеральных элементов почвенных условиях, в первую очередь, тем, что древостои, растущие в более благоприятных лесорастительных условиях, в целом, более сильно реагируют на различные виды стресса (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов, 1998). В том числе – и на фактор дефолиации.

Влияние колебания уровня грунтовых вод на энтомотолерантность древостоя.

Многолетние исследования показали, что в березовых лесах Зауралья усыхание березняков в северной лесостепи происходит и при отсутствии значительной дефолиации в результате подъема уровня грунтовых вод на пониженных участках с тяжелыми по механическому составу почвами (вымочки).

Это обусловлено тем, что, несмотря на то, что береза повислая обладает чрезвычайно высокой засухоустойчивостью, тем не менее, она не переносит переувлажнения (Анашкин, Зевин, 1994).

Таким образом, совершенно очевидно, что одним из важных дополнительных факторов снижения энтомотолерантности березы может быть сильное переувлажнение почв на участках с тяжелым механическим составом после дефолиации древостоев. При этом, как показали полученные нами ранее результаты, отпад наблюдается не только у древостоев с полной дефолиацией крон, но и при средней и сильной дефолиации (Колтунов и др., 1992; Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998).

Очень значимым для древостоев фактором снижения энтомотолерантности является, хотя имеющим и меньшее значение, по сравнению с предыдущим фактором, является количество осадков, которое, при сочетании с определенными почвенно-эдафическими факторами (наличие глинисто-суглинистых линз в почве, тяжелый механический состав почв) способно не только значительно снизить уровень энтомотолерантности древостоев, но и вызвать локальный отпад древостоя без воздействия фактора дефолиации.

Имеются также отдельные сообщения о том, что не только повышение уровня грунтовых вод оказывает воздействие на энтомотолерантность древостоев, но и понижение уровня грунтовых вод способствует заметному снижению уровня энтомотолерантности древостоя (Новоженов, 1961). Вероятно,

наиболее заметно воздействие этого стрессового фактора при сочетании с сильной засухой и дефолиацией.

Подтверждением важности климатических условий на параметры энтомотолерантности могут быть, также, случаи, когда после сплошного объедания листвы насекомыми-филлофагами летне-осеннего экологического комплекса осенние заморозки, а затем и морозы, застигали только что тронувшиеся в рост почки, что также ослабляло побеги, на которых они росли (Соколов, 2005). В Казахстане в очагах летне-осеннего комплекса чешуекрылых, после неоднократного объедания крон в лесостепных и степных березовых колках, наблюдалось ослабление до 78% деревьев с образованием водяных побегов и суховершинности (Лохов, 1955; Дмитриевская, 1958).

Влияние низких зимних температур на энтомолерантность древостоя.

Имеются данные, также, о том, что низкие зимние температуры способствуют дополнительному снижению устойчивости лесов, поврежденных насекомыми-филлофагами. По мнению Е.В. Кузина (2001) после дефолиации насекомыми-фитофагами летне-осеннего экологического комплекса березовых древостоев в Курганской области усыхание древостоев произошло из-за морозной зимы 1995 (морозы до 40^0С). Санитарные выборочные и сплошные рубки были проведены на площади более 1000га.

Влияние антропогенных факторов на энтомотолерантность древостоя

Известно, что воздействие различных антропогенных факторов на леса постепенно ослабляет их и устойчивость их к дефолиации снижается (Распопов, 1961; Воронцов, 1978; Рожков, Козак, 1989). Но на количественном уровне эти исследования ранее не проводились. Ранее нами впервые было установлено, что нет никакой линейной зависимости между стадиями антропогенной трансформации и уровнем снижения энтоморезистентности и энтомотолерантности древостоев (Колтунов и др., 1989; 1992; 1998; Колтунов, 1993, 1996). Пока древостой сохраняет устойчивое состояние, уровень антро-

погенной трансформации, вплоть до 4 стадии нарушенности не оказывает заметного влияния на энтомотолерантность березы. Естественно, что уровень устойчивости тесно связан с породой, лесорастительными условиями, воздействием дополнительных факторов, снижающих устойчивость и у других видов древесных растений параметры энтомотолерантности, будут совершенно разными.

Как показано нами ранее только, начиная с 4 стадии антропогенной трансформации уровень энтомотолерантности березы повислой снижается. Причем, при дальнейшем возрастании уровня антропогенной трансформации он снижается нелинейно. Так, на 5 стадии нарушенности береза полностью теряет устойчивость и, как показали исследования, достаточно быстро такие участки деградируют. Как видно из рис. 7.4 условия роста древостоев настолько ухудшаются, что теряется даже возрастные различия в энтомотолерантности и после дефолиации начинается интенсивный отпад всех категорий диаметров древостоя. При этом, как показано нами ранее, отпад достигает 100% (Колтунов и др., 1989; 1992; 1998; Колтунов, 1993, 1996).

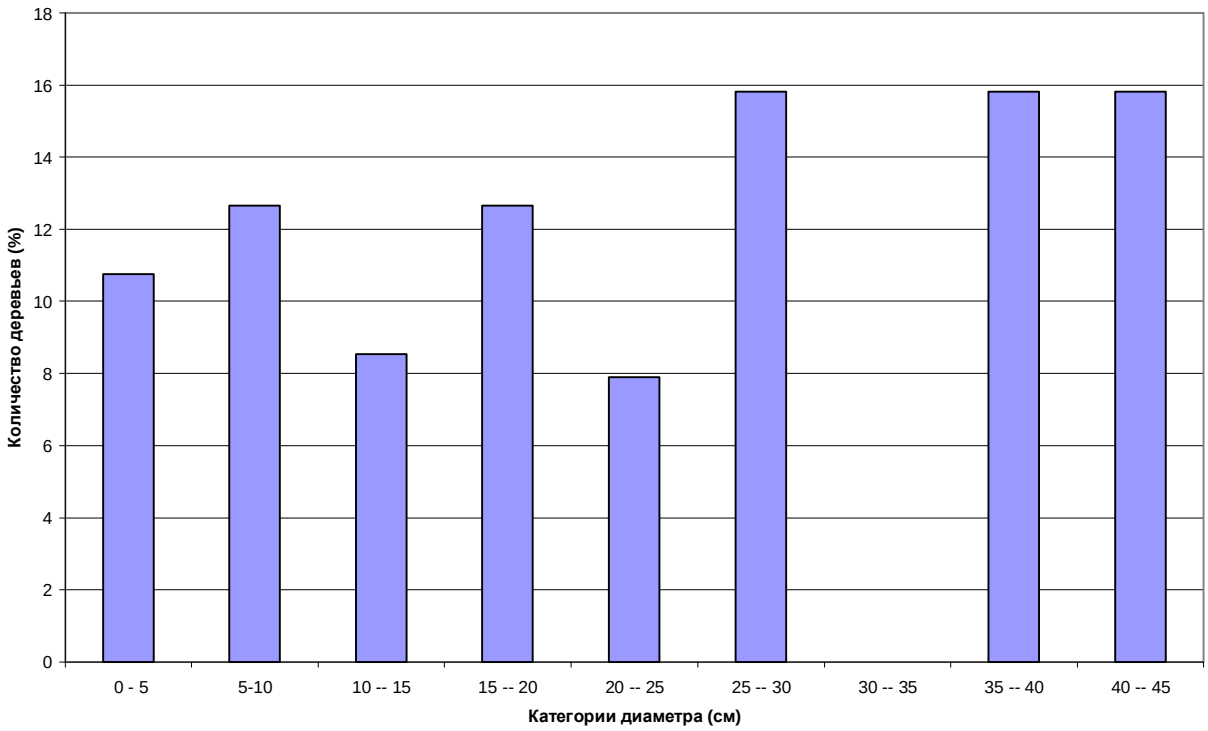


Рис. 7.4. Отпад березы после дефолиации непарным шелкопрядом в зависимости от классов диаметра в условиях высокого уровня антропогенной трансформации (5 стадия). Колковые березовые леса Челябинской обл.

Анализ характера антропогенного воздействия показывает, что, в первую очередь это – интенсивная пастбищная дигрессия, так как участки с наиболее значительным уровнем антропогенной трансформации располагались вокруг поселков. Для этих участков характерно почти полное исчезновение травяного яруса, уплотненная почва.

