Глава 6

Механизм вспышек массового размножения насекомых-филлофагов

К настоящему времени известно много различных концепций вспышек массового размножения. Наиболее известными из них являются: трофическая концепция (Трейман, 1938; Тарануха, 1952; Руднев, 1958; Грималь-ский, 1971; Ханисламов, 1963), климатическая (синоптическая) (Ильинский, 1959; Кожанчиков, 1950; Anderwartha, Birch, 1954; Bodenheimer, 1938), паразитарная (Escherich, 1942; Smith, 1935; Solomon, 1964), абиотического стресса (Ильинский, 1959; Mattson, Haack, 1988), биоценотическая (Schwerdtfeger, 1956; Schwenke, 1963, 1978). На основе последней разработана синтетическая концепция вспышек (Schwerdtfeger, 1956; Викторов, 1966).

"Трофическая" гипотеза связывает механизм вспышек массового размножения насекомых со сдвигами физиолого-биохимического состава кормового субстрата под влиянием изменений погоды (Трейман,1938; Тарануха,1952; Руднев,1962; Ханисламов, 1958-1960, 1963; Ханисламов и др., 1958, a,b; 1962; Грималь-ский, 1971).

По мнению П.М. Рафеса (1989) массовые размножения свойственны видам насекомых, способным резко реагировать на улучшение пищевых условий.

Ильинский (1932) и Руднев (1936) впервые обратили внимание на влияние качества пищи на массовые размножения первичных вредителей. Ранее Грималь-ский (1961) считал, что причины колебаний численности насекомых заключались во влиянии климатических факторов, паразитов и хищников. В результате исследований автор установил зависимость веса куколок сосновой совки и ее плодовитости (имаго) от степени повреждения хвои гусеницами. Согласно научной гипотезе автора, это объяснялось изменением качества пищи в результате повреждений хвои. Позже более детально этот вопрос был исследован Ф. Рудневым (1936, 1958, 1959, 1962, 1969). Автор изучал зависимость развития непарного шелкопряда от питания различными растениями и обнаружил, что плодовитость и выживаемость значительно ко-

леблются в пределах одной и той же породы, в разных условиях местообитания и в различные годы.

В результате автор (Гримальский, 1961) установил, что выкармливание гусениц на срезанном корме давало совершенно несопоставимые результаты с выкармливанием гусениц на растущих растениях.

Была установлена приуроченность очагов массового размножения соснового шелкопряда, сосновой совки и обыкновенного соснового пилильщика к насаждениям, произрастающим в явно неблагоприятных для них условиях местообитания. Это: насаждения, созданные на старопахотных землях, песках, после пожара, насаждения на площадях с резким колебанием уровня грунтовых вод, либо ослабленные какими-либо другими причинами (Гримальский, 1961).

Агрохимический анализ почв в очагах показал, что на старопахотных землях почва особенно бедна питательными веществами (особенно азотом), по сравнению с лесными почвами. Но анализ динамики роста древостоев показал, что сосна росла на старопахотных землях не хуже, чем на лесных в начале, затем ее рост резко ингибировался. Именно в тот период наблюдалось возникновение очагов массового размножения соснового шелкопряда, а, также, корневой губки.

В условиях лесостепи Зауралья многолетние исследования очагов массового размножения непарного шелкопряда, проведенные нами, не обнаружили при анализе лесорастительных и почвенно-эдафических условий, что очаги развиваются только в постоянно ослабленных какими-либо факторами участках леса (Колтунов и др., 1992, 1998; Колтунов, 1993, 1996). Такие же результаты были получены нами и при изучении особенностей лесорастительных условий в очагах массового размножения сибирского шелкопряда в темнохвойных равнинных лесах Ханты-Мансийского Автономного округа (Колтунов, 1996; Колтунов и др., 1997). Очаги массового размножения сибирского шелкопряда развивались как в лесах, нарушенных рубками, так и в совершенно ненарушенных ни рубками, ни каким-либо другим хозяйствен-

ным использованием лесах (Колтунов, 1996; Колтунов и др., 1997). Сходные данные имеются и по очагам сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края, Дальнего Востока и других районов азиатской части России (Баранчиков и др., 2001; Ивлиев, 1960, 1966; Коломиец, 1962; Кондаков, 1965, 1974; Рожков, 1965; Ряполов, 1966, 1981; Флоров, 1938, 1948;). Карта очагов сибирского шелкопряда, недавно выпущенная группой специалистов (Баранчиков и др., 2001) однозначно показывает, что многие крупные по площади очаги развивались в совершенно недоступных для хозяйственного использования лесах севере Красноярского края, где отсутствуют леспромхозы, дороги. Многими исследователями не отмечалось и каких-либо заметных факторов постоянного ослабления древостоев в очагах сибирского шелкопряда (Ивлев, 1960, 1966; Рожков, 1965; Ряполов, 1996).

Дальнейшие исследования действительно выявили снижение в хвое и листьях содержания влаги и повышение содержания сахаров (Schwenke, 1961; Merker,1962). Известно, что пригодность листьев и хвои для питания насекомых-фитофагов связывается с наличием широкой группы защитных соединений, таких как полифенолы, алкалоиды, сапонины и другие (Бенкевич, 1984; Barbosa et all,1990; Scutareanu et all., 1982). Так листья дуба у деревьев с высокой энтоморезистентностью отличались повышенным содержанием полифенолов, флавоноидов, таннина и лигнина (Scutareanu et all.,1982). Повышение содержания белкового азота в листьях березы оказывало положительное воздействие на развитие непарного шелкопряда (Денисова, Роменко,1988). Присутствие сапонинов в листьях падуба препятствовало питанию ими гусениц непарного шелкопряда (Barbosa e. a.,1990).

Обнаружено также снижение содержания защитных соединений под влиянием климатических изменений (Грималький,1971). У хвойных было обнаружено ингибирование смоловыделения в этот период (Васильева, Плешанов,1972, 1975; Рожков,1981). Обнаружена также трофическая обусловленность параметров роста непарного шелкопряда (Вшивкова, 1978, 1980,1982, 1984, 1988). Эта гипотеза получила очень много эксперименталь-

ных подтверждений. Но мы не видим необходимости разделять эту концепцию с предыдущей, "климатической" так как по совершенно очевидным причинам быстрые сдвиги в биохимическом составе кормового субстрата вызываются непосредственно действием факторов абиотического стресса, в частности - климатического (засухи). На опосредованное взаимодействие этих факторов указывали и другие исследователи (Рафес,1968). Но и группа гипотез "абиотического" стресса рядом исследователей подвергается критике (Larsson,1989). По нашему мнению, действительно, только воздействие фактора абиотического стресса не способно вызвать вспышку массового размножения. Согласно нашему варианту гипотезы механизмов вспышек массового размножения, вспышка возникает не у всех видов насекомых, а только у небольшой группы видов, обладающих высоким биотическим (вспышечным) потенциалом. Абиотический стресс служит только фактором инициализации этого биотического потенциала. Кроме того, для его «включения» необходима определенная последовательность воздействия этого фактора и определенный тип и характер засух (глава 5). У большинства видов насекомых биотический (вспышечный) потенциал очень низок. Поэтому фактор абиотического стресса не вызывает у них возникновения вспышки массового размножения. Таким образом, как уже указывалось выше, эта гипотеза касается только узкой группы видов насекомых-филлофагов, обладающих высоким биотическим (вспышечным) потенциалом.

Гримальский (1961) показал, что хвоя деревьев, растущих на старопахотных почвах, укорочена и имеет светло-желто-зеленый цвет. На лесных почвах она была зеленого цвета. При этом лесные почвы имели и более высокую влажность.

Эксперименты, проведенные автором, (Гримальский, 1961) показали, что выживаемость молодых гусениц при питании их хвоей насаждений сосны вне очагов была в 2-6 раз ниже, чем при питании в очагах. Учитывая полную тождественность микроклиматических условий, совершенно очевидно, что столь значительные различия в выживаемости гусениц обусловлены

различиями в кормовой ценности хвои в очагах и вне их, то есть различиями в ее химическом составе.

Особенно важным было то, что в вегетационные периоды с преобладанием дождливой погоды с пониженной температурой отмечалась массовая гибель гусениц и куколок вредителей во всех стациях (Гримальский, 1961). В этих климатических условиях онтогенез гусениц проходил лучше в условиях сосняков, растущих на лесных почвах. Но массовая смертность гусениц в сырую погоду объясняется не только непосредственным влиянием влажности и низких температур, но, также, увеличением кислотности хвои в этих условиях (Ильинский, 1952). Известно, что повышение кислотности хвои вызывает у гусениц расстройство пищеварения, ослабляет их, делает менее устойчивым к заболеваниям (Ильинский, 1952). Исследования последних лет показали, что при изменении pH кормового субстрата, снижается усвояемость корма и возрастают энергозатраты на питание (Андреева, 200, 2002 a, b; Пономарев, 1997, 2004). Причины этого очевидны: pH кишечника гусениц очень высока и многие ферменты (например- протеазы) также адаптировались к высокому показателю pH кишечника и имеют максимум активности именно в этом диапазоне pH (Колтунов, Фадеев, 1981). Поэтому при заметном снижении pH кормового субстрата вследствие воздействия различных факторов (в том числе даже нормальной динамики суточного колебания pH (Васфилов, 1997) усваиваемость корма резко снижается.

Вследствие того, что кислотность хвои обычно выше у сосны, растущей на старопахотных почвах, именно в этих условиях наблюдается повышенная смертность гусениц при неблагоприятной погоде. Этому же, по мнению Гримальского (1961) способствует и пониженное содержание питательных веществ в хвое. Дальнейшие исследования различных авторов не позволили ответить на этот вопрос вполне однозначно. Ряд авторов поддерживает гипотезу прямого влияния содержания отдельных питательных веществ в корме на результаты развития гусениц, их вес, выживаемость (Вшивкова, 1978, 1980,1982, 1984, 1988; Гримальский, 1961, 1971;

Ильинский, 1952; Васильева, Плешанов,1972, 1975; Рожков,1981; Schwenke, 1961; Merker,1962). Другие отрицают это, предполагая, что основную роль в эффективности питания выполняют не столько питательные вещества в корме, сколько количество антифидантных химических соединений, препятствующих питанию гусениц и вызывающих их гибель (Бенкевич,1984; Barbosa et all,1990; Scutareanu et all.,1982).

