Заключение

Изучение механизмов вспышек массового размножения у насекомых-филлофагов, образующих периодические крупномасштабные очаги массового размножения в лесных фитоценозах является одной из основных проблем современной популяционной экологии насекомых. Именно эта, довольно малочисленная группа насекомых-филлофагов и наносит наиболее значительный эколого-экономический ущерб лесным фитоценозам Евразии. Совершенно очевидно, что без решения этой проблемы невозможно и решение задач эффективного контроля и управления популяциями этих насекомых-филлофагов. Возрастание уровня и масштабов антропогенного воздействия и ожидаемые глобальные климатические сдвиги способны заметно усложнить эту проблему. Непарный шелкопряд, используемый нами в качестве модельного объекта исследований, является экономически значимым вредителем лесов в Европе, Северной Африке и Северной Америке. Поэтому тема исследований является очень актуальной.

Основными задачами исследования был анализ современной литературы по этой проблеме, собственные экспериментальные исследования и разработка на основании полученных нами результатов гипотезы механизма вспышек массового размножения.

Как показали результаты многолетних исследований и анализ результатов других авторов, периодичность вспышек массового размножения детерминируется степенью предсказуемости климатических условий. В стабильных, предсказуемых климатических условиях она максимальна, в непредсказуемых, быстро изменяющихся климатических условиях частота вспышек заметно снижается.

Непарный шелкопряд в Южной Европе и Северной Америке представляет значительную опасность для сохранения современного ареала дуба, особенно в условиях глобальных климатических сдвигов.

Очаги массового размножения непарного шелкопряда, в основном, не синхронны с очагами массового размножения хвоегрызущих насекомых в сходных местообитаниях. В целом, вспышки массового размножения листогрызущих насекомых происходят чаще, чем хвоегрызущих и более тесно связаны с засухами.

Особенно значительной площади очаги массового размножения непарного шелкопряда достигают при синхронизации с засухами.

По мнению K. Villemant и A. Fraval (1999) экономический ущерб от непарного шелкопряда имеет тенденцию к увеличению с востока на запад и с севера на юг Европы. Это обусловлено только ареалом дуба, особенно вечнозеленых форм, особенно чувствительных к дефолиации крон. Из этого следует, что уровень «вредоносности» разных географических популяций этого фитофага, обусловлен только разным составом предпочитаемых пород, а не другими биоэкологическими параметрами этих популяций (разной миграционной активностью имаго и др.). Приведены результаты, подтверждающие, что зоны максимума площадей очагов непарного шелкопряда в лесах России локализованы как в Европейской, так и в азиатской частях ареала этого вида. Следовательно, это не связано с различиями в миграционной активности имаго и большей «агрессивностью» «азиатской» расы этого фитофага, как предполагалось другими авторами (Баранчиков, 1987; Wallner, 1987).

В лесах России, в азиатской части зона наиболее крупных по площади очагов локализуется в лесах Зауралья и соседних с ними лесах Западной Сибири. Это леса Тюменской, Курганской и Челябинской областей. Вторая по площади зона локализуется в дубовых лесах Дальнего Востока. В Европейской части России это леса Башкортостана, Татарстана и Пензенской обл. Наиболее привлекательными местообитаниями для этого фитофага в Южной Европе является Балканский полуостров, где вспышки массового размножения наиболее часты.

Трофическая преадаптация экспериментально доказана в условиях культивирования насекомых на искусственной питательной среде и способна передаваться другому поколению непарного шелкопряда.

Есть основания предполагать, что эдафо-ценотические различия в экотопах могут трансформироваться в различия в биохимическом составе кормового субстрата, что, в свою очередь, приводит к очень тонкой физиолого-биохимической адаптации различных микропопуляций непарного шелкопряда (Андреева, 2002 a, b). Особенно это характерно для фазы депрессии. В фазе собственно вспышки эти различия исчезают.

Разные географические популяции непарного шелкопряда имеют заметные различия в онтогенезе, морфологических параметрах, плодовитости, фенотипической структуре. В период вспышки состав предпочитаемых кормовых пород более обширен, чем в период депрессии.