Как показали результаты многолетних исследований, березовые колковые леса Зауралья в северной и южной подзонах лесостепи значительно нарушены антропогенными факторами (Колтунов, 1996, 1998). В этих лесах преобладали древостои с 3 и 4 стадиями антропогенной трансформации (рис. 7.5). Они составляли, в среднем, 87,5 % от общей площади лесов. При этом очень важным фактом было то, что никакого преобладания более нарушенных древостоев в очагах не было, по сравнению с лесами, за пределами очагов (Колтунов, 1993, 1996, 1998). Как отмечалось нами ранее, это, вероятно обусловлено не индифферентностью непарного шелкопряда к лесам, нарушенным антропогенными факторами, а общим характером антропогенной трансформации лесов и доминированием других критериев предпочтения.

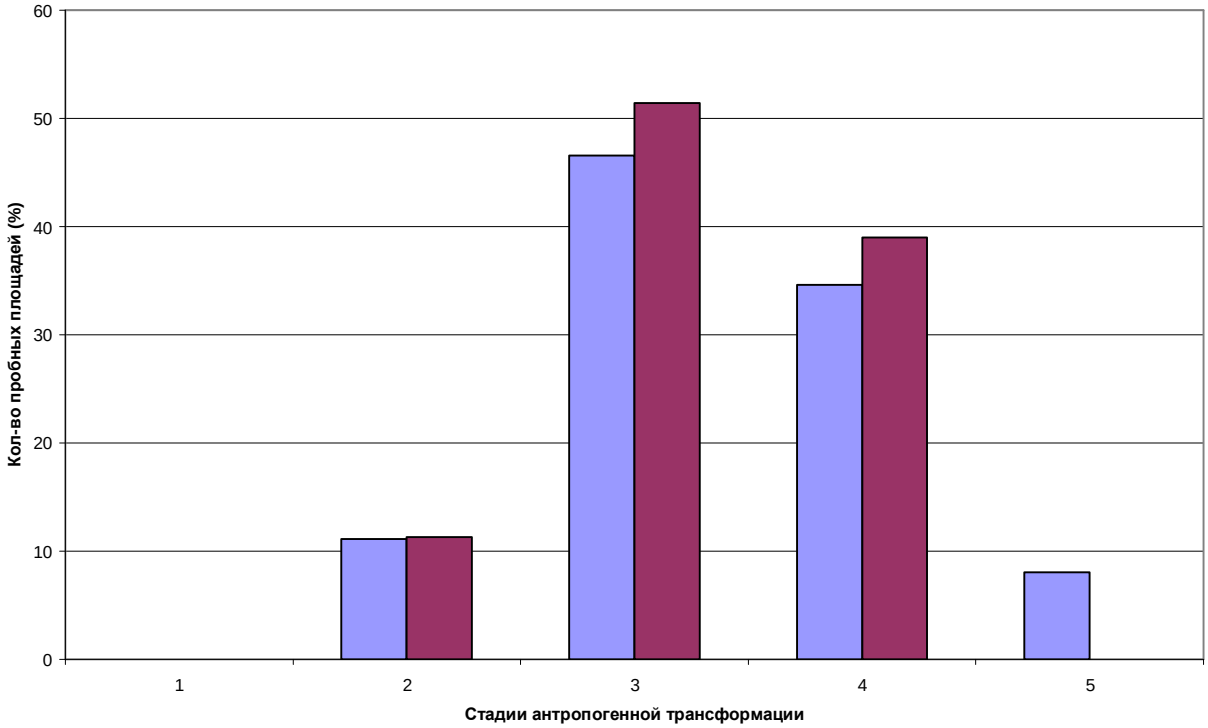


Рис. 7.5. Распределение березовых лесов Южного (слева) и Среднего Зауралья (справа) в очагах массового размножения непарного шелкопряда по стадиям антропогенной трансформации.

Таким образом, березовые леса в лесостепи Зауралья обладают значительным запасом устойчивости по отношению к антропогенным факторам. Столь же высокая устойчивость сохраняется и у параметров энтомотолерантности березы в условиях антропогенного воздействия. Поэтому мы считаем, что, несмотря на довольно высокий уровень антропогенной трансформации березовых лесов в лесостепи Зауралья, леса находятся в устойчивом состоянии. Тем не менее, проблема снижения антропогенной нагрузки остается, как никогда, актуальной. Это, в первую очередь, настоятельная необходимость запрета пастьбы скота в лесу. Во вторую очередь это прекращение ведения порослевого лесопользования, так как в течение многих десятилетий оно продолжает проводиться в лесах Урала, что не способствует повышению устойчивости лесов к вспышкам массового размножения насекомых-филлофагов. Целесообразна необходимость перехода к семенному лесовозобновлению березы. Учитывая нереальность смены пород, это остается

единственным способом сохранения системы колковых березовых лесов в лесостепи Зауралья.

Эколого-экономический ущерб от насекомых – филлофагов лесным фитоценозам, главным образом, обусловлен как количеством потребленной массы корма, так и, вообще, количество отторгнутой массы, часть из которой непотребленная, например, огрызки листьев и хвои. А последняя иногда достигает и 50% от потребленной массы (Рафес, 1980), но обычно 20-25 (Баранчиков, 1994). При этом при прогнозировании ожидаемой дефолиации крон расчет проводится только исходя из норм потребления корма насекомыми, а не общих потерь (Семевский, 1991; Баранчиков, 1994). Это, соответственно, приводит к ошибкам в прогнозировании ожидаемой дефолиации.

Следует отметить, что это лишь одна из многих ошибок, а не основная ошибка. К еще большим неточностям в прогнозировании ожидаемой дефолиации крон приводит методика расчетов, основанная на оценке ожидаемой дефолиации по запасу кладок насекомых-фитофагов, без учета их реальной отрождаемости и выживаемости, то есть – без учета главного фактора, определяющего успешность реализации вспышек массового размножения насекомых-фитофагов – уровня энтоморезистентности древостоя. В этой ситуации ошибка возрастает многократно. По нашему мнению, это является основным фактором, заставляющим многократно завышать площади, необходимые для обработок очагов, где реальная дефолиация будет незначительной, не наносящей никакого ущерба лесным фитоценозам.

В результате, реальной дефолиация древостоев никогда не совпадает с ожидаемой, а, в основном, она оказывается значительно ниже.

Мы считаем, что давно назрела реальная необходимость разработки методики прогнозирования ожидаемой дефолиации с учетом уровня энтоморезистентности древостоев (Колтунов, 1996; Колтунов и др., 1998). Для этого нами разработан метод оценки уровня энтоморезистентности березы, основанный на уровне реакции древостоя на фактор абиотического стресса (весенне-летнюю засуху) (Koltunov, Andreeva, 1999). Метод подробно изложен в

главе. Он позволяет эффективно провести мониторинг лесов по уровню их энтоморезистентности, картировать участки леса с низкой энтоморезистентностью и планировать мероприятия по лесозащите, исходя из уровня энтоморезистентности древостоя. Это позволит существенно снизить масштабы и площади обработок очагов инсектицидами, сэкономить значительные средства на обработку и значительно снизить уровень загрязнения окружающей среды ксенобиотиками.

В свою очередь, мучнистая роса снижает устойчивость древостоев к сосудистому микозу (Черемисинов, 1970).

Установлено, что устойчивые и неустойчивые к повреждению насекомыми-филлофагами древостои имели различные высокочастотные характеристики радиального прироста (Суховольский, Артемьева, 1992). Такой же результат на других объектах (насекомые-филлофаги летне-осенней экологической группы на березе) позже был получен С.Л. Соколовым (2005).

Ухудшение условий существования древостоев, их изреженность вызывает повышение содержания в листьях редуцированных сахаров, аминокислот, что благоприятствует для роста и размножения насекомых-фитофагов (Апостолов, 1968; Ивашов, 1977).

С повышением доли сахаров и аминокислот в листьях дуба увеличивается вес куколок зеленой дубовой листовертки, непарного шелкопряда и других видов (Положенцев, Савин, 1976; Голутвин, Полякова, 1979).

А на усыхающих и сильно ослабленных деревьях их пищевые свойства для гусениц листовертки ухудшаются, вес гусениц и куколок снижается (Орлов, 1980).

Так, лиственницы, дефолиированные сибирским шелкопрядом, теряют устойчивость к ксилофагам уже в следующем сезоне (Исаев, Гирс, 1975).