Действительно, есть достаточно аргументов в пользу каждой из гипотез (Вшивкова, 1978, 1980,1982, 1984, 1988; Гримальский, 1961, 1971; Ильинский, 1952; Васильева, Плешанов,1972, 1975; Рожков,1981; Schwenke, 1961; Merker,1962; Бенкевич,1984; Barbosa et all,1990; Haukioja, Nieme1a, 1978; Haukioja et all., 1985; Scutareanu et all.,1982).

Очевидно, что важную роль в кормовых свойствах выполняет pH кормового субстрата (Андреева, 2000, 2002 a, b; Ильинский, 1952; Пономарев, 1997; 2004). К настоящему времени эта проблема окончательно далека от полного решения и нуждается в продолжении исследований.

"Климатическая" гипотеза объясняет возникновение массовых вспышек изменение погодных условий (Bodenheimer,1930; Anderwartha, Birch, 1954; Ильинский,1952,1959, 1960; Кожанчиков,1955). Сторонники этой гипотезы связывают наступление вспышки с повышением плодовитости и выживаемости популяций насекомых под влиянием изменений погодных условий вследствие периодического наступления засух. Климатическая гипотеза, несмотря на ее очевидную близость к реальным факторам, детерминирующим вспышки массового размножения, тем не менее, не в состоянии объяснить, почему в одних случаях после наступления засух, вспышки реализуются, в других – нет. Например, в период фазы депрессии в северной части зауральской популяции непарного шелкопряда, длящейся 16 лет были периоды с сильными, повторными весенне-летними засухами, но вспышка, тем не менее не реализовалась (глава 3). Она, также, не в состоянии объяснить, почему вспышки массового размножения непарного шелкопряда в

Среднем Зауралье способны реализоваться на фоне нормальных гидротермических коэффициентов, а иногда даже в условиях повышенной влажности.

Как известно, ведущую роль в колебаниях численности непарного шелкопряда (и других насекомых) играют абиотические факторы. Они воздействуют как непосредственно, так и косвенно, через кормовой субстрат на естественных врагов (Викторов, 1955, 1966; Ханина и др., 1958; Ильинский, 1959; Бенкевич, 1960, 1962).

По мнению Ханисламова (1958, 1962) засухи увеличивают потенциал насекомых-вредителей.

В европейской части России массовые размножения непарного шелкопряда следуют за засушливыми годами (Стратонович, Заборовский, 1930; Пятницкий, 1935). Выяснилось, что первая фаза вспышки возникает в засушливые годы (Ильинский, 1952,1959; Воронцов, 1958).

В условиях Монголии Казанский (1928) также указывал, что вспышки массового размножения непарного шелкопряда связаны с сильными засухами с теплыми, крайне засушливыми веснами.

Обнаружено, что годы, за 2-4 года перед вспышкой, характеризуются пониженными температурами самого холодного месяца, а за 2-3 года до вспышки – низким или близким к норме ГТК мая-июня.

Установлено, что не оказали отрицательного влияния на численность непарного шелкопряда суровые зимы 1904, 1947, 1948 г.г. В Читинской обл. в 1904 г. они достигали -50,3 С, в 1947 - -48 С, в Туве в 1947 г. -52 С, в 1948 - 51 С (Бенкевич, 1962).

В. И. Бенкевич является сторонником синоптической теории вспышек массового размножения. По его мнению, вспышки обусловлены не только возникновением, но и комплексом погодных условий за 5 лет до вспышки. Это: низкие гидротермические коэффициенты высокий коэффициент жесткости зимы (Бенкевич, 1961, 1984). В каждой климатической зоне конкретное сочетание этих параметров различается (Бенкевич, 1961, 1966).

За 3-4 года до вспышки наблюдается жесткая зима, за 2-3 года до вспышки – засуха с низкими гидротермическими коэффициентами (май, июнь). По мнению Бенкевича (1962), для реализации вспышки необходим пятилений подготовительный период с низкими ГТК, засухами).

По мнению Ю. И. Новоженова (1961) продолжительное влияние сухой и жаркой погоды послужило причиной длительного по времени и значительного по площади массового размножения шелкопряда-монашенки и непарного шелкопряда в 1950-1958 г.г. в лесах Челябинской обл.

Следует обратить внимание, что связанное с изменением погоды (засуха) значительное снижение уровня грунтовых вод неизбежно вызывало на больших площадях ухудшение условий водного питания и ослабление древостоев (Новоженов, 1961). Таким образом, был выявлен еще один важнейший фактор временного снижения устойчивости древостоев в период роста численности и собственно вспышки массового размножения непарного шелкопряда, способствующий, вероятно, изменению кормовой ценности листьев, снижению энтоморезистентности березы и повышению выживаемости гусениц непарного шелкопряда.

К сожалению, в дальнейшем, исследования в этом направлении не проводились и насколько широко в разных географических и лесорастительных условиях проявляется этот фактор (снижение уровня грунтовых вод) осталось не выясненным. Но, во всяком случае, в условиях лесостепи этот фактор реализуется достаточно широко и периодически, так как в лесостепной зоне Западной Сибири изучались причины массового усыхания лесополос из тополя и было обнаружено, что основной причиной послужило резкое снижение уровня грунтовых вод в период сильной засухи.

Как показал Ханисламов (1963), очень холодные зимы сопровождаются гибелью энтомофагов, что способствует росту численности непарного шелкопряда.

Очень многие исследователи отмечали взаимосвязь начала вспышки массового размножения непарного шелкопряда с наступлением весенне-

летних засух. Засухи обычно предшествовали вспышке (Стратонович, Заборовский, 1931; Пятницкий, 1935, 1951; Ильинский, 1940, 1952, 1959; Воронцов, 1958; Бенкевич, 1958, 1961, 1984). Многие данные зарубежных авторов также свидетельствуют о тесной взаимосвязи возникновения вспышек массового размножения непарного шелкопряда с наступлением засух (Bogenschutz 1994; Wulff, Graser, 1996; Lentini et all., 1996; Villemant, Fraval, 1999).

Следовательно, эта взаимосвязь не является особенностью только восточно-европейских и сибирских популяций непарного шелкопряда в России, а характерна для вида в целом.

Известно, что весенние заморозки (-4С) вызывают повреждение листьев дуба и значительную смертность гусениц непарного шелкопряда 1 возраста (Лямцев и др., 2000). Но, если они не повторяются, то численность непарного шелкопряд в последней генерации быстро восстанавливается. Лямцев с сотр. (2000) считает, что более важным для популяции непарного шелкопряда является продолжительность периода дождей, а не их интенсивность. Неблагоприятная погода, по мнению авторов, не прерывает вспышку массового размножения, но снижает ее интенсивность (Лямцев и др., 2000). Здесь мы можем согласиться с первым, что наиболее важное значение имеет продолжительность дождливого периода, как неблагоприятного абиотического фактора, но уточнить, что это, согласно полученным нами результатам, особенно важное значение имеет весной, в период роста и развития гусениц младших возрастов (май, часть июня). Во второй половине лета (июль, август) это уже не имеет столь важного значения, так как онтогенез гусениц закончен, либо гусеницы старшего возраста значительно более устойчивы к воздействию неблагоприятных факторов среды.

Со второй частью утверждения авторов невозможно согласиться, так как длительные неблагоприятные условия (высокий ГТК) в течение двух сезонов может привести к затуханию вспышки, особенно если они сопровождаются сильными отклонениями ГТК, его колебаниями, т.е. - нестабильностью. По крайней мере, в течение наблюдений динамики абиотических фак-

торов за 50 лет именно такие климатические условия складываются перед затуханием вспышек массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье. При незначительно повышенных гидротермических коэффициентах наблюдались лишь торможение роста площади очагов до начала сильных засух, после чего вновь зарегистрирован резкий рост площади очагов. То есть, в целом, наблюдалось замедление развития вспышки, без полного ее затухания.

На необходимость наличия благоприятных климатических условий для повышения «потенции» вредителей указывал еще Палий (Палий, 1954). Нетрудно заметить, что это очень похоже на понимание необходимости повышения уровня вспышечного потенциала популяции непарного шелкопряда, рассматриваемого нами (Koltunov, 2001) и на косвенное признание того факта, что в эруптивных популяциях непарного шелкопряда вспышечный потенциал в разные фазы популяционной динамики значительно различается (Колтунов, 2001).

Именно по этой причине (низкий вспышечный потенциал непарного шелкопряда в начале фазы депрессии) все многочисленные попытки добиться сильной дефолиации крон древостоев путем их искусственного заселения кладками (иногда в заведомо избыточном количестве) не давали положительного результата. В этих экологических условиях древостои имеют высокую энтоморезистентность (нет воздействия фактора абиотического стресса – засухи, отсутствует благоприятное для высокой выживаемости популяции качество кормового субстрата). Если после предыдущей дефолиации прошло не более 2-3 лет, то древостои березы в затухших очагах обладают еще и мощной индуцированной энтоморезистентностью, инициированной предыдущей дефолиацией (Колтунов и др., 1992: Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998).

В это же время в более благоприятных экологических условиях (теплый засушливый период мая-июня) в условиях общей фазы депрессии в популяции непарного шелкопряда в Свердловской области мы отмечали локальное сильное повышение численности популяции (до 7-14 кладок на 1

дер.) в отдельных микроэкотопах и дефолиацию крон на уровне 30-40%. Эти микроэкотопы характеризовались хорошо выраженным повышением рельефа, южной экспозицией склонов, сухими условиями.

Как показали полученные нами результаты, при создании благоприятных экологических условий (воздействие фактора абиотического стресса: весенних засух) в период фазы депрессии и низких зимних температур за 2-3 года до вспышки вспышечный потенциал популяции начинает быстро возрастать и наблюдается быстрый рост численности популяции.

Известна также "паразитарная" концепция, связывающая механизм вспышек массового размножения с выходом популяции из-под контроля паразитов и хищников, а низкую плотность популяций насекомых в период депрессии - со сдерживанием ее численности за счет регулирования комплексом паразитов и хищников (Escherich,1914,1942; Smith, 1935; Solomon, 1964). Некоторые исследователи полностью отрицают факт регулирования численности популяции жертвы комплексом паразитов (Стадницкий, Бортник, 1977). По их мнению, следование траектории численности паразита за траекторией численности жертвы совершенно не означает факта регулирования численности жертвы паразитами, а действительную функцию регулятора могут выполнять только компоненты другого трофического уровня, а не одинакового. Поэтому в рассматриваемой модели: "хищник-жертва" теоретически функцией регулятора способен обладать лишь компонент системы, находящийся на более низком трофическом уровне, то есть - "жертва", а не "хищник", который находится на следующем трофическом уровне (Стадницкий, Бортник, 1977; Стадницкий,1988).