У разных географических популяций эффективность питания различается, причем трофическая стратегия у них часто реализуется совершенно различными биохимическими путями (Андреева, 200 a, b).

Европейский непарный шелкопряд состоит из различных географических популяций, отличающихся генетически (Reineke et all., 1999). Учитывая незначительные генетические различия между европейскими популяциями этого фитофага, вероятно, в эволюционном плане европейские популяции возникли сравнительно недавно.

Азиатские популяции непарного шелкопряда из разных географических регионов также отличаются друг от друга генетически. Причем, уровень полиморфизма возможной популяции-основателя (Япония) особенно высок. Это, возможно, свидетельствует о более длительном эволюционном периоде этой популяции.

Рестриктазный анализ ДНК различных географических популяций непарного шелкопряда из Европы, Азии, Северной Америки показал, что уровень генетических различий прямо пропорционален физическому рас-

стоянию между популяциями (Pfeifer, 1995; Schreiber et all., 1997; Reineke, 1998; Reineke et all., 1999).

Поэтому можно заключить, что каждая географическая популяция непарного шелкопряда незначительно отличается от другой генетически.

С востока на запад постепенно изменяются морфологические, экологические и биологические параметры популяций непарного шелкопряда. Изменяется средний размер имаго, средняя плодовитость, температура, необходимая для холодовой диапаузы и ее продолжительность, способность к активному полету самок и многие другие.

На основе анализа гидротермических условий в различные фазы популяционной динамики непарного шелкопряда в березовых лесах Зауралья за последние 50 лет нами разработана гипотеза механизмов реализации вспышек массового размножения насекомых-филлофагов, обладающих высоким биотическим (вспышечным) потенциалом.

Суть гипотезы заключается в следующем. Как показали результаты исследований, у непарного шелкопряда, как и у всей группы насекомых-филлофагов, обладающих высоким биотическим потенциалом, в различные фазы популяционного цикла, биотический (вспышечный) потенциал колеблется в широких пределах. Он наиболее низок после затухания вспышки, в начале фазы депрессии. Поэтому вспышка в этот период невозможна. Механизм возрастания вспышечного потенциала и является ключевым элементом реализации вспышки.

На основании полученных результатов, нами предложен следующий механизм быстрого роста биотического (вспышечного) потенциала. Ключевым фактором функционирования механизма реализации вспышек служит фактор абиотического стресса (весенне-летние засухи), который и включает основной биотический фактор – способность этой группы насекомых-филлофагов к быстрой адаптации к изменению условий среды. Для этого необходимо воздействие фактора абиотического стресса (засух) за 2-3 года до начала подъема численности. Наиболее эффективным пусковым

механизмом служат повторные весеннее-летние засухи. Одновременно в этот же период желательно сочетание воздействия этого абиотического фактора с другим (особенно низкими зимними температурами). Формой проявления этой адаптации и является быстрый рост биотического (вспышечного) потенциала. Возрастание вспышечного потенциала, по-существу и инициирует вспышку массового размножения, если в этот период складываются относительно благоприятные климатические условия.

При этом, по нашему мнению, столь же быстрая адаптация происходит у непарного шелкопряда и к обитанию в менее благоприятных условиях среды (повышенной влажности), но в результате такой адаптации вспышечный потенциал не возрастает, так как реализуется стратегия выживания вида в неблагоприятных условиях.

Как показали результаты исследований, климатические условия в период протекания собственно, вспышки также важны, но имеют меньшее значение, чем перед подъемом численности, вследствие инерционности вспышечного потенциала.

И в этот период популяционного цикла (начало роста численности), пока вспышечный потенциал еще низок, популяция очень высоко чувствительна к качеству кормового субстрата.

Позже, после возрастания вспышечного потенциала и начала собственно вспышки массового размножения, по нашему мнению, чувствительность популяции непарного шелкопряда с высоким биотическим (вспышечным) потенциалом к качеству корма способна снижаться. Об этом убедительно свидетельствуют климатические условия протекания отдельных вспышек массового размножения этого фитофага в Зауралье. Видно, что отдельные вспышки массового размножения в эруптивной фазе совершенно не сопровождаются воздействием фактора абиотического стресса (засух), причем, даже не полных весенне-летних засух, а частичных (весенних). При этом, и в северной части ареала непарного шелкопряда вспышке

массового размножения всегда предшествует воздействие фактора абиотического стресса (засух).