У сосен, дефолиированных сосновым шелкопрядом, снижаются запасы крахмала не только в хвое, но и коре, древесине (Иерусалимов, 1974). У дуба, поврежденного непарным шелкопрядом, изменяется дыхание, фотосинтез,

движение пасоки. Под воздействием повреждений насекомыми-фитофагами изменяется гормональный баланс растений (Консторт. Связи, 1982).

Искусственная дефолиация дуба черного (Quercus velutina L.), белого дуба (Quercus alba) и сахарного клена (Acer sacharum) выявила значительное снижение содержания крахмала в корнях (Wargo, 1981). Это может быть связано с увеличением содержания глюкозы и фруктозы (Parker, Houston, 1971; Wargo, 1972). Некоторые авторы свидетельствуют, что эти изменения инициированы дефолиацией и отражают превращение крахмала в сахар (Parker, Houston, 1971; Wargo, 1972; Wargo, Harrington, 1991). Это создает благоприятные условия для роста числа видов грибов. Таким образом, дефолиация может косвенно способствовать увеличению инвазии грибов, и, соответственно, возрастанию смертности древостоя (Parker, 1981; Wargo, 1981).

Обнаружены следующие виды грибов, наиболее часто отмечаемые разными авторами и связанные с индуцированной дефолиацией насекомыми-филлофагами смертностью древостоев от грибных инфекций. Это, чаще всего, Armillaria sp. и корневая гниль. Виды Armillaria распространены повсеместно в лесах всей Северной Америки. В нормальных условиях гнилевые инфекции ограничиваются деревом-хозяином (Kite et all, 1991). Но, в условиях воздействия стресса (внешних факторов), таких как дефолиация, устойчивость древостоев к этой инфекции снижается. Соответственно, возможность колонизации Armillaria значительно возрастает (Wargo, Harrington, 1991).

Примером адаптации древостоев к неблагоприятным условиям среды обитания могут быть дубравы на солонцовых и солонцеватых почвах. Корни их имеют в 6 раз большую массу, чем у деревьев на темно-серых лесных почвах и в 1,5 раза меньшую листовую поверхность по отношению к надземной массе (Елагин, 1963). Это обеспечивает более полное использование почвенной влаги. Поэтому в период засух они не столь сильно реагируют на засуху, хотя в целом они находятся в состоянии хронического усыхания.

Эти результаты хорошо соответствуют полученными нами данными по сравнительной энтомотолерантности березняков после дефолиации непар-

ным шелкопрядом. Нами было показано, что березы в южной лесостепи вообще очень слабо реагировали как на воздействие фактора абиотического стресса (засухи), так и на дефолиацию непарным шелкопрядом (Колтунов, 1993, 1996). Мы предположили, что это обусловлено характером адаптации древостоев к обитанию в условиях периодического воздействия засух, суховеев, что сопровождалось снижением уровня реакции на различные виды неблагоприятного воздействия. В то же время, древостои, растущие на богатых почвах с меньшим дефицитом влаги, более значительно реагировали как на воздействие фактора абиотического стресса, так и на фактор дефолиации (Колтунов, 1993,1996).

Ряд авторов установил, что листогрызущие насекомые (вспышки массового размножения) резко усугубляли процесс усыхания дубрав, особенно там, где дефолиация влекла за собой поражение вновь отрастающей листвы мучнистой росой (Рубцова, Рубцов, 1984).

Так, общий процент сухостоя в дубравах после дефолиации крон на 75-100% составлял 42% (Рубцова, Рубцов, 1984).

Но полученные этими авторами результаты не совпадают с данными других авторов. Так, по данным А.И. Воронцова и др. (1967) усыхание дубрав начинается только после двукратной дефолиации насекомыми-фитофагами. Мы предполагаем, что несовпадение результатов, главным образом обусловлено значительными различиями в лесорастительных и климатических условиях дубрав, в которых анализировались последствия вспышек.

Интересно отметить, что именно в этих дубравах с очень плохим ростом они меньше страдают от повреждения листвы насекомыми-фитофагами (Рубцов, Рубцова, 1984). Это также хорошо совпадает с полученными нами данными о более высоком уровне адаптации к повреждению непарным шелкопрядом березняков, растущих в засушливых условиях и имеющих более низкий радиальный прирост (Колтунов, 1993, 1996). Характер их адаптации за счет снижения уровня реакции на различные виды стрессового воздействия уже изложен нами выше.

Известно, что дуб поздней формы повреждается листогрызущими насекомыми меньше, чем ранней формы (Рубцов, Рубцова, 1984).

Имеются также данные, что опенок, офиомастоз и другие болезни активируются после ослабления дубрав насекомыми-фитофагами (Рубцов, Рубцова, 1984).

Существуют микропопуляции зеленой дубовой листовертки, адаптировавшиеся к дубу промежуточной формы и отрождающиеся позднее других микропопуляций (Рубцов, Рубцова, 1984). Наличие двух микропопуляций зеленой дубовой листовертки выделено также на дубе черешчатом и дубе каменном (Merle, Pinguet, 1982).

Влияние вспышек массового размножения насекомых-филлофагов на сукцессионную динамику лесных фитоценозов

Известно, что в тех лесных зонах, где пирогенные циклы превышали период в 200 лет, вспышки массового размножения листовертки-почкоеда прерывали сукцессионные циклы, направленные на тенденцию к доминированию хвойных древостоев, изменяя структуру фитоценозов в сторону более ранних сукцессионных серий (смешанных лиственных лесов) (Sanders, 1995).

Вспышки массового размножения насекомых, которые затем сопровождаются пожарами, могут также прервать сукцессионные серии динамики лесных фитоценозов, или изменить ее (Рожков, 1965; Фуряев, 1988; Makkallo et all., 1998).

Так, взаимодействие D. ponderosae и сосны скрученной широкохвойной и пожаров в значительной мере определяют состав последующих древостоев (Makkallo et all., 1998).

Известно, что во многих арктических лесах вспышки массового размножения насекомых поддерживают мозаичность лесов, что, несомненно, оказывает положительное влияние на их устойчивость, стабильность.

Таким образом, непарный шелкопряд в лесах США может выполнят роль регулятора структуры лесных экосистем (Mattson, Addy, 1975).

В то же время, этот фитофаг вызывает смертность исключительно среди древостоев с низкой жизнеспособностью (Campbell, 1979; Houston, 1981). Совершенно очевидно, что удаление ослабленных древостоев с низкой жизнеспособностью способствует тому, что остаются более здоровые древостои (Muzika, Gottschalk, 1995). Такой характер воздействия на древесный ярус имеет очевидное сходство с эффектом изреживания древостоя в результате, например, санитарных рубок (Muzika, Gottschalk, 1995). Соответственно, низкий средний уровень отпада древостоя в результате дефолиации крон насекомыми-фитофагами детерминирует и низкий эффект воздействия на леса.

Но, как показали исследования различных авторов, в горных условиях эффект воздействия фактора дефолиации непарным шелкопрядом на древостой совершенно не эквивалентен изреживанию, или санитарным рубкам (Kegg, a,b, 1973). Он сопровождается катастрофическим отпадом древостоя, превышающим 50-60 % (Fosbroke, Hicks, 1989). Но такой катастрофический уровень отпада древостоев после вспышки массового размножения непарного шелкопряда имеют, обычно, около 25 лесных ландшафтов в США (Herrick, Gansner, 1986, 1988; Gottschalk, 1993).

При столь значительном уровне воздействия на древесный ярус в затухших очагах наблюдаются сильные изменения видового состава и структуры древостоя. Раннесукцессионные виды перемещаются, из верхнего яруса исключаются дубы на востоке США.

Многие авторы специально изучали особенности восстановления лесов США после повреждения непарным шелкопрядом. Было показано ограниченное восстановление ранее доминантных видов древостоев верхнего яруса леса (Allen, Rowersox, 1989; Ehrenfeld, 1980; Feicht et all., 1993; Hix et all., 1991). Как показали результаты исследований, даже в зоне умеренной дефолиации большинство восстановившихся древостоев после вспышки массового размножения непарного шелкопряда состояло из эксплуатируемых видов, особенно красного клена, не повреждаемого непарным шелкопрядом. Именно этот вид деревьев постепенно перемещаются в состав верхнего яруса дре-

востоя в умеренно дефолиируемых непарным шелкопрядом лесах США (Muzika, Gottschalk, 1995).