По мнению Гримальского (1961) паразиты и хищники играют в обедненных биоценозах подчиненную роль. Автору удалось показать, что рыжие лесные муравьи успешно защищали насаждения лишь в пределах 7-12 м от муравейника. В пределах этой зоны было повреждено только 30-40 % майских побегов сосны, тогда как за ее пределами 80-90%. Известно также, что нарастание численности паразитов и хищников происходит вслед за нараста-

нием численности вредителей (Исаев и др., 1984).

На наш взгляд относительно влияния паразитов на плотность популяции жертвы накоплен столь значительный фактический материал (Воронцов, 1963, 1967,1978; Кондаков, 1963, 1965, 1974; Коломиец,1981; Исаев и др.,1984; Бенкевич,1984; Luciano, Prota, 1983; Bogenschutz e.a.,1988; Wallner, Montgomery,1988; Maier, Bogenschutz, 1990), что достоверность имеющихся данных вряд ли подлежит сомнению. Поэтому сущность проблемы в данном случае сводится к понятию "регулятора".

В целом же совершенно очевидно, что паразиты и хищники совершенно не регулируют численности непарного шелкопряда (и других насекомых-филлофагов) ни в одной фазе популяционной динамики. Равным образом этой функции нет и в фазе депрессии. Поэтому не существует и обоснованного многими авторами «выхода популяции насекомых-фитофагов» из-под пресса паразитов, нет и только регулирования численности насекомых-фитофагов паразитами только в фазе депрессии.

Как показали полученные нами результаты исследований, более важным ограничивающим фактором плотности непарного шелкопряда в период депрессии в условиях лесостепи Зауралья служит высокая энтоморезистентность древостоя, резко снижающая его выживаемость, а не только пораженность паразитами (Колтунов, 1993 1995, 1996). Вследствие этого вспышка не может возникнуть в период депрессии даже при полном отсутствии паразитов у непарного шелкопряда.

Поэтому наличие исключительно мощных факторов, препятствующих подъему численности со стороны абиотических факторов ("космических", "климатических") в период депрессии заставляет сомневаться в наличии функции ключевого регулятора численности у паразитов как у непарного шелкопряда, так и у многих других насекомых, образующих периодические крупномасштабные вспышки, то есть - у видов насекомых, обладающих мощным потенциалом вспышки.

Кроме того определенной ошибкой специалистов является попытка рассматривать механизмы и факторы вспышки и динамики численности в целом, без их дифференциации. Как известно, существует два типа вспышек: локальные, свойственные многим видам насекомых и часто возникающие при локальном изменении условий в экотопах и пандемические, свойственные очень незначительному количеству видов насекомых, обладающих мощным потенциалом вспышки (Воронцов,1967,1978). Непарный шелкопряд и другие, рассматриваемые нами виды насекомых-фитофагов способны образовывать пандемические вспышки массового размножения. На наш взгляд у этой группы насекомых с данным типом динамики численности и широким фазовым портретом (Исаев и др.,1984) механизмы вспышек могут иметь некоторые отличия от механизмов динамики численности насекомых, способных только к локальному подъему численности и незначительному колебанию численности.

В целом эта группа гипотез механизмов вспышек решающую роль отводит воздействию внешних факторов на популяцию, что сводит все механизмы взаимоотношений "фитофаг-фитоценоз" к воздействию одного фактора абиотического стресса и существенно ограничивает роль внутрипопуляционных факторов.

Другим важным недостатком этой группы гипотез механизма вспышек является также то, что фактор абиотического стресса воздействует как на все древостои, так и на все виды насекомых неизбирательно, но к вспышкам численности способно лишь очень ограниченное количество видов насекомых-фитофагов. С этой точки зрения все гипотезы, объясняющие механизм вспышек действием внешних факторов совершенно не в состоянии объяснить отсутствие действия этого фактора на большую часть видов насекомых.

Дальнейшее развитие исследований в этом направлении выявило необходимость интеграции абиотических и биотических факторов вспышек и привело к появлению "биоценотической" концепции вспышек (Schwerdtfeger,1956; Schwenke,1955, 1978; Thalenhorst,1951). Позже на ее основе была

разработана "синтетическая" теория вспышек массового размножения (Schwerdtfeger, 1956; Викторов, 1955,1966). В ее основе лежит дифференциация факторов вспышки на модифицирующие (плотностнонезави-симые) и регулирующие (плотностнозависимые). Первые вызывают отклонения в плотности популяций, вторые за счет действия регулирующих факторов сглаживают эти воздействия.

Несмотря на более глубокое объяснение механизмов вспышек этой концепцией, тем не менее, ряд закономерностей функционирования механизмов вспышек остается невыясненным. В частности, это касается механизмов реализации вспышек у популяций насекомых с широким фазовым портретом. Предложенная концепция не может достаточно убедительно объяснить механизм вспышек у этой группы насекомых и отсутствие их у многих других видов насекомых. Кроме того, сущность вспышек как автоколебательного процесса, по нашему мнению, полностью не раскрыта. Этого мнения придерживается и ряд других авторов (Максимов, 1984). Определенная "случайность" проявления модифицирующих факторов, таких, например, как наступление засух в рамках этой концепции вообще вызывает сомнения, так как 10-12 летняя цикличность колебаний солнечной активности и климата широко известна и подтверждена огромным фактическим материалом (Эйгенсон и др.,1948; Эйгенсон,1963; Ловелиус,1979).

Рядом авторов эта концепция вспышек была подвергнута критике (Поляков, 1973). В свою очередь автором критики была предложена собственная концепция механизма вспышек (Поляков, 1973). Ее сильной стороной является иерархический подход к рассмотрению многообразия всех факторов динамики численности.

В последнее время стали накапливаться убедительные факты относительно того, что различные фазы динамики численности контролируются совершенно разными факторами (Поляков, 1973; Бенкевич,1979,1984).

Заслуживает внимания "биоэнергетическая" концепция вспышек, предложенная П. М. Рафесом (Рафес,1964,1968, 1980). Она основана на

взгляде на вспышку с точки зрения биоэнергетического бюджета и отдельные моменты этого при вспышке, несомненно, имеют место, но эта гипотеза совершенно не объясняет механизма вспышек в целом.

Известна также "стациальная" концепция вспышек массового размножения (Стадницкий, Бортник,1977; Стадницкий, 1988). Она основана на том, что характер и тип динамики численности детерминируется особенностями стаций, особенно ее структурными особенностями.

Известны попытки разработать внутрипопуляционные гипотезы механизма вспышек. Это полиморфизм, выдвигаемый А. С. Кониковым (Коников,1971, 1978), генетическая концепция механизма вспышек, предложенная Г. Францем (Franz,1949), Д. Читти (Chitty,1960) . В различных вариантах ее развивали и другие исследователи (Легатов,1930; Gaines e. a.,1973; Krebs, Myers, 1974; Krebs, 1979). Кребсом с сотр. показано, что на разных фазах динамики численности популяции полевки имели генетические различия (Krebs, Myers,1974). Э. Гилевой на основании экспериментальных работ предполагается, что циклы динамики численности у животных детерминируются цикличностью колебаний частот гена, сцепленного с полом (Гилева,1979).

Для непарного шелкопряда была разработана популяционно-фенотипическая концепция вспышек, основанная на экологических различиях трех различных фенотипов, и чередовании гомозиготных и гетерозиготных микропопуляций в различные фазы динамики численности (Кохманюк, 1972,1973,1978,1982). Этот подход дополняет и расширяет данные, полученные в нашей лаборатории В.И. Пономаревым (Пономарев,1992,1994,1998, 2004). Им показано, что гомозиготы по окраске гиподермы, доминирующие в период депрессии имеют экологические преимущества перед гетерозиготными фенотипами по этому признаку, что способствует быстрому подъему численности популяции в начале вспышки. Но для более глубокого понимания роли этих внутрипопуляционных факторов в реализации механизмов вспышек необходимы более широкие исследования в этих направлениях.

По мнению ряда авторов основным фактором возникновения вспышек массового размножения является ухудшение состояния лесов (Распопов,1961; Кондаков, 1963, 1965, 1974; Воронцов, 1967, 1978). Одним из основных факторов ухудшения состояния лесов являются антропогенные факторы (Исаев и др, 1975,1984). Поэтому некоторые исследователи предполагают, что антропогенные факторы являются одними из основных факторов динамики численности популяций насекомых-фитофагов (Воронцов,1978). Механизм их воздействия обусловлен как структурной трансформацией древостоев (разреживанием, изменением возрастной структуры древостоя) и фитоценоза (трансформация травяного яруса) (Кондаков, 1963; Воронцов,1978), так и ухудшением их состояния, снижением устойчивости (Руднев, 1958, 1959; Ивлиев,1960, 1966). Это вызывает избирательное заселение ослабленных древостоев насекомыми-вредителями (Бенкевич,1962, 1979, 1984; Распопов, 1961; Руднев,1962). Кроме того имеются данные, что антропогенное воздействие может вызывать изменения генетической структуры популяций и динамики численности (Яблоков,1987; Козлов,1987). При этом виды с различной популяционной структурой могут по-разному реагировать на инсуляризацию местообитаний, вызываемую антропогенным воздействием (Яблоков,1987).

Предполагается также, что в результате изоляции отдельных популяций может иметь место постепенное рассогласование во времени различных стадий онтогенеза насекомых, что может быть предпосылкой для аллохронного видообразования (Козлов, 1987). Но полученные нами результаты у трех видов насекомых-фитофагов с широким фазовым портретом динамики численности не выявили этих процессов (Колтунов,1993; Колтунов и др.,1994,1995, 1998). Следовательно, можно предполагать, что у популяций насекомых-фитофагов, образующих периодические крупномасштабные вспышки эти механизмы отсутствуют.

Биоценотическая концепция представляет интерес, но она, к сожалению, умозрительна.

Симчук с сотр (Simchuk et all., 1999) было показано, что уровень гетерозиготности популяции зеленой дубовой листовертки (Totrix viridana L.) была выше в фазе вспышки и ниже в фазе кризиса вспышки и депрессии.

При этом генетические изменения предшествовали изменениям плотности популяции. Как показали исследования, разные трофические микрониши занимают разные генотипы. То есть, функционирование естественного отбора было направлено на различное выживание гусениц в разных микронишах.

В течение вспышки массового размножения генетическая разнородность была высокой. Такая стратегия оптимизировала в более полной мере использование кормовых ресурсов дерева. Ассортативное спаривание было главным фактором, регулирующим генетическую разнородность у зеленой дубовой листовертки.