Такая непредсказуемость среды обитания и резкие колебания климатических условий не только по годам, сезонам, но и в течение одного весенне-летнего сезона, не дает возможность адаптации популяции к одним стабильным условиям среды обитания, а вызывает необходимость постоянной смены вектора адаптации. Поэтому происходит кризис адаптации и вспышечный потенциал падает до минимального уровня.

Как показали результаты, механизм воздействия фактора абиотического стресса на древостои заключается в сильном временном снижении уровня энтоморезистентности древостоя, что, вероятно, обусловлено улучшением кормовой ценности субстрата. Вследствие этого происходит исключительно быстрое возрастание выживаемости популяции непарного шелкопряда и развитие вспышки.

Исследования показали, что древостои не подвергшиеся дефолиации, наиболее слабо реагируют на абиотический стресс (засуху), или совсем не реагировали на этот фактор. Слабо дефолиируемые березняки в сходных лесорастительных условиях более значительно реагирует на стресс, в среднем на 44,9 % - падение годичного радиального прироста.

Наиболее значительная реакция на абиотический стресс наблюдалась в березовых древостоях с очень низкой энтоморезистентностью (при дефолиации 80-100 %).

Таким образом, уровень стрессовой реакции древостоев в очагах достаточно точно отражает степень временного снижения энтоморезистентности, которая тесно коррелирует с выживаемостью гусениц и степенью дефолиации крон.

Вероятно, более сильная стрессовая реакция части древостоев, потерявших энтоморезистентность, вызывает и более значительные физико-биохимические сдвиги в этих древостоях, которые сопровождаются возрастанием их кормовой ценности и - выживаемости гусениц.

Результаты показали, что уровень реакции на абиотический стресс контролируется, главным образом, влажностью почв, так как в дефолиированных древостоях влажность почв была наиболее важной; в слабо дефолиированной она была меньше, а в сильно дефолиированной - самой низкой.

Основной причиной сохранения низкого вспышечного потенциала популяции непарного шелкопряда в фазе депрессии является очень высокая непредсказуемость факторов среды обитания. Она инициирует необходимость постоянных изменений вектора адаптации у популяции, так как высокие адаптационные способности непарного шелкопряда, как важнейший элемент его жизненной стратегии во все фазы популяционной динамики остаются на одинаково высоком уровне. Поэтому реализация вспышки в этот период невозможна.

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 древостоя, 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.

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.

Характер, скорость и направление зоогенных сукцессий 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.

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.

Нами разработаны элементы более эффективной и экологически обоснованной стратегии защиты леса. Основной целью предлагаемой стратегии защиты леса является не предотвращение вспышки и даже не предотвращение дефолиации, а предотвращение сильного отпада древостоя. Следовательно, при высокой энтомотолерантности древостоя полная и сильная дефолиация, по нашему мнению, допустима. При низкой энтомотолерантности древостоя (например, у темнохвойных) она совершенно недопустима, так как вызывает, в основном, гибель древесного яруса.

Вторым ключевым элементом новой, более экологически обоснованной стратегии защиты леса должен быть переход от **стратегии тотальных обработок** всего очага в целом, **к стратегии локальной обработки** участков с древостоем, имеющим пониженный уровень энтомотолерантности. Для этой цели целесообразно использование мониторинга и картирования лесов по уровню ожидаемой энтоморезистентности и энтомотолерантности. Третьим элементом является необходимость дифференциации лесов по категориям защитности и реализация совершенно разных критериев необходимости применения активных мероприятий по защите лесов в разных по категориям защитности лесах.

В целом, предлагаемые нами элементы новой концепции защиты леса, основанные на предложенной нами концепции вспышек массового размножения насекомых-филлофагов с высоким биотическим (вспышечным) потенциалом, предназначены только для этой группы насекомых-вредителей, образующих периодические крупномасштабные вспышки массового размножения.