В других географических зонах более значимую роль при лесовосстановлении после зоогенной сукцессии (вспышки массового размножения непарного шелкопряда) выполняет другой резистентный к дефолиации вид: черная вишня (Muzika, Twery, 1995). В затухших очагах этот вид доминировал по значимости, но не по численности.

Роль лесоводства в снижении ущерба от очагов массового размножения непарного шелкопряда, создании толерантных лесов (Gottschalk, 1993) и снижении вероятности повреждения древостоев этим фитофагом очень важна. Исследования показали, что прореживание лесов (уход за лесом) может быть важным фактором предотвращения потерь лесов, особенно в дубовых лесах (Muzika, Gottschalk, 1995). Так, в древостоях со сходной дефолиацией крон, через 5 лет после прореживания и после дефолиации непарным шелкопрядом (после прореживания) наблюдается от 46 до 54 % потерь (квадратных футов на акр), тогда как в непрореженных лесах после вспышки терялось 63 и, соответственно, 85% древесины (Muzika, Gottschalk, 1995).

В целом можно заключить, что в сильно дефолиируемых непарным шелкопрядом лесах США в случае сильного отпада дубов происходит потеря доминирования и смена доминантов в составе древостоя. В отдельных лесных экосистемах (лесах Пенсильвании) полная смена структуры древостоя после вспышки может быть не реализована и за десятилетия (Muzika, Gottschalk, 1995). Таким образом, этот эффект имеет существенные географические отличия.

Закономерности отпада лесов США после дефолиации непарным шелкопрядом в разных географических условиях исследованы многими авторами (Baker, 1941; Campbell, Valentine, 1972; Fosbroke, Hicks, 1989; Fosbroke et all., 1991; Kegg, 1971, 1973; Nichola, 1961; Stephens, 1971, 1981; Twery, 1991). Несмотря на методические сложности проблемы достоверного

сравнения результатов, тем не менее, можно сделать на основе этих публикаций однозначный вывод, что смертность дубовых лесов высока в недавно захваченных непарным шелкопрядом лесах США. Gottschalk (1989) обнаружил, что на смертность лесов прямо влияет частота и интенсивность дефолиации крон древостоев. Хотя в лесах центральной Пенсильвании в 1978 и 1990 г.г. наблюдались две вспышки массового размножения непарного шелкопряда, только 22 % лесов было подвергнуто сильной дефолиации более одного раза (Feight, Fosbroke, Twery, 1993). Примерно, 26 % лесов никогда не дефолиировались более чем на 30 % за 13 лет. В любой год наблюдений процент лесов, подвергнутых сильной дефолиации, никогда не превышал 34 % (Feight, Fosbroke, Twery, 1993).

Пространственное распределение участков леса с разной смертностью после дефолиации не было одинаковым, а широко варьировало от 3 до 90 %. 76 % лесов имело низкую смертность (7%), и только 17 % имели высокую смертность (более 30 %). Процент древостоев, где остался тот же верхний ярус в 1990 г. составил 78 % и только у 6 % лесов он изменился с 1978 г. Прирост происходил за счет не дубовых видов: красного клена, черного камедного дерева, сладкой березы. Эти виды способны быстро замещать потери древостоев в основной зоне вспышек и тем самым увеличивать свое присутствие в составе древостоя. И, хотя дуб до сих пор является основным компонентом древостоя, тем не менее, процент его присутствия за этот период снизился с 68 % до 5 % (Feight, Fosbroke, Twery, 1993).

Таким образом, потери древесины в результате вспышки массового размножения непарного шелкопряда в целом нельзя назвать катастрофическими. Но, нельзя забывать, что хоть дуб и не является быстрорастущей породой, его древесина имеет высокую стоимость, тогда как его конкуренты, замещающие его после вспышки массового размножения, такой коммерческой ценности не имеют.

Показано, что дубово-сосновые леса США, как правило, высокочувствительны к дефолиации непарным шелкопрядом. Леса же с низким присутст-

вием дуба в составе древостоя отличаются низкой чувствительностью к дефолиации непарным шелкопрядом (Elmes, Liebhold, Twery, 1993). На этот фактор оказывает влияние также крутизна склона и сторона склона. Понижение чувствительности на высоте, менее 20 м показывает на взаимосвязь типов леса и высот над уровнем моря. Это может быть важным компонентом мониторинга лесных ландшафтов по уровню резистентности и толерантности к повреждению непарным шелкопрядом.

Наибольшей дефолиации подвергаются дубовые древостои в наиболее бедных условиях произрастания, с меньшим приростом древесины (Gottschalk et all., 1993; Liebhold et all., 1995, 2000).

До 30 % общего запаса древесины в государственном лесном фонде США подвержены высокой опасности повреждения непарным шелкопрядом (Can, Goffman, 1990). Но этот показатель является динамической величиной и испытывает изменения во времени (Can, Goffman, 1990).

Исследования позволили обнаружить увеличение потери катионов из дефолиированных непарным шелкопрядом лесов (из почвы), усиливающих эффект воздействия кислотных осадков (Webb et all., 1997).

Было обнаружено также увеличение смертности среди предпочитаемых видов древостоев верхнего яруса, особенно когда дефолиация была не сильной (Muzika, Gottschalk, 1995) .

Ряд авторов также отмечает, что в течение длительного времени наблюдается тенденция к увеличению доминирования красного клена (Acer rubrum L.) составе древостоя после дефолиации лесов непарным шелкопрядом в США, так как последний является резистентным к дефолиации этим фитофагом (Muzika, Gottschalk, 1995). Это характерное направление зоогенных сукцессий в лесах восточной части США, дефолиированных непарным шелкопрядом.

К наиболее явно выраженным изменениям структуры лесов под действием непарного шелкопряда в лесах США относится снижение процента лесопокрытых территорий, возрастание площади территорий с низким лесопо-

крытием и увеличение территории с кустарниковым покрытием (Thurber, 1992; Campbell, Sloan, 1977).

В связи с этим мы считаем, что такое направление трансформации лесов под воздействием вспышек массового размножения непарного шелкопряда при дальнейшем неизбежном распространении этого вида по территории лесов США приведет к постепенному снижению уровня депонирования углерода лесными экосистемами. Хотя к настоящему времени такое направление зоогенных сукцессий пока имеет только характер тенденции.

Естественно, при повторной сильной дефолиации происходит потеря вертикальной структуры древостоя, упрощение вертикальной структуры. Поэтому при расширении этой тенденции закономерно встает проблема лесовосстановления.

Таким образом, в результате такого направления зоогенных сукцессий устойчивость лесов США к дефолиации непарным шелкопрядом постепенно возрастает, но при этом одновременно наблюдаются и отрицательные изменения в лесном фитоценозе: смена доминантов, изменение структуры древостоя, его упрощение и постепенное снижение дуба в составе фитоценоза.

Уже неоднократно многие авторы, изучавшие воздействие фактора дефолиации непарным шелкопрядом на лесные фитоценозы США отмечают очень настораживающую тенденцию: снижение процента дубов в составе лесов восточной части США и возрастание процента сосны в составе древостоя, что по сравнительной стоимости древесины является экономически неблагоприятной тенденцией. (Muzika, Gottschalk, 1995; Feight, Fosbroke, Twery, 1993).

Известно, что дефолиация крон верхнего яруса вследствие вспышки массового размножения насекомых-филлофагов сопровождается изменением микроклиматических условий, увеличением прозрачности полога, повышением осветленности подчиненных древесных ярусов и травяного покрова, снижением влажности воздуха, что усиливает рост растений под пологом. В результате их фитомасса увеличивается (Рафес, 1989).

Установлено, что в 100-летнем пихтарнике при полной дефолиации на почву выпадает 4,5 т/га экскрементов, ее среднесуточная температура возрастает на 2–3 ^{o}C, до 10 раз увеличиваются масса и биологическая активность микроорганизмов, повышается содержание азота при одновременном уменьшении калия и фосфора. На следующий год, за счет большей освещенности и плодородия почвы, в четыре раза увеличивается фитомасса травяного покрова и происходит его трансформация. Изменяются также таксономический состав почвенных беспозвоночных, членистоногих и видовой состав мелких грызунов.

По данным А. М. Краснитского, Г. П. Сошнина (1986) в дубравах Центральночерноземного заповедника с 1965 г. происходят сукцессии, ведущие к смене главной породы – дуба на второстепенные – осина, клен, черемуха. Видимо, важную роль в этом играют вспышки массового размножения насекомых-фитофагов. Так, в 1970-1978 г.г. повреждения крон составляли 50%, в 1979-1980 г.г. выше, в 1992 г. – 30%, при этом, до 1970 г. Повреждении крон были выше 50%.