Некоторые авторы популяционные вспышки насекомых объясняют синхронностью появления (отрождения) гусениц (Schutte, 1957; Satchell, 1971). Но, учитывая, что Simchuk et all., (1999) наблюдали крах популяции даже в случае хорошей фенологической синхронности между зеленой дубовой листоверткой и древостоем, очевидно, что популяционные циклы этого фитофага не регулируются фактором фенологической синхронности.

В.И. Пономарев (2004) предполагает, что механизм вспышек массового размножения непарного шелкопряда заключается в следующем:

Увеличении однородности микропопуляций при снижении межмикропопуляционных репродуктивных связей и давления внешней среды, что приводит к сужению нормы реакции микропопуляций, уменьшению величины генетического груза. Это резко увеличивает выживаемость потомства при изменении условий в сторону, благоприятную для популяции.

Принципиально иное объяснение вспышки численности летне-осеннего комплекса приводится у Максимова (2001), считающего, что цикличность динамики численности летне-осенней группы листогрызущих филлофагов обусловлена цикличностью роста коралловидных корней у берез. Автор считает, что если быстрый подъем температур совпадает по вре-

мени с начала в одной из фаз роста сосущих микоризных корней, развитие данных корней блокируется, и у деревьев на 4 года возникает недостаток коралловидных корней. В свою очередь при катастрофическом уменьшении количества коралловидных корней у деревьев при образовании очагов массового размножения, они в первую очередь уменьшают синтез веществ, без которых могут обойтись, т.е. защитных веществ. Уменьшение концентрации защитных веществ в листьях кормового растения служит наиболее вероятной непосредственной причиной одновременного повышения выживаемости личинок у видов летне-осенней группы вредителей березы.

Однако эта гипотеза входит в противоречие с данными других авторов. Так, по данным ряда авторов, гусеницы одних видов листогрызущих лучше развиваются на растениях с микоризой (Gande, West, 1994; Gehring, Whitham, 1994; Goverde et all, 2000), другие – на растениях без микоризы (Rabin, Pacovsky, 1985; Gande, West, 1994; Gehring, Whitham, 1994; Gande, Nice, 1997). А по данным В. В. Мамаева, В. В. Рубцова, И.А. Уткиной (2001, 2002) при дефолиации дуба черешчатого (Quercus robur) резко возрастает интенсивность роста микоризных водопоглощающих корней. При этом активный рост корней не препятствует повторной дефолиации.

Таким образом, даже краткий анализ основных гипотез механизмов вспышек показывает, что в разной степени все эти факторы имеют место, но они не могут претендовать на роль единственного механизма вспышек. К сожалению, так или иначе, все изложенные выше гипотезы механизмов вспышек массового размножения являются чисто "факторными" гипотезами и основой вспышек в рамках этой группы гипотез является воздействие на популяцию различных экзогенных факторов, как абиотических, так и биотических.

Не претендуя на большую глубину анализа механизмов вспышек мы тем не менее предполагаем, что все попытки факторных теорий объяснить механизм вспышек воздействием на популяцию экзогенных факторов не в состоянии объяснить причин наличия вспышек у одних видов и отсутствия

их у большинства других в условиях воздействия этих факторов на все популяции.

Известно, что способность к образованию периодических вспышек массового размножения свойственна не всем видам насекомых (Воронцов,1978). Количество видов насекомых-фитофагов, способных к периодическим вспышкам массового размножения на большой территории, невелико (Воронцов,1978; Исаев и др., 1984). Непарный шелкопряд относится к группе видов насекомых, образующих периодические вспышки массового размножения на значительных площадях лесов (Ильинский,1958; Воронцов,1978; Бенкевич, 1984). Эта группа насекомых имеет ряд общих признаков. Это – высокий уровень полиморфизма, широкая экологическая пластичность, высокая чувствительность к изменению условий среды, широкий ареал, часто метапопуляционная структура, высокий биотический (вспышечный потенциал (Wallner, 1987). Не вызывает сомнений, что именно многие из этих особенностей и детерминируют возможность реализации периодических крупномасштабных вспышек массового размножения.

Периодичность вспышек составляет, в среднем, от 9 до 11 лет (Ильинский,1960, Бенкевич,1984). В северной части ареала популяции она может быть ниже (Колтунов, 1993). Обнаружена клинальная изменчивость частоты вспышек по направлению с запада на восток. Предположительно она обусловлена резко различающейся миграционной активностью европейских и азиатских популяций (Баранчиков,1987). Периодичность вспышек массового размножения непарного шелкопряда удовлетворительно совпадает с цикличностью наступления засух в регионе (Ильинский, 1952, 1959, 1965) и солнечной активности (Эйгенсон, 1956; Ловелиус,1977; Бенкевич,1984). Вместе с тем не каждая засуха сопровождалась вспышкой (Воронцов, 1978), а вспышки массового размножения обычно не захватывали всего ареала этого фитофага (Бенкевич,1984). У некоторых видов насекомых на северной границе ареала вспышек не возникает (Рожков, 1965; Воронцов, 1978). На локальном

уровне характер динамики численности непарного шелкопряда тесно связан с лесорастительными условиями (Gage, Parks,1989).

Совершенно очевидно, что, с точки зрения современного уровня знаний о механизмах вспышек массового размножения насекомых все группы гипотез монопричинности не способны объяснить механизм возникновения вспышек. Так, трофическая гипотеза не способна объяснить возникновения вспышек в неослабленных темнохвойных лесах, где отсутствуют факторы антропогенного воздействия, так как очаги обнаруживаются в чрезвычайно отдаленных территориях, где отсутствует близость жилья, нет дорог, отсутствуют рубки, нет заметного воздействия техногенных факторов. А, между тем, такие вспышки у сибирского шелкопряда встречаются на огромной площади (Рожков, 1963, 1965). Она, также, не в состоянии объяснить, почему, несмотря на многолетние широкие исследования биохимического состава листьев и хвои в очагах и за их пределами, нет до сих пор хоть сколько-нибудь ясной картины, какие именно биохимические компоненты детерминируют оптимальные параметры качества кормового субстрата, обеспечивающего высокую выживаемость популяции насекомых, а имеющиеся многочисленные данные очень противоречивы.

Кроме того, она не объясняет причину возникновения вспышек у одних видов и отсутствие их у других видов, обитающих в этих же экологических условиях.

Паразитарная гипотеза не в состоянии объяснить причины вспышек массового размножения в условиях сильной пораженности популяции насекомых паразитами (до 92 % пораженности в фазе депрессии (сибирский шелкопряд) и 60 и более процентов зараженности в период вспышки (непарный шелкопряд)). Гипотеза выхода популяции из под контроля паразитов, как причина вспышек, крайне неубедительна по той причине, что они и не находятся под контролем этого фактора, а находятся под контролем совершенно других факторов. С точки зрения гипотезы Г.В. Стадницкого (1988) компоненты трофической пирамиды более высокого уровня вообще не могут кон-

тролировать компоненты трофической пирамиды более низкого уровня, так как, наоборот, компоненты трофической пирамиды более низкого уровня контролируют компоненты трофической пирамиды следующего уровня.

На наш взгляд, гипотеза очень интересна и может убедительно объяснить причины неэффективности борьбы с насекомыми-вредителя сельского хозяйства с помощью выпуска паразитов, а, также, более обоснованно, чем гипотеза ускользания жертвы от хищника объяснить причины реализации вспышек массового размножения некоторых насекомых-филлофагов, обладающих огромным биотическим (вспышечным) потенциалом, несмотря на высокую пораженность популяции паразитами.

Хотелось бы пояснить, как уже мы делали это ранее (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998), что это не означает, что паразиты вообще никакого воздействия на популяцию жертвы не оказывают. И этому имеются многочисленные экспериментальные доказательства.

Это означает, по нашему мнению, лишь то, что, применительно к небольшой группе лесных насекомых-филлофагов, обладающих комплексом общих свойств, таких, как исключительно высокий биотический (вспышечный) потенциал, способность к периодическому образованию панмиксных и крупномасштабных вспышек массового размножения, обладающих высоким уровнем полиморфизма, экологической пластичности и широким ареалом, паразиты не являются заметным, а, тем более, ключевым фактором их популяционной динамики. Основной причиной этого является их высокий биотический (вспышечный) потенциал, который превышает возможности воздействия этого и других биотических факторов и может контролироваться только более мощными по своим параметрам абиотическими факторами (климатическими).

Как показали полученные нами результаты, главным фактором, детерминирующим развитие вспышек является резкий рост выживаемости популяции насекомых вследствие: 1. возрастания вспышечного потенциала за счет быстрой адаптации популяций к улучшению среды обитания и качества

кормового субстрата, 2. воздействия фактора абиотического стресса на популяцию (улучшение условий среды) и на древостой (резкое снижение энтомо-резистентности у древостоев, реагирующих на воздействие фактора абиотического стресса и изменение кормовой ценности субстрата).

Учитывая то, что ранее Бенкевичем (1984) показано, что вспышкам массового размножения непарного шелкопряда предшествовала не только засуха непосредственно перед подъемом численности популяции, но и холодные зимние месяцы (декабрь-январь) за 2-3 года до начала фазы подъема численности, было бы целесообразно проанализировать: насколько эта закономерность воспроизводится в достаточно аридных условиях лесостепной зоны Зауралья (Челябинской области).

Для этого мы анализировали отклонения от средней многолетней температуры наиболее холодных зимних месяцев и обнаружили, что в период вспышки массового размножения непарного шелкопряда 1968 г. В Челябинской обл. непосредственно перед началом подъема численности популяции и за 2-3 года до этого особенно холодных зим не было и температура декабря-января значительно не отклонялась от нормы. Вместе с тем, в январе 1969 г. (в год подъема численности популяции) (рис. 1), температура января резко отличалась от средней многолетней нормы (-26, 15 С, при норме 15,65 С)

Таблица 6.1

Отклонения в средней температуре января, предшествующие вспышкам массового размножения непарного шелкопряда в Челябинской области

Наименование вариантов	Средняя температура января	T St	P
Контроль. Средняя температура января в 1965-1968 г.г.	-15,65±2,08	6,548	0,000607
Средняя температура января 1969 г.	-26,15±1,20		
Контроль. Средняя температура января в 1975-1978 г.г.	-12,45±1,628		
Средняя температура января в 1972 г.	-24,30±0,283	9,735	0,000067
Средняя температура января в 1973 г.	-21,25±1,626	6,620	0,000572
Средняя температура января в 1974 г.	-20,35±1,060	6,249	0,000778
Средняя температура января в 1977 г.	-22,15±1,909	7,078	0,000399

(таблица 6.1), а за три года до этого, в декабре 1966 г. Температура декабря составила -22,5 С, при средней 10,12 С, а в декабре 1968 составила 18,45 С.

Таким образом, действительно, следует согласиться что, как за 2-3 года до начала вспышки, так и непосредственно перед подъемом численности популяции непарного шелкопряда наблюдаются резкие отклонения в температуре декабря-января, в сторону ее значительного снижения. При этом следует отметить, что уровень отклонений, по сравнению с данными, приводимыми В.Н. Бенкевичем (1984), был значительно выше и достигал двукратного снижения, по сравнению с нормой (таблица 6.1).

Возможно, что столь значительные отклонения обусловлены климатическими особенностями континентальной аридной зоны.

Не отрицая в целом, возможных механизмов воздействия низких температур как на древостой, так и на популяцию насекомых-энтомофагов, при

столь жестком воздействии этого абиотического фактора он уже может просто отрицательно влиять на зимующие кладки непарного шелкопряда, вызывая их вымерзание и гибель, или снижение отрождаемости кладок, в целом. Это было обнаружено нами ранее для зауральской популяции непарного шелкопряда в условиях Челябинской области после особенно холодных зим (Колтунов, 1993).

Как показали результаты, температура других месяцев не имела заметных отклонений от многолетней нормы.

Перед вспышкой массового размножения 1978 г. довольно сильное отклонение температуры января нами обнаружены неоднократно, как за год до этого, в 1977 г., так и за три года, в 1974 г, за 4 года, в 1973 г. И за 5 лет, в 1972 г. Таким образом, было выявлено неоднократное (;х кратное) воздействие фактора абиотического стресса (низких зимних температур) на древостои и популяцию непарного шелкопряда перед подъемом численности этого фитофага.

Анализ температурных условий зимних месяцев перед вспышкой массового размножения непарного шелкопряда в 1986-1992 г.г. показал, что в течение всех лет, предшествующих подъему численности, никаких заметных отклонений в сторону пониженных температур нами не отмечено. Единственным исключением может быть температура декабря 1984 г. (19.4 С, при норме: 10,1) но это отклонение, в среднем, значительно ниже, чем остальные отклонения за последние 40 лет.

Таким образом, в целом, результаты анализа зимних температурных условий в предвспышечные периоды показали, что, по крайней мере, двум из трех последовательных вспышек массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье предшествовали, наряду с весенне-летними засухами, особенно низкие температуры зимних месяцев, преимущественно января, реже – декабря.

Если сопоставить особенности воздействия пониженных зимних температур с площадями очагов, то очевидно, что, несмотря на трехкратное воз-

действие этого абиотического фактора, перед вспышкой массового размножения в 1978 г., и достаточно низкие зимние температуры (до 24, 1 С), тем не менее, площади очагов в эту вспышку были наименьшими за последние 50 лет (рис. 3.4). При сравнительно «мягком» воздействии (18,1 С) этого абиотического фактора перед вспышкой 1986 г., площади очагов были значительно больше (рис. 3.4), а наиболее низкие температуры января (26,1 С) из всех трех предвспышечных периодов сопровождались самой незначительной по площади очагов вспышкой (рис. 3.4).

Таким образом, на основе полученных результатов, можно предполагать, что нет никакой взаимосвязи между интенсивностью вспышки массового размножения, площадью очагов и степенью воздействия этого абиотического фактора (пониженных зимних температур) и кратностью его воздействия.

Вместе с тем, очень тесная взаимосвязь между интенсивностью весенне-летних засух, их продолжительностью и площадью очагов, выявлена нами при анализе воздействия весенне-летних засух. Из этого следует, что воздействие этого фактора абиотического стресса имеет значительно большее значение для реализации вспышки массового размножения, чем фактора зимних низких температур. Но, тем не менее, фактор низких зимних температур также может иметь значение для подъема численности популяции. Отсутствие взаимосвязи между площадью очагов и уровнем и кратностью воздействия фактора низких зимних температур может свидетельствовать только о том, что для развития вспышки в целом еще большее значение имеют климатические условия протекания вспышки, которые в данном случае не анализировались и они никак не взаимосвязаны с температурами зимних месяцев.

Пока не совсем ясно, имеет ли столь многократное воздействие абиотического фактора какое-либо функциональное значение. Но, с точки зрения воздействия этого фактора на древостои, многократное воздействие особенно низких температур может в большей степени способствовать временному физиологическому ослаблению древостоя, непосредственно перед вспышкой

массового размножения непарного шелкопряда, и, соответственно, временному снижению его энтоморезистентности.

Но, все-таки, если сравнить роль этого фактора как возможного фактора снижения энтоморезистентности древостоя и другого абиотического фактора воздействия на древостои – весенне-летних засух, то, по нашему мнению, роль последнего абиотического фактора как фактора абиотического стресса значительно выше, так как он однозначно вызывает у части древостоев реакцию на стресс – резкое снижение радиального прироста древесины, временное снижение их энтоморезистентности, которое обеспечивает возможность резкого роста численности популяции непарного шелкопряда за счет высокой выживаемости популяции, которая питается листьями деревьев, подвергшихся стрессу. В то время, как выживаемость гусениц, питающихся листьями деревьев, слабо отреагировавших, или не реагирующих на стресс, очень низка. Соответственно этому, и дефолиация крон также незначительна (до 20-30%).

Но, тем не менее, пониженные зимние температуры могут вызывать временное ослабление древостоев. Поэтому, возможный эффект (временное снижение энтоморезистентности) от комплексного воздействия двух факторов может в большей степени способствовать быстрому росту и подъему численности популяции насекомых-фитофагов, росту их выживаемости при питании кормовым субстратом (листвой).

Еще более значительный эффект может иметь место при неоднократном воздействии этого фактора (низких зимних температур) на популяции насекомых-энтомофагов. И, хотя, в целом, роль паразитов и хищников в реализации авспышки массового размножения как ключевую, определенный эффект от уничтожения части популяции паразита имеется в виде некоторого (незначительного) возрастания скорости роста численности популяции насекомых-фитофагов в начале фазы подъема численности.

Вместе с тем, мы считаем, что в целом паразиты и хищники не выполняют роли естественных регуляторов численности непарного шелкопряда (и

других вспышечных видов насекомых-филлофагов с эруптивным типом динамики численности) (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998).

Высокий уровень пораженности паразитами непарного шелкопряда в период эруптивной фазы вспышки не предотвращает полной дефолиации крон древостоев (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998). Хотя эти аргументы сторонниками концепции регуляции паразитами численности насекомых-фитофагов могут быть отнесены к категории, когда после определенной, критической численности жертвы, функция регулятора прекращается. Но это предполагает, что паразиты эффективно выполняют функцию регулятора численности в период депрессии численности непарного шелкопряда. Но, по нашему глубокому убеждению, паразиты не выполняют этой функции и в период депрессии.

Главным фактором, детерминирующим достаточно низкую численность непарного шелкопряда в период депрессии является низкий вспышечный потенциал популяции в этот период. Вследствие этого реализация вспышки в любом случае невозможна. И насекомые-паразиты и другие биотические факторы совершенно не имеют никакого значения в регулировании численности популяции насекомых-фитофагов в этот период. Для доказательства этого достаточно привести многочисленные факты того, что пораженность популяции насекомых-фитофагов в фазе депрессии паразитами очень низка (Распопов, 1961; Воронцов, 1978; Ханисламов, 1961).

Основным фактором, сохраняющим низкий вспышечный потенциал популяции насекомых-фитофагов в период депрессии, является характер сочетания абиотических факторов в этот период. Основным из них является температура и влажность в весенне-летний период (глава). Именно нестабильность этих факторов и инициирует у популяции необходимость адаптации то к одним, то к совершенно противоположным условиям.

Как показали полученные нами результаты, рост вспышечного потенциала возможен только в условиях воздействия на древостой фактора абио-

тического стресса (весенне-летних засух), и сохранения относительно стабильных климатических условий в течение определенного периода (2-3 года). К относительно стабильным условиям можно отнести пониженный гидротермический коэффициент мая и сохранение нормального ГТК в июне-июле. Уже после этого периода, когда вспышечный потенциал популяции резко возрастает за счет адаптации популяции к относительно стабильным условиям развития, допустимы и большие отклонения от этих условий при сохранении вспышечного потенциала.

При этом, интересно отметить, что степень синхронизации вспышек массовых размножений у листогрызущих насекомых с засухами часто более тесная, чем вспышечных видов хвоегрызущих насекомых . Для непарного шелкопряда эта ситуация объясняется тем, что изначально он являлся обитателем лесов Юго-Восточной Азии, т.е. – более теплых широт. Поэтому лишь при временном возвращении к этим климатическим условиям этот вид получает возможность полностью реализовать свой биотический потенциал. В то же время, такие аборигенные виды, как сибирский шелкопряд более тесно адаптировались к реализации вспышек массового размножения в существующих экологических условиях. Тем не менее, как показано нами ранее, в условиях Зауралья и Западной Сибири все вспышки массового размножения сибирского шелкопряда были синхронизированы с засухами (Колтунов, 1996; Колтунов и др., 1999).

Таким образом, у непарного шелкопряда имеется несоответствие генетической природы современным условиям среды обитания, особенно в северной части ареала.

Именно непарный шелкопряд является высоко чувствительным видом к изменению условий среды обитания, значительным колебаниям плотности популяций (Рожков, Васильева, 1982). В частности, к настоящему времени уже есть основания предполагать существование тенденции к расширению ареала сибирского шелкопряда на запад, а локально, в условиях восточной

границы ареала – на север, как показано нами ранее (Колтунов, 1996; Колтунов и др., 1996).

Ранее мы отмечали, что вспышка массового размножения сибирского шелкопряда наблюдалась в столь северных широтах впервые, так как керны, взятые в очагах за предыдущие 100-150 лет показали отсутствие заметной дефолиации древостоев (Ханты-мансийский автономный округ) (Колтунов, 1996, Колтунов и др., 1996).

Для этой группы эруптивных видов характерно наличие большого количества подвидов, племен, рас (Рожков, 1965).

Целесообразно для адекватного анализа проблемы механизма вспышек массового размножения проанализировать одну из наиболее сложных проблем – проблему выхода биологической системы из-под контроля регулирующих факторов.

Перед этим уместно задать вопрос: существует ли вообще такая проблема для эруптивных видов?, так как в системе: «дерево-насекомые» у непарного шелкопряда в период депрессии основным фактором, препятствующим подъему численности популяции, являются не многочисленные биотические факторы (паразиты, хищники), а, главным образом, абиотические факторы – неблагоприятные условия среды обитания, постоянные резкие колебания климатических условий, которые приводят к тому, что популяция в этот период имеет низкий вспышечный потенциал (биотический фактор).