Кроме того, после вспышек массового размножения в дубравах происходили: снижение плодоношения, гибель подроста после оголения крон, снижение качества древесины вследствие повышенного образования водяных побегов, неравномерность годичных колец и увеличение сбежистости (Schwerdtfegger, 1981).

Обычно полная дефолиация лиственницы непарным шелкопрядом приводит к ослаблению древостоев, потере радиального прироста на 32-64 %, и снижению урожая семян (Эпова, Плешанов, 1995).

Вместе с тем, многие авторы считают, что при временном снижении продуктивности насаждений при вспышках массового размножения, насекомые-фитофаги не наносят, практически, никакого ущерба насаждениям (Эпова, Плешанов, 1995). Поэтому нет необходимости проводить лесозащитные мероприятия в Объ-Енисейском, Тунгусском, Яно-Колымском, Нижнеамурским районах.

По мнению ряда авторов, непарный шелкопряд не наносит лесам Восточной Сибири столь значительного экономического ущерба, как сибирский шелкопряд. Не было случаев массовой гибели хвойных и лиственных лесов, дефолиированных непарным шелкопрядом. Хотя очаги массового размножения этого фитофага в лесах Восточной Сибири впервые были обнаружены в 1924-1925 г.г. на побережье оз. Байкал. Первая наиболее крупная вспышка массового размножения непарного шелкопряда отмечена в 1948-1952 г.г. Общая площадь очагов массового размножения в Селенгинском и Бичурском районах Бурятии составила около 200 тыс. га (Флоров, 1938, 1948; Алексеева, 1969). Такая же крупная вспышка наблюдалась и в 1961-1966 г.г.

Мы также изучали влияние фактора дефолиации крон березы на травяной ярус в условиях Зауралья методом сравнительного геоботанического анализа. Для этого в условиях северной и южной подзон лесостепи Южного и Среднего Урала проводили закладку постоянных и временных пробных площзадей в березняках разнотравных. Пробные площади для снижения уровня дисперсии параметров подбирали в сходных лесорастительных условиях, почвенных, и условиях микрорельефа.

Исследования динамики видового состава различных экологических групп травяного яруса в год дефолиации, через 1 и два года после этого показали, что, как сильно, так и слабо дефолиированные участки проявляют определенный уровень изменчивости и колебания видового состава по годам (табл. 7.1,7.2). Мы предполагаем, что это обусловлено колебаниями гидротермического режима почв, так как сразу после затухания вспышки климатические показатели в очагах и за их пределами характеризуются высокими уровнями гидротермического коэффициента (глава 5).

Таблица 7.1

Динамика соотношения различных экологических групп травяного покрова в очагах массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье (Челябинская обл.) через 1 год после дефолиации древесного яруса (березы)

№ пробной площади	Степень дефолиации крон за период вспышки (1 год/2 год) %	Соотношение экологических групп травяного покрова через 2 года после затухания очага					
		Лесные	Лугово-лесные	Луговые	Лугово-степные	Степные	Сорные
Контроль №8	30 / 9	33/23	7/13	20/10	20/32	7/10	13/12
Контроль №9	20 / 7	50/17	0/17	33/22	0/34	17/5	0/5
Контроль №11	10 / 29	25/23	38/20	10/13	11/24	0/10	16/10
1	51 / 16	27/24	13/24	13/14	27/19	7/9,5	13/9,5
3	75 / 10	42/17	16/20	17/9,5	17/30,5	0/10	8/11
4	67 / 10	36/26	9/35	18,5/17	18,5/9	0/9	18/4
10	40 / 10	29/31	12/15	6/16	23/15	6/3	24/20
	Хэксп.	33,5±6,85 24,5±5,80	12,5±2,88 23,5±8,50	13,6±5,58 14,1±3,32	21,37±4,5 18,37±9,1	3,25±3,8 7,87±3,27	15,75±6,8 11,13±6,47
T St.		1,532 P=0.22	2,07 P=0,12	0,14 P=0,89	0,54 P=0,62	1,52 P=0,22	1,32 P=0,27
	X контр.	36,0±12,76 21,0±3,46	15,0±20,2 16,6±3,51	21,0±11,5 15,0±6,24	10,33±10,0 30,0±5,29	8,00±8,5 8,33±2,9	9,66±8,5 9,0±3,6
T St.		1,61 P=0,24	0,161 P=0,88	1,33 P=0,31	2,74 P=0,11	0,051 P=0,96	0,21 P=0,85

Таблица 7.2

Динамика соотношения различных экологических групп травяного покрова в очагах массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье (Свердловская обл.) через два года после дефолиации древесного яруса (березы)

№ проб	Стадия	Соотношение экологических групп травяного покрова через 2 года после затухания очага

		Лесные	Лугово-лесные	Луговые	Лугово-степные	Степные	Сорные
1	3	36/32	18/16	18/28	0/0	0/0	28/24
2	3	73/32	9/28	9/12	0/8	0/0	0/20
3	3	18/18	36/36	9/35	9/6	0/0	28/6
4	4	18/17	9/23	36/11	9/11	0/8	28/29
	X	42,3±16,19 27,3±4,67	21,0±7,94 26,3±6,81	12,0±3,00 25,0±6,81	3,0±3,00 4,7±2,40	--	21,7±6,33 16,7±5,46
	σ	28,0/8,1	13,7/9,6	5,2/11,8	5,2/4,2	--	1,35/19,00
Fэксп./F табл.		11,95/19,00	2,04/19,00	5,16/19,00	1,56/19,00	--	1,35/19,00

К сожалению, вследствие значительной пестроты лесорастительных условий в экотопах, дисперсия изучаемого признака была очень высока. Поэтому почти все данные статистически недостоверны. Тем не менее, тенденции динамики различных экологических групп травяного яруса очевидны. Это снижение количества лесных видов травяного яруса в очаге массового размножения непарного шелкопряда в березовых лесах Свердловской обл., увеличение количества луговых видов, в отдельных участках и лугово-степных видов травяного яруса (табл. 7.1, 7.2). Никакого изменения количества степных видов и сорняков мы не наблюдали. Это, очевидно, объясняется тем, что в достаточно низкополнотных и разреженных березняках в очагах и так в составе травяного яруса присутствует много этих экологических групп травянистых растений. Длительное антропогенное воздействие уже сформировало злаковые ассоциации растений.

Анализ динамики травяного яруса в очагах массового размножения непарного шелкопряда условиях Южного Зауралья (Челябинская обл.) также показывает на сходные тенденции. Это – тенденция к снижения количества лесных и увеличения количества степных и лугово-лесных видов травяного яруса. При этом, если в условиях контроля заметна к возрастанию количества лугово-степных видов, то при сильной дефолиации отмечается слабая тенденция к снижению их количества (таблица 7.1, 7.2).

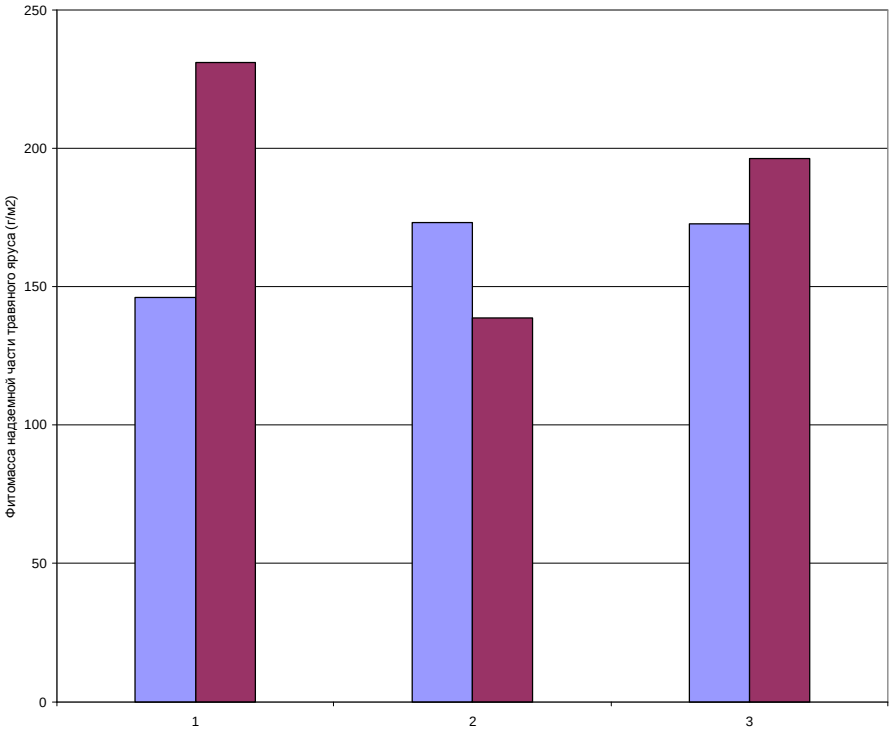


Рис. 7.5. Влияние дефолиации березы непарным шелкопрядом на динамику фитомассы надземной части травяного яруса. 1. Контроль. 2. Средняя дефолиация (40-50% в первый год вспышки. 3. Сильная дефолиация (75-100% во второй год вспышки. Слева: надземная фитомасса в первый год вспышки, справа – то же во второй год вспышки