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

При этом следует отметить, что если бы климатические условия среды обитания популяции оставались бы стабильными в течение нескольких сезо-

нов, быстрая адаптация популяции к ним в случае сохранения влажных условий привела бы к постепенному повышению уровня адаптации к этим условиям. Но вспышечный потенциал при этом значительно не повышается, так как отсутствует важнейший фактор – абиотический стресс и изменение качества кормового субстрата. Динамику популяции непарного шелкопряда в период депрессии достаточно объективно демонстрирует рис. 3.1, 3.3). Видно, что, в зависимости от климатических условий, наблюдаются различные колебания плотности, то рост, то падение. Но плотность в этих условиях практически никогда даже не приближается к предвспышечным показателям.

Реально резкий рост вспышечного потенциала происходит только после воздействия фактора абиотического стресса – весенне-летних засух, воздействующих и на популяцию фитофагов и на древостой. Только в этих условиях наблюдается быстрый рост вспышечного потенциала при высокой выживаемости популяции и последняя быстро проходит фазу подъема численности и переходит в эруптивную фазу. Это происходит особенно быстро, на фоне стабильно засушливых климатических условий. Поэтому для успешного развития и реализации вспышки массового размножения чрезвычайно важно наличие повторных засух, не обязательно полных, достаточно и локальных, весенних засух. Особенно необходимы майские засухи.

Таким образом, не всякое резкое отклонение климатических условий может выполнять функцию фактора полноценного абиотического стресса, а только засухи, то есть изменение в сторону оптимизации условий обитания популяции. Резкое возрастание влажности не выполняет функцию фактора абиотического стресса и не является ключевым фактором возрастания вспышечного потенциала. При этом происходит только значительное ухудшение условий обитания популяции, снижение выживаемости. Кроме того, отсутствует фактор стрессового воздействия на древостой и улучшение кормовых свойств субстрата.

То есть, пусковым механизмом всегда является часто неоднократное воздействие фактора абиотического стресса – засух. Это справедливо для

всех популяций. Далее, после определенного периода стабильно благоприятных климатических условий, вспышечный потенциал популяции резко возрастает и она способна достаточно короткий период сохранять его даже в кратковременно неблагоприятных условиях (при повышенной влажности). Тем более вспышка может быть реализована в условиях нормального гидротермического коэффициента, который в реальных климатических условиях часто сопровождается локальными засухами в отдельные месяцы весны и лета (рис 5.1-5.8). Эти локальные засухи (особенно весенние) поддерживают сохранение высокого уровня вспышечного потенциала у популяции непарного шелкопряда.

Подтверждением этому является то, что ни одной вспышки, которой бы не предшествовала засуха, в Зауралье не было. Точно также не было ни одной вспышки, которая была бы инициирована повышением влажности, без воздействия фактора абиотического стресса (засух). Это же характерно и для других географических популяций непарного шелкопряда (Бенкевич, 1984; Палий, 1955; Ильинский, 1958; Villemant, Fraval, 1999

).

Всегда воздействие резких изменений ГТК в сторону его сильного увеличения выступает либо как однозначно неблагоприятный фактор, либо приводящий к затуханию вспышки (когда он действует продолжительное время), либо как нейтральный, когда он воздействует кратковременно (в течение одного месяца) и популяция, за счет инерционности способна сохранять высокий вспышечный потенциал. Особенно это свойственно популяции в эруптивной фазе вспышки.

Чем более продолжителен стабильный период (сохранение оптимальных условий в среде обитания), чем более продолжительно воздействие засухи (повторной), тем большие площади очагов формируются в период вспышки массового размножения.

Можно предполагать, что возрастание вспышечного потенциала происходит в определенных пределах, ограниченных генетическими возможностя-

ми вида по реализации биотического потенциала. Эти возможности у рассматриваемой группы эруптивных видом максимальны. Но, например, березовая консорция составляет десятки видов насекомых, которые при всех оптимальных условиях вспышек массового размножения не образуют, вследствие очень низкого биотического потенциала, хотя в незначительном количестве подъем их численности также происходит в период вспышки массового размножения непарного шелкопряда . Но эти масштабы динамики численности березовой консорции несопоставимы с масштабами эруптивной динамики непарного шелкопряда.

Таким образом, на популяцию непарного шелкопряда в фазе депрессии воздействует (прямо или косвенно) огромное количество биотических, абиотических и антропогенных факторов, изменяющих биотический потенциал вида в сторону его снижения. Но главными из этих факторов являются абиотические: непредсказуемые, резкие изменения климатических условий, которые, в свою очередь, инициируют кризис адаптации – биотический фактор (высокий биотический потенциал вида), который может быть реализован за счет быстрой адаптации популяции к стабильным условиях среды (засушливым) и опосредованного воздействия фактора абиотического стресса (засух) на физиолого-биохимические изменения качества кормового субстрата).

Исходя из этого, совершенно очевидно, что уровень биотического потенциала популяции (вспышечного потенциала) не является стабильным в различные фазы популяционной динамики. В период подъема численности (продромальной фазе) он быстро растет за счет описанных механизмов, достигая максимума в эруптивной фазе, в период кризиса вспышки (в условиях резкого ухудшения климатических условий) за счет механизма кризиса адаптации он быстро падает и остается на очень низком уровне в течение фазы депрессии. Именно поэтому сам низкий биотический (вспышечный) потенциал популяции в фазе депрессии исключает возможность реализации вспышки до тех пор, пока абиотические факторы не изменятся и не появится

возможность при стабилизации климатических условий за счет быстрой адаптации повысить вспышечный потенциал.

Исходя из этой гипотезы никакие другие биотические факторы в период депрессии не являются регуляторами численности популяции непарного шелкопряда, так как даже при колебаниях численности сохранится кризис адаптации и популяция не будет способна (из-за низкой выживаемости) перейти в продромальную и эруптивную фазы (т.е. – в фазу собственно вспышки). Низкий биотический потенциал в фазе депрессии сам по себе ограничивает возможности популяции для роста численности. Поэтому невозможно, нет никаких серьезных научных оснований, или аргументов, чтобы рассматривать регулирующую роль птиц, муравьев и т. д. в качестве серьезных средств регулирования численности непарного шелкопряда (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998). По нашему мнению, такой научный подход к управлению популяциями эруптивных видов насекомых-фитофагов давно устарел и нуждается в критическом пересмотре.

К сожалению, следует отметить, что до сих пор не прекращаются попытки с помощью искусственного расселения муравейников, постройки скворечников и т.п. использовать это для предотвращения вспышек массового размножения лесных насекомых-филлофагов. Но нет ни одного серьезного доказательства эффективности этого приема, как не получено было ни одного доказательства по поводу эффективности применения огромного количества трихограммы на хлопковых полях Узбекистана, которые разводились на станциях биометода. На наш взгляд, целесообразно критически пересмотреть этот подход к защите растений.

Таким образом, не отрицая, в целом, определенной роли паразитов и хищников на насекомых-филлофагов, мы считаем, что когда анализируются эруптивные виды лесных насекомых-филлофагов, имеющие колоссальный биотический (вспышечный) потенциал, их роль в снижении, ограничении численности невелика, по сравнению с абиотическими факторами. И ограничение численности, так, или иначе, не является проявлением роли регулято-

ра. Никакие паразиты и хищники, как уже отмечалось нами выше, не являются истинными регуляторами численности насекомых-фитофагов. Компоненты следующего уровня трофической пирамиды не могут быть регуляторами численности компонентов более низкого трофического уровня (Стадницкий, 1988). По мнению Стадницкого, которое мы полностью поддерживаем, регуляторами являются только компоненты более низкого трофического уровня.

Таким образом, учитывая изложенный выше основной механизм вспышек массового размножения непарного шелкопряда и других лесных насекомых-филлофагов, образующих периодические крупномасштабные вспышки и имеющих высокий биотический (вспышечный) потенциал, их численность в фазе депрессии не сдерживают ни паразиты, ни хищники, ни инфекционные болезни, никакие другие факторы, так как их роль незначительна, по сравнению с ключевым фактором, детерминирующим уровень биотического (вспышечного) потенциала популяции – степенью стабильности абиотических факторов, таких как температура и влажность.

Чем ниже степень стабильности этих абиотических факторов, тем ниже уровень реализации вспышечного потенциала. Чем выше отклонения от стабильных климатических условий, тем более длительный период популяция вспышечных видов лесных насекомых-филлофагов будет находиться в фазе депрессии, вследствие необходимости адаптации популяции к постоянно меняющимся условиям среды обитания.

Типичным примером такого типа популяции является популяция непарного шелкопряда в Свердловской области, т.е., на северной границе ареала этого фитофага. Средняя периодичность вспышек массового размножения этой популяции составляет, приблизительно, 20 лет (рис. 3.4). И после очередной, последней вспышки массового размножения (1986-1989 г.г.) только сейчас, в 2003-2005 г.г. наблюдается значительный подъем численности популяции (до 0,64 кладки на 1 дер. В оптимальных местообитаниях (кладки 2004 г) при 10-15%-ной дефолиации крон березы в 2005 г. , до 11,07 кладок на 1 дер. в 2005 г.

Обращает внимание, что первичный потенциальный очаг, развивающийся в березовых лесах Каменск-Уральского района, имеет локальный характер, а численность популяции в окружающих лесах резко падает. В то же время, в период предыдущей вспышки именно в этом районе нами были обнаружены достаточно крупные очаги с сильной дефолиацией крон березы (Колтунов, 1993, 1996). Но такая картина пространственной структуры очагов была характерна для эруптивной фазы вспышки, тогда как в период начала фазы подъема численности популяции мы не имели возможности вести наблюдения.

Именно в этих климатических условиях степень стабильности климатических факторов очень незначительна (глава 3, рис. 3.1, 3.3; глава 5, рис. 5.1-5.8). И относительно стабильными климатические условия, в сущности, оказываются редко, в условиях Среднего Зауралья.

Уже через 300-300 км южнее (лесостепь Челябинской обл.) в экотопах складываются значительно более стабильные климатические условия для периодического возникновения вспышек массового размножения непарного шелкопряда (глава 5, рис. 5.1-5.5). У зауральской популяции этого фитофага в Челябинской области, вследствие более благоприятных климатических условий периодичность вспышек, в среднем, в два раза выше и составляет 9-11 лет (Распопов, 1961, 1977; Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998).

Но это не означает, что в течение всех 20 лет межвспышечного периода численность популяции непарного шелкопряда в Свердловской области постоянно находилась на стабильно низком уровне. По мере колебаний климатических условий она также испытывала постоянные колебания. Подобно этот вопрос изложен в главе 3. В отдельные периоды в локальных экотопах с наиболее благоприятными микроклиматическими условиями, в период депрессии наблюдались локальные повышения численности популяции и даже локальная слабая дефолиация крон берез (Колтунов и др., 2001). Но такие экотопы были единичными, на фоне общей низкой численности популяции (Колтунов и др., 2001).

Такой быстрый характер изменения численности популяции непарного шелкопряда в северной части ареала вида, по нашему мнению, свидетельствует об исключительно быстром отклике популяции на изменение климатических (и даже микроклиматических) условий в местообитаниях. Этот колоссальный потенциал адаптации у непарного шелкопряда и других эруптивных видов служит ключевым компонентом реализации высокого биотического(вспышечного) потенциала. Он позволяет быстро откликаться на благоприятные климатические условия и быстро реализовывать вспышечный потенциал. Мы предполагаем, что именно поэтому для быстрого и значительного роста вспышечного потенциала популяции непарного шелкопряда достаточно 1-2 лет полной или майско-июньской «неполной» засухи, затем – полных или частичных повторных засух и происходит реализация вспышки.

Мы специально отмечаем эту характерную особенность воздействия абиотических факторов, так как ранее уже отмечалось, что, хотя в научной литературе тип и характер весенне-летних засух энтомологами специально не анализируется, как показали результаты анализа именно этих параметров весенне-летних засух в Зауралье за последние 50 лет, тип, интенсивность и характер засух всегда разные. Особенно интересно и важно для развития вспышек то, что, по-существу, реально полных весенне-летних засух, которые, несомненно, и оказывают максимальное воздействие как абиотический фактор стресса для древостоев, почти не было (рис. 5.1-5.8, глава. 5). Большинство весенне-летних засух в Зауралье прерывалось дождливыми периодами в разные месяцы лета и осени. Следовательно, их уровень воздействия в качестве фактора абиотического стресса в этом случае был, вероятно, ниже. Соответственно, степень благоприятности климатических условий для развития популяции, в этом случае, также была ниже.

Особенно интересно то, что анализ интенсивности, типа и характера весенне-летних засух в период, предшествующий особенно крупномасштабной вспышке массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье в 1948-1957 г.г. и период реализации вспышки (глава 5) убедительно показал, что,

несмотря на многочисленные ссылки многих авторов на особенно сильные, интенсивные весенне-летние засухи в этот период, они также не были полными, прерывались периодами с нормальной, или высокой влажностью, и не всегда были столь интенсивными, как описывалось в литературе.

Проанализировав характер пространственной структуры таких микропопуляций, в которых численность и плотность непарного шелкопряда значительно повышена, а лесорастительные условия оптимальны, и численность фитофага даже в период депрессии значительно выше, чем в окружающих экотопах, нельзя не обратить внимания на то, что в целом, с общим механизмом начала развития вспышек массового размножения непарного шелкопряда. Многими авторами отмечается, что начало вспышек характеризуется наличием отдельных локальных микроочагов с высокой численностью, а затем, позже, общим подъемом численности популяции в остальных местообитаниях (Рожков, 1965; Ильинский, 1959; Исаев и др., 1984, 1995; Распопов, 1961; Рожков, Васильева, 1982; Ряполов, 1981; Воронцов, 1978; Ханисламов и др., 1962

).

Какова может быть генетическая природа столь быстрой реализации вспышечного потенциала? В любом случае мы убеждены, что она совершенно не имеет ничего общего с идеей «гена вспышки», как это предполагалось ранее отдельными авторами (Chitty, 1960

). Никакого гена вспышки не существует и он вряд ли когда-нибудь будет обнаружен. Аргументов против этого вполне достаточно. Чтобы быстро адаптироваться к изменяющимся условиям популяции необходима быстрая перестройка огромного количества биохимических систем. А это – множество генов, а не один ген. Поэтому уже совершенно очевидно то, что высокий вспышечный потенциал, естественно, имеет генетическую основу. Но она имеет полигенную природу. Это особенности всего генотипа, а не наличие одного гена вспышки. Это генетически детерминированные особенности огромного числа генов к быстрой биохимической адаптации в ответ на измене-

ние кормовых свойств растительного субстрата и быстрому отклику на улучшение экологических условий среды обитания.

Мы также предполагаем, что способность к быстрому росту вспышечного (биотического) потенциала у эруптивных видов насекомых это способность популяции в целом, а не особенности отдельных фенотипов, как это предполагают отдельные автора (Киреева, 1978, 1979, 1983; Кохманюк, 1972, 1973, 1978; Пономарев, 1994, 2004). То есть, высокий биотический потенциал (вспышечный) имеют все фенотипы, хотя способности к его реализации у разных фенотипов могут несколько различаться. Это общее свойство популяции, а не свойство отдельных фенотипов. Хотя, нельзя исключить полностью, что какой-то определенный вклад в некоторое повышение биотического (вспышечного) потенциала при этом и вносится.

Таким образом, высокий биотический (вспышечный) потенциал является особенностью вида в целом, а не свойством отдельных географических популяций. Эти особенности вида могут проявляться по-разному, в зависимости от условий среды обитания. В среде с оптимальным сочетанием абиотических факторов они проявляются полностью, в непредсказуемой среде – частично, в разной степени. Это выражается в разной периодичности реализации вспышечного потенциала и площади очагов по отношению к общей площади лесов. Как показано в главе 2, периодичность вспышек массового размножения непарного шелкопряда в различных географичнеских популяциях очень различается (от 5-6 до 9-11, 20, 25 лет). В определенных экологических условиях (популяция в Японии) он вообще не образует вспышек массового размножения.

Совершенно очевидно, что адаптивные возможности, как возможности биохимической и экологической адаптации в разной степени имеются у всех видов насекомых, но именно у полифагов, имеющих высокий уровень полиморфизма, и обладающих высоким уровнем отклика на изменение условий среды обитания, они наиболее значительны.

Причина совершенно очевидна, так как адаптивный потенциал – это важнейший эволюционный механизм у насекомых . Но у многих видов этот адаптивный потенциал проявляется только в появлении микропопуляций, адаптированных к питанию на разных деревьях одного вида, в разных частях кроны одного дерева (Baranchikov et all., 1994).

И только у этой группы насекомых-полифагов потенциал адаптации проявляется на физиологическом уровне. Резко повышается выживаемость популяции и происходит быстрый рост вспышечного потенциала.

Таким образом, анализируя механизм вспышки массового размножения непарного шелкопряда в целом, мы не видим в его реализации «механизма преодоления мощности регулирующих факторов», как предполагал П.М. Рафес (1968). Естественно, в пессимальных экологических условиях развития вспышки быть не может, но как только складываются оптимальные сочетания экологических условий, и, главным образом – абиотических факторов, не происходит и никакого преодоления регулирующих факторов, так как трудно рассматривать воздействие абиотических (климатических) факторов как фактора регуляции и сдерживания вспышки.

Нельзя назвать эти абиотические факторы и регулирующими, так как периодичность засух детерминируется космическими факторами (Бенкевич, 1984; Эйгенсон и др., 1948; Эйгенсон, 1963). Согласно концепции Викторова (1955, 1966) абиотические факторы относятся к группе модифицирующих факторов. И они воздействуют как факторы неживой природы, и никак не взаимосвязаны с популяциями насекомых-филлофагов. Соответственно, и популяции насекомых-фитофагов никак не воздействуют на абиотические факторы. Следовательно, отсутствует и обратная связь, хотя одностороннее воздействие имеет место (опосредованное, через условия среды обитания и качество корма). Но, без наличия обратной связи функция регулятора не может быть выполнена.

Учитывая особенности взаимоотношений в системе: «фитофаг-энтомофаг», совершенно очевидно, прослеживается прямая связь, когда количество доступного кормового субстрата для откладки яиц энтомофагом детерминирует потенциальное количество возможных хищников. Но, изымая из популяции жертвы определенный процент насекомых-фитофагов, и оказывая, при этом, определенное воздействие на популяцию жертв энтомофаги , тем не менее, никак не регулируют численность жертвы, так как, учитывая высокий биотический потенциал (вспышечный) насекомых-фитофагов, даже при высоком уровне зараженности популяции энтомофагами, все равно, фактором, определяющим численность популяции и ее динамику роста, являются абиотические факторы (засухи), а не паразиты и хищники. Известно, что вспышка массового размножения сибирского шелкопряда в благоприятных климатических условиях начинается даже при зараженности яиц этого фитофага энтомофагами в 90% (Рожков, 1963, 1965).

Поэтому обратная связь здесь имеется, но она очень слабая. Таким образом, вследствие высокого биотического (вспышечного потенциала) паразиты и хищники не могут быть регуляторами численности непарного шелкопряда и других насекомых-филлофагов, периодически образующих вспышки массового размножения на значительной территории.

Многолетние наблюдения показывают, что вспышки массового размножения насекомых реализуются не в результате повышения плодовитости, а вследствие резкого снижения коэффициента смертности (Рожков, 1965, 1981). В то время как выживаемость популяции насекомых в период депрессии составляет лишь доли процента (Рожков, 1965, 1981).

Таким образом, эти данные хорошо согласуются с предложенной нами гипотезой механизма вспышек массового размножения непарного шелкопряда. Сущность предлагаемой нами гипотезы заключается в механизме инициирования биотического (вспышечного) потенциала непарного шелкопряда фактором абиотического стресса (засухами). В частности, сильные повторные весенне-летние засухи служат мощным фактором абиотического стресса

для части ценопопуляции березы и, как показали полученные нами результаты (глава 5) вызывают временную потерю их энтоморезистентности, изменения качества кормового субстрата. Последнее, совместно с резким улучшением условий среды обитания включает механизм быстрой адаптации непарного шелкопряда к резкому изменению условий среды. Это инициирует резкий рост биотического (вспышечного) потенциала, выживаемости популяции и реализацию вспышки, так как возросший биотический потенциал способен сохраняться определенное время. Поэтому вспышка может реализоваться даже в условиях нормальных гидротермических коэффициентов, или даже повышенных, не затухая.

Но резкие и сильные колебания гидротермических условий в течение одного сезона вызывают необходимость быстрой смены вектора адаптации, что быстро снижает биотический (вспышечный) потенциал. Поэтому в начале возрастания вспышечного потенциала популяции необходимы относительно стабильные климатические условия.