Изучение влияния разной степени дефолиации крон березы в очагах массового размножения непарного шелкопряда в лесостепи Зауралья на надземную фитомассу травяного яруса показало, что в недефолиированных древостоях наблюдаются довольно заметные колебания надземной фитомассы трявяного яруса по годам, которые не связаны с воздействием фактора дефолиации (рис. 7.5), (Колтунов, 1993, 1996,1998). Как видно из рис. 7.5, в недефолиированных древостоях наблюдается заметное возрастание фитомассы травяного яруса, тогда как при сильной дефолиации (75-100%) рост надземной фитомассы был меньше, а при средней дефолиации вес надземной фитомассы снизился.

Известно, что в широколиственных лесах сильная дефолиация крон сопровождается возрастанием надземной фитомассы травяного яруса (Злотин, 1970; Злотин, Ходашева, 1974). Это обусловлено двумя факторами: резким изменением светового режима вследствие дефолиации крон в сторону, благоприятную для светолюбивых видов травянистых растений и улучшением минерального питания почв благодаря попаданию большого количества зоогенного опада (Рафес, 1968, 1980).

Отсутствие значительного воздействия фактора дефолиации на надземную фитомассу травяного яруса в колковых березовых лесах лесостепи Зауралья обусловлено, по нашему мнению, несколькими факторами: незначительным изменением светового режима после дефолиации крон древесного яруса вследствие разреженности березовых колковых лесов, значительной антропогенной трансформацией травяного яруса в сторону доминирования злаковых ассоциаций, которые хорошо адаптированы к обитанию в условиях хорошей освещенности, а, также, незначительным вкладом зоогенного опада в динамику минерального питания травяного яруса вследствие разреженности древесного яруса.

Таким образом, исследования показали, что уровень реакции травяного яруса на фактор дефолиации крон березы непарным шелкопрядом в условиях лесостепи Зауралья сравнительно невысок, особенно в сравнении с реакцией травяного яруса широколиственных лесов. Это обусловлено, главным образом, разреженностью березовых лесов в лесостепной зоне. По этой причине незначительные колебания освещенности не вызывают заметных сдвигов в травяном ярусе.

Анализ характера и глубины отклика березовых лесов на воздействие различных факторов однозначно показывает, что в столь жестких условиях воздействия этих факторов (периодические засухи, суховеи, колебания уровня подземных вод, локальные засоления почв, вспышки массового размножения насекомых-филлофагов, значительный уровень пастбищной дигрессии лесов) сформировались фитоценозы с очень высоким уровнем устойчивости.

Причем механизм формирования устойчивости обусловлен понижением уровня реакции древесного яруса на стрессовые факторы (Колтунов, 1993, 1996, 1998, 2000).

При этом, очевидно, что сами условия среды обитания детерминируют область устойчивости (Колтунов, 1993, 1996). Так, применительно к устойчивости древостоев к дефолиации насекомыми-филлофагами, как к одному из компонентов общей устойчивости, можно заключить, что в процессе эволюции в зоне лесостепи сформировались березовые леса с высокой степенью энтомотолерантности, но с низкой энтоморезистентностью, так как большая часть лесов в лесостепи подвергается средней и сильной дефолиации. Поэтому, если бы не эффективное функционирование механизма индуцированной энтоморезистентности у березы, то общие площади очагов могли бы быть значительно больше.

Несмотря на то, что длительная коэволюция лесов и насекомых продолжается многие миллионы лет, глобальное антропогенное воздействие, т.е., фактор, появившийся недавно, радикально изменил взаимоотношения в системе «лесные фитоценозы-насекомые-филлофаги».

Глобальное антропогенное воздействие на лесные экосистемы, техногенное загрязнение лесов, загрязнение почвенного покрова, а, также, деструкция, фрагментация лесных фитоценозов, упрощение их структуры, снижение биологического разнообразия, снижение численности мировых популяций птиц, массовое расселение сорняков, новых видов насекомых-филлофагов заметно изменило характер взаимоотношений насекомых и древостоев.

Отдельные лесные экосистемы за период жизни неоднократно подвергаются дефолиации вследствие периодического возникновения очагов массового размножения насекомых-филлофагов (Бенкевич, 1984; Ильинский, 1959; Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1991, 1992, 1998; Баранчиков и др., 2001; Рожков, 1965; Воронцов, 1978; Кондаков, 1963; Кучеров, 1988;

Liebhold et all., 1995, 2000).

И, хотя большая их часть выживает, в отдельных ситуациях, например, в системе взаимоотношений: «темнохвойные леса – сибирский шелкопряд» это сопровождается усыханием многих миллионов га лесов и трансформацией лесных биогеоценозов (Рожков, 1963,1965; Ивлиев, 1960, 1966; Кондаков, 1965, 1974; Флоров, 1938, 1948). И, хотя, в целом, на биогеоценотическом уровне, это приводит к повышению устойчивости лесов к насекомым-филлофагам, это происходит за счет огромных потерь ценнейших темнохвойных лесов (Ивлев, 1960; Рожков, 1963, 1965). Кроме того, в северных лесах скорость зоогенной трансформации очень низка (Рожков, 1963, 1965). Поэтому восстановление лесов происходит чрезвычайно медленными темпами.

Такая же тенденция отмечается и в широколиственных лесах северной Америки после спонтанной интродукции непарного шелкопряда в США (Liebhold et all., 1995; Muzika, Gottschalk, 1995).

В ряде случаев в системе: «дуб-непарный шелкопряд» происходит сильная зоогенная трансформация и снижение степени присутствия дуба в лесных биогеоценозах, за счет повышения участия хвойных лесов, несопоставимых по ценности с дубовыми (Herrick, Gansner, 1986, 1988; Gottschalk, 1993; Muzika, Gottschalk, 1995; Twery, 1991), а также вишни, клена и др. менее ценных пород.

За счет бурного развития транспортных сообщений все в большей степени развивается тенденция к расширению ареала непарного шелкопряда и других насекомых за счет спонтанной интродукции (Liebhold et all., 1995, 2000). И не всегда это носит безопасный характер.

В этих условиях необходимо более широкое развитие мониторинга популяций насекомых, особенно карантинных видов, а также других потенциально опасных видов насекомых.

В числе множества потенциально опасных видов насекомых, особенно для лесов США важное значение может иметь аборигенный для лесов России вид – сибирский шелкопряд, который является наиболее опасным вредителем лесов России (Баранчиков, Рожков, 1965, Ряполов, 1981, 1996). Поэтому мониторинг сибирского шелкопряда в лесах США может иметь исключительно важное значение (Баранчиков и др., 2000; Кондаков, 2002). Отметим, что естественным путем сибирского шелкопряда завезти в США очень трудно, так как зимующей фазой у этого вида являются гусеницы в подстилке (Рожков, 1963,1965). И с лесной продукцией в виде стволов его завезти невозможно. Поэтому необходимость проводить мониторинг лесов США по сибирскому шелкопряду, по нашему мнению, может быть образцом бесперспективных и бессмысленных мероприятий, в числе которых была и чрезвычайно затратная программа снижения распространения непарного шелкопряда на запад США путем массового применения феромонных ловушек, которая не показала эффективности, и назначение карантина в России против мифической, реально не существующей азиатской расы непарного шелкопряда, который, кроме экономических затрат, не дает никакого положительного эффекта (Колтунов и др., 2001).