В различные фазы популяционного цикла, как показали результаты, биотический (вспышечный) потенциал колеблется в широких пределах. Он наиболее низок после затухания вспышки, в начале фазы депрессии. Поэтому вспышка в этот период невозможна.

Как правило, виды насекомых, дающие вспышки массового размножения, имеют обширные ареалы (Рожков, 1981).

Мы рассматриваем периодические вспышки массового размножения как закономерный, жизненно необходимый элемент жизненной стратегии вида с целью панмиксного обмена генетическими потоками (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998).

К сожалению, по нашему мнению, данные схемы имеют чисто умозрительный характер. Численность популяций насекомых в фазе депрессии контролируется, главным образом, условиями среды обитания, т.е. абиотическими факторами. Остальное зависит от уровня биотического потенциала вида насекомых. В любом случае при создании благоприятных климатических ус-

ловий (температура, влажность) выживаемость популяции однозначно будет расти, а, следовательно, и численность и плотность популяции тоже. При низком биотическом потенциале скорость роста будет низкой, при высоком она будет огромной. Поэтому следующим, по важности, фактором является уровень биотического (вспышечного) потенциала вида. Именно этот биотический фактор и является ключевым, определяющим характер популяционной динамики при благоприятном сочетании абиотических факторов.

Таким образом, при сложившихся в фазе депрессии пессимальных климатических условиях, именно эти абиотические факторы и обеспечивают сохранение фазы депрессии. Естественно, при этом биотический потенциал вида реализуется на адаптацию популяции к неблагоприятным условиям, выживание. То есть, в этих условиях, в первую очередь, происходит реализация стратегии выживания вида.

А биотический потенциал вида не может быть реализован, вследствие того, что климатические условия совершенно не соответствуют оптимуму для непарного шелкопряда, а качество кормового субстрата значительно менее благоприятно, чем в период подъема численности и вспышки. Древостои в этот период (фаза депрессии популяции непарного шелкопряда) имеют относительно более высокую энтоморезистентность, чем в фазе подъема численности и эруптивной фазе. Выживаемость популяции, вследствие пессимальных экологических условий и низкого качества кормового субстрата очень низка. В этих условиях даже полное исключение из зооценоза паразитов и хищников не может привести к возникновению вспышки массового размножения непарного шелкопряда.

В этих условиях биотический потенциал вида не может быть реализован. Поэтому вспышечный потенциал популяции находится на низком уровне. Для его активации необходимо воздействие на популяцию непарного шелкопряда абиотического фактора (весенне-летних засух). Причем, механизм воздействия этого абиотического фактора двоякий. Главным образом, он способен активировать быстрый рост биотического (вспышечного) потен-

циала опосредованно, через стрессовую реакцию части древостоев, реагирующих на фактор абиотического стресса быстрым изменением качества кормового субстрата. Это является одним из основных ключевых механизмов инициализации роста вспышечного потенциала. Он функционирует как потенциал адаптации популяции к изменению кормового субстрата. Другим, не менее важным фактором, является резкое улучшение климатических условий, также способствующее увеличению выживаемости гусениц непарного шелкопряда, особенно в младших возрастах.

Если на следующий год такие абиотические фактора (климатические условия) сохраняются, то рост вспышечного потенциала продолжается. Для его сохранения, как показали исследования достаточно либо воздействия только весенней повторной засухи (без летней засухи), либо даже сохранения нормальных гидротермических коэффициентов (на уровне многолетних), особенно в мае.

Таким образом, по нашему мнению, конкретная ранговая структура факторов, детерминирующих пространственную структуру очагов массового размножения непарного шелкопряда и других насекомых-фитофагов с высоким биотическим потенциалом, вероятно, складывается из конкретных факторов в локальных местообитаниях. Поэтому в различных лесорастительных условиях она будет различаться.

Но, тем не менее, для насекомых с высоким биотическим потенциалом, закономерность, выявленная Рудневым (1961), не наблюдается. Пространственная структура очагов в целом никак не совпадает с лесами, постоянно ослабленными воздействием каких-либо факторов. Но это совершенно не означает, что леса, в которых реализуются вспышки массового размножения насекомых-фитофагов с высоким биотическим потенциалом, не являются временно ослабленными. Многолетние результаты исследований, проведенные нами, убедительно показали, что для успешного возникновения вспышек массового размножения непарного шелкопряда, шелкопряда-монашенки и сибирского шелкопряда совершенно достаточно, чтобы леса в очагах были

временно ослаблены фактором абиотического стресса (весенне-летними засухами). После воздействия этого фактора эти леса (а это только часть лесов, так как не все леса откликаются на воздействие фактора абиотического стресса (глава 5) временно снижают уровень энтоморезистентности, что позволяет реализовать вспышку массового размножения.

В то же время это не означает, Что мы вообще отрицаем эту закономерность. Наиболее вероятно, что она имеет место в определенных экологических условиях с насекомыми-фитофагами, имеющими относительно невысокий биотический (вспышечный) потенциал. Но, так как общая площадь лесов, постоянно ослабленных перечисленными выше факторами, относительно невелика, относительно общей площади лесов, в условиях хорошо облесенной азиатской части России роль этого фактора невелика. Значительно большее значение имеет фактор временной ослабленности лесов фактором абиотического стресса.

Предвидя возможные возражения относительно отсутствия фактора постоянной ослабленности колковых лесов Южного Зауралья, хотелось бы по этому вопросу разъяснить нашу позицию. Безусловно, основной особенностью этих лесов является большой процент в их составе березы порослевого происхождения (Махнев, 1987; Колтунов, 1993, 1996). Березовые леса в районах очагов, согласно полученным нами данным, имели в своем составе от 20 до 50 % деревьев порослевого происхождения (Колтунов, 1993, 1996). Известно, также, что порослевое происхождение ослабляет древостой (Распопов, 1961). Но это никак не сказывается на устойчивости его к дефолиации. Полученные нами результаты убедительно показали, что, во-первых, на уровне индивидуальных деревье в вочагах нет никакой избирательности по степени дефолиации березы семенного и порослевого происхождения (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1991, 1992, 1998). Не было никаких достоверных различий и по энтомотолерантности этих древостов (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1991, 1992, 1998). Таким образом, по уровню энтоморезистентности и энтомотолерантности

мы не нашли никаких достоверных различий между семенными и порослевыми деревьями. Следовательно фактор вспышек массового размножения непарного шелкопряда является относительно индифферентным фактором по отношению к березе семенного и порослевого происхождения.

То есть, даже береза порослевого происхождения при однократной полной дефолиации полностью сохраняет свою устойчивость и, как правило, если нет дополнительного воздействия каких-либо других отрицательных факторов, заметный отпад древостоя отсутствует (Колтунов и др., 1992; 1998; Колтунов, 1993, 1996).

Другим возможным возражением может быть довольно заметный уровень антропогенного воздействия на колковые березовые леса Зауралья в районе очагов. Нами же установлено, что, как в районе очагов, так и за их пределами, в среднем, 46-52 % фитоценозов имели 3 стадию антропогенной трансформации (глава 7, рис. 7.5). Но детальное изучение возможного влияния различных количественных уровней антропогенной трансформации на энтомотолерантность березы в очагах массового размножения непарного шелкопряда убедительно показали, что в 3 стадии антропогенной трансформации березовые леса сохраняют устойчивость к дефолиации непарным шелкопрядом (Колтунов, 1993, 1996). Кроме того, нужно отметить еще одну важную особенность. Мы не обнаружили никакой пространственной приуроченности очагов к наиболее нарушенным древостоям. В среднем, распределение березовых лесов в районе очагов и за их пределами по стадиям антропогенной трансформации достоверно не различались (Колтунов, 1993, 1996). И это вполне обоснованно, учитывая отсутствие заметных различий по уровню энтоморезистентности и энтомотолерантности березняков в средних стадиях антропогенной трансформации.

Главным фактором, детерминирующим пространственную структуру очагов массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье были почвенно-эдафические параметры. Особенно влажность почв. Именно древостои, растущие в менее обеспеченных влагой почвенных условиях, в наи-

большей степени откликались на воздействие фактора абиотического стресса (весенне-летней засухи) (глава 5).

Как показали результаты, полученные нами, вначале очаги массового размножения непарного шелкопряда возникают в древостоях, растущих на бедных почвах с более низким радиальным приростом, позже – в древостоях, растущих на более богатых почвах, в древостоях с более высоким радиальным приростом (Колтунов и др, 1992 а,в, 1998; Колтунов, 1993,1996).

Основной причиной разного времени возникновения очагов в этих почвенно-эдафических условиях была разная скорость реакции этих древостоев на абиотический стресс (засуху). Древостои, растущие на бедных почвах в сухих лесорастительных условиях, наиболее быстро реагировали на наступление абиотического стресса (снижение радиального прироста наступало сразу, в этот же сезон (глава 5). Древостои, растущие на более богатых почвах реагировали позже, только на следующий сезон. И только после наступления реакции на абиотический стресс они быстро дефолиировались непарным шелкопрядом (глава 5).

Кроме того, мы считаем вполне обоснованным, в условиях лесостепи рассматривать фактор снижения уровня грунтовых вод вследствие засух (Новоженов, 1961) как фактор, периодически воздействующий на древостои и инициируемый засухой. Следовательно, механизм воздействия фактора абиотического стресса (засухи) на древостои целесообразно расширить. Тогда в целом, он включает в себя несколько основных факторов: 1. непосредственное воздействие засухи (стрессовое) на древостой, быстро изменяющее кормовую ценность листьев и хвои в сторону повышения; 2. воздействие через корневую систему деревьев за счет снижения уровня грунтовых вод, усиливающее действие первого фактора.

Кроме того фактор абиотического стресса также оказывает прямое воздействие и на популяцию насекомых, создавая более благоприятные климатические условия для развития популяции и роста выживаемости. Особенно возрастает значение этого фактора при его стабильном и длительном воздей-

ствии (более одного сезона). Тогда он становится мощным фактором адаптации популяции к новым условиям среды обитания и, при одновременном, сочетанным воздействием с изменившимся качеством корма (благодаря опосредованному воздействию фактора абиотического стресса) он инициирует механизм быстрой адаптации к изменившимся условиям среды. Он одновременно и является механизмом роста биотического (вспышечного) потенциала, который и является потенциалом адаптации. Происходит быстрый рост вспышечного потенциала, следствием которого и является резкое возрастание выживаемости популяции, рост ее численности и формирование первичных очагов.

Кроме того, дополнительным фактором, способствующим этому, являются и зимние низкие температуры, предшествующие подъему численности. Возможный механизм их воздействия уже рассмотрен нами ранее.