Здесь автору остается только еще раз отметить, что никакая массовая истерия по поводу ожидаемой опасности распространения того, или другого вида насекомого не заменит строго научного подхода к оценке этой опасности. К сожалению, первый подход иногда преобладает до настоящего времени. Это тем более непонятно, еще и потому, что именно в России существовала прекрасная научная школа по лесной энтомологии, которая внесла огромный вклад в развитие защиты леса, общей энтомологии и биологии (Бенкевич, 1984; Викторов, 1955, Воронцов, 1978; Ильинский, 1956; Гримальский, 1963; Исаев и др., 1984).

Имеются и другие сообщения об изменении взаимоотношений в системе: «дерево-насекомые» при прогнозируемом увеличении содержания CO2 (Williams, Lincoln, Norby, 2003).

При этом особенного внимания заслуживают отдельные сообщения о том, что листья, выращенные при возросшей концентрации CO2 в воздухе имели существенное снижение содержания азота и столь же значительное увеличение соотношения содержания крахмала к неструктурным углеводам. Содержание фенолов не изменялось при увеличении содержания CO2 в воздухе и температуры. Показано, что при питании листьями, выращенными в этих условиях, непарный шелкопряд окукливался раньше (Williams, Lincoln, Norby, 2003). При этом вес насекомых не изменялся при увеличении содержания CO2 и температуры. Более ранние исследования других авторов показали, что увеличение содержания CO2 в атмосфере существенно изменяли биопродуктивность древостоев и биохимический состав листьев (Norby, Kerstiens, 2001).

Поскольку насекомые являются важными регуляторами первичной продукции углерода в лесных экосистемах, следовательно, все это может существенно изменить и характер взаимодействия насекомых и растений (Lincoln et all., 1993).

Ряд авторов показал, что увеличение содержания CO2 в атмосфере вызывает уменьшение личиночного роста, увеличение потребления кормового субстрата, снижение плодовитости самок (Traw et all., 1996).

У Quercus robur повышение температуры воздуха сопровождалось снижением концентрации азота в листьях, увеличением содержания танинов, хотя увеличение CO2 и уменьшало содержание общих карбонизированных фенолов (Duru et all., 1998).

Питание чешуекрылых листьями, выращенными при повышенной температуре, снижало их плодовитость, тогда как листья, выращенные при увеличении содержания CO2 в воздухе, не имели такого воздействия на насекомых (Williams et all., 2000). Мы предполагаем, что увеличение содержания CO2 в атмосфере привело бы к снижению пищевой ценности листьев, особенно содержания азота и увеличению содержания защитных фенолов. Ожи-

даемым результатом этих изменений может быть сдвиг в развитии непарного шелкопряда.

Хотя в целом, увеличение содержания CO2 в атмосфере и изменило некоторые фитохимические компоненты, никаких значительных эффектов не было обнаружено. Содержание азота и воды в листьях достоверно снижалось. Содержание таниновых кислот имело тенденцию к увеличению при росте температуры. Исходя из этого, можно предполагать, что температура и содержание CO2 в атмосфере действуют независимо на непарного шелкопряда (Lindroth et all., 1993).

Исследования ряда авторов показали, что снижение содержания азота в листьях при увеличении CO2 в атмосфере происходит как в зрелых, так и в незрелых листьях. Прямой эффект от воздействия повышенной температуры на непарного шелкопряда был более весомым, чем воздействие на биохимический состав растений (Lindroth et all., 1993).

В качестве возможного отрицательного эффекта воздействия глобальных климатических сдвигов на энтомофауну было бы целесообразно проанализировать сдвиги в энтомофауне интродуцентов, на примере США. Так, по данным D. Simberloff (2000) около 360 интродуцированных видов насекомых было обнаружено в лесах США. Один лишь вид из них (непарный шелкопряд) распространился на площади 125 млн. акров леса. При этом ежегодно дефолиация этим фитофагом лесов США происходит на площади, в среднем, 12 млн. акров. Только в 1993 г. USDA Forest Service потратила на вполне обоснованную борьбу с очагами массового размножения непарного шелкопряда в лесах США 10,6 млн. долларов.

По мнению D. Simberloff (2000) одним из наиболее вероятных последствий глобальных климатических изменений на насекомых может быть, в первую очередь, изменение ареалов видов. Анализ результатов уже показывает, что наибольшие изменения ареалов насекомых наблюдаются на юге США (Флорида, Гавайи). Можно также предполагать возможное распространение многих видов насекомых на север, вследствие климатических измене-

ний. Есть также предположения, что новые сообщества, которые заменяют уже существующие, будут менее устойчивыми.

Также предполагается, что увеличение средней температуры будет вести к возрастанию выживаемости насекомых в целом и увеличению числа поколений в год. Это может привести к общему увеличению степени воздействия насекомых на леса.

Первичный эффект от дефолиации древостоев непарным шелкопрядом обычно снижение прироста (радиального и высотного), цветения, урожая фруктов, орехов, семян (Davidson et all., 1998). Это, также – отпад части древостоев, частичное усыхание, временное снижение устойчивости после дефолиации.

Так, Ratker, Houston (1971) описали явную взаимосвязь между дефолиацией сахарного клена и последующей инфекцией Armillaria. Они отметили, что, хотя на синхронность и интенсивность дефолиации оказывало влияние отмирание индивидуальных почек и ветвей, смертность деревьев, в основном, являлась следствием грибной инвазии. Основываясь на анализе стволов и спиленных пней, Dunbar, Stephens (1975) заключили, что Armillaria играет лишь незначительную роль в смертности дуба в штате Коннектикут. Однако, результаты исследований Wargo (1977) дают основание считать, что вклад Armillaria значим в отпаде дуба после дефолиации непарным шелкопрядом. Изучение корней и корневых чехликов живых, умирающих и погибших деревьев показало, что гриб Armillaria присутствовал в 42 % живых деревьев и у 96 % погибших и погибающих деревьев (Wargo 1977) .

Однократная дефолиация часто служит ключевым фактором каскадного включения других факторов, дополнительно повреждающих древостои, ослабленные фактором дефолиации. Это засухи, морозные зимы, поражение инфекционными болезнями (Рубцова, Рубцов, 1984; Campbell, Sloan, 1977

Комплексные очаги массового размножения насекомых-филлофагов являются нередким явлением в лесных биогеоценозах, особенно это характерно для взаимоотношений в системе: «дерево-насекомые» в пределах ареа-

ла дуба. Так как в ряде регионов юга России зеленая дубовая листовертка является очень широко распространенным дефолиатором дуба (Рубцова, Рубцов, 1984). И вспышки массового размножения непарного шелкопряда часто синхронизированы со вспышками массового размножения зеленой дубовой листовертки (Рубцов, Рубцова, 1984).

Соколовым (2005) установлена очень низкая по сравнению с литературными данными (Луганский, Лысов, 1991) (64% для семенных и 21% для порослевых деревьев V класса возраста) порослевая способность усыхающих после дефолиации ЛОЭК деревьев, особенно при выборочной рубке.

Е.Н. Иерусалимовым (2004) приводятся многочисленные результаты исследований по влиянию в смешанных насаждениях дефолиации насекомыми-филлофагами доминирующей породы на прирост и жизнеспособность недефолиируемых пород, из которых следует, что в подавляющем количестве случаев это влияние является положительным.

Им же отмечается, что если под пологом лиственных насаждений имеется подрост той породы, которая считается коренной, лесообразующей и хозяйственно важной, то повреждение верхнего полога положительно влияет на судьбу этого подроста. При этом автор ссылается на ряд литературных источников, описывающих такой процесс (Рывкин, 1964; Duncan et. al., 1958). То есть, в этом случае дефолиация древостоя, вызванная вспышкой массового размножения насекомых-фитофагов, с точки зрения лесного хозяйства, ускоряет сукцессионный процесс в желательном направлении.

Согласно полученным Соколовым (2005) данным, в типах леса, соответствующих коренным соснякам, при наличии под пологом березы соснового подроста дефолиация приводит к увеличению его жизнеспособности и прироста в высоту, особенно у подроста ниже 200 см.

Целесообразно отметить также достаточно новое направление в растениеводстве: создание трансгенных лесных культур, более устойчивых к повреждению насекомыми-филлофагами. К настоящему времени в лесной генетике развитие этого направления находится в начальной стадии, тогда как

технология создания трансгенных сельскохозяйственных растений продвинулась значительно дальше. По нашему мнению, вряд ли можно ожидать, что лесная генетика не пойдет по этому пути. Поэтому следует только отметить, что, при достаточно больших площадях высокоустойчивых трансгенных лесных растений они будут представлять собой мощный фактор отбора и микроэволюции насекомых. Исходя из этого, проблема возникновения адаптированных к трансгенным растениям популяций насекомых, способных успешно дефолиировать их, по-существу есть только проблема времени и нет сомнений, что постепенно такие устойчивые популяции появятся. Но последствия воздействия их на обычные, не трансгенные древостои могут быть совершенно непредсказуемыми и представлять значительную опасность для лесов. Поэтому было бы более обоснованно не развивать этот путь генной инженерии лесных растений.

Возобновление основных лесообразующих пород и живой напочвенный покров в таежных шелкопрядниках тесно связаны со степенью исходного объедания насаждений гусеницами сибирского шелкопряда. В частично поврежденных экосистемах сохраняется типично таежная травяная растительность и жизнеспособный подрост. В сплошь объеденных насаждениях вследствие гибели древостоев происходит резкое осветление, в связи с чем развивается покров с преобладанием злаков, который вызывает угнетение и гибель темнохвойного подроста. Другой весьма существенной особенностью наземного покрова полностью объеденных шелкопрядников является практически полная и, по-видимому, прогрессирующая деградация моховолишайникового яруса. Если в слабо поврежденных сообществах зеленые мхи покрывают около 70% поверхности почвы, то в полностью нарушенных - не более 10%. В шелкопрядниках с полностью дефолиированным древостоем видовое разнообразие травяного покрова на каждом из изученных участков в среднем ниже, чем в слабо поврежденных. Обеднение происходит, прежде всего, за счет некоторых видов, особенно чувствительных к изменению фитоценотической среды: Pyrola asarifolia, Orthilia secunda, Goodyera repens. В

то же время такие представители таежного мелкотравья, как Gymnocarpium dryopteris и Oxalis acetosella, не только не снижают своей роли в фитоценозах усохших шелкопрядников, но иногда и повышают свое обилие. В полностью дефолиированных шелкопрядниках запас зеленой массы в 2-2.5 раза больше, чем в сильно и слабо поврежденных (Шабалина и др., 2002).

Следует отметить, что только в период последней вспышки массового размножения сибирского шелкопряда, которая состоялась в середине 1990-ых гг., шелкопряд повредил темнохвойные насаждения в Ангаро-Енисейском регионе на площади около 480 тыс. га (Ведомости..., 1996). По данным Восточно-Сибирского лесоустроительного предприятия 120 тыс. га лесов были повреждены в слабой степени (обесхвоивание до 25%), 70 тыс. га - в средней (25-50%), 50 тыс. га - в сильной (50-75%), и 240 тыс. га подверглись полному объеданию.

В ослабленных древостоях возникла вспышка массового размножения черного пихтового усача, дополнительно ослабляющего древостои. В результате общее количество выживших деревьев через 4-5 лет снизилось в два раза. Относительно перехода усач на неповрежденные деревья существуют противоположные мнения. Одни считают распространение очагов усача за пределы шелкопрядников реальной угрозой (Богданов, Лучинин, 1972; Киселев, Ветрова, 1982; Исаев и др., 1988), другие отрицают это (Липаткин, 1984). Еще одним важным фактором последействия на шелкопрядники является пирогенный фактор (Фуряев, 1992). Многие затухшие очаги массового размножения сибирского шелкопряда подвергаются пожарам. В таком случае характер сукцессионных изменений значительно изменяется.

Таким образом, периодические крупномасштабные вспышки массового размножения непарного шелкопряда, как и других насекомых-филлофагов оказывают различное по характеру и уровню воздействие на лесные фитоценозы, от катастрофического, включающего массовое усыхание и гибель древесного яруса и зоогенную трансформацию лесного фитоценоза, до, практически, малозаметного, либо совсем не сопровождающегося отпадом древо-

стоя, либо он настолько незначителен, что сопоставим часто с рубками ухода.

Уровень последствий вспышек массового размножения непарного шелкопряда для лесных фитоценозов, в первую очередь, зависит от лесообразующей породы, особенностей лесорастительных условий и воздействия дополнительных факторов, ослабляющих древостои. Но, в любом случае береза на всем ареале остается высоко устойчивой к дефолиации этим фитофагом, даже при значительном уровне антропогенной трансформации. Исключения наблюдаются только в случае дополнительных факторов ослабления (резкие колебания уровня грунтовых вод, переувлажнение и др.) и на очень незначительной площади.

Поэтому следовало бы, в основном отказаться от тотальной обработки очагов массового размножения непарного шелкопряда в березовых лесах. Исключением могут быть только локальные участки с сильно ослабленным воздействием каких-либо дополнительных факторов древостои, по площади, не превышающие 3-5 % от площади очагов.

Дуб, особенно в лесостепной зоне значительно более чувствителен к сильной и полной дефолиации непарным шелкопрядом. Кроме того, во многих случаях фактор дефолиации является одним из факторов сильного ослабления древостоев, инициирующего включение комплекса других факторов ослабления (вспышки других насекомых-филлофагов, инфекционные болезни). В этой зоне нуждается в мониторинге популяций насекомых-вредителей и, при прогнозировании опасности сильной дефолиации и дополнительных факторов ослабления (морозные зимы, сильные длительные засухи) в планировании активных мероприятий по защите дубрав.

В большинстве случаев, при заметном отпаде древостоев, вспышка массового размножения непарного шелкопряда сопровождается зоогенной сукцессией, Характер, скорость и направление которой зависит от особенностей лесных фитоценозов, лесорастительных условий и многих других факторов. К сожалению, во многих случаях точное прогнозирование этих параметров

зоогенных сукцессий пока еще затруднительно и это направление исследований нуждается в развитии.

В ряде случаев вспышки массового размножения являются ключевым фактором каскадного включения другой системы факторов, способствующих постепенной деградации лесов (засухи, инфекционные болезни). И экологический ущерб в таких ситуациях очень значителен.

Учитывая то, что многие леса являются ценнейшим природным ресурсом древесины, часто направления зоогенных сукцессий, вызываемые вспышками массового размножения непарного шелкопряда, совершенно не совпадают со стратегией развития лесного хозяйства регионов. Это заставляет использовать, в разумных, экологически обоснованных пределах, активные мероприятия по защите лесов. В лесах США это тенденция к смене ценных дубовых лесов менее ценными хвойными и другими лиственными.

Кроме того, учитывая важнейшие глобальные экологические функции лесов, особенно такие, как кислородопродуцирующая и углерододепонирующая, уничтожение насекомыми миллионов гектаров темнохвойных лесов приведет к длительному (на многие десятилетия) снижению этих функций. Принимая во внимание то, что леса России являются одним из важнейших природных мировых производителей кислорода, и поглощения CO2, вряд ли станет обоснованным, учитывая развитие мировых тенденций на сохранение стабильности климата и подписание Россией Киотского протокола допускать изъятие такого огромного количества площади лесов. Поэтому, мы считаем, что, вне зависимости от удаленности лесов от объектов хозяйственного использования и степени их хозяйственного использования, новые мировые тенденции глобальной экологии и сохранения климата заставляют полностью исключить возможность гибели такой огромной площади мировых производителей кислорода и в обязательном порядке предотвращать крупномасштабные вспышки массового размножения насекомых-филлофагов в случае угрозы сильного усыхания и отпада лесов (например, в системе: «темнохвойные леса – сибирский шелкопряд».

Есть некоторые основания предполагать, что прогнозируемые глобальные климатические сдвиги могут сопровождаться возрастанием роли насекомых в лесных экосистемах, уровня их воздействия на древесный ярус и сукцессионную динамику. Это будет сопровождаться значительным ростом экономических затрат на управление популяциями насекомых-филлофагов, контроль, мониторинг. Можно ожидать, также, дальнейшего расширения тенденции распространения новых видов насекомых на север, изменения ареалов видов.

Вполне обоснованно, также, ожидать в климатически благоприятных условиях значительного возрастания количества видов лесных насекомых – спонтанных интродуцентов, которые приведут к необходимости специалистов по защите леса решать качественно новые проблемы контроля этих видов.