Глава 3

Особенности популяционной динамики непарного шелкопряда

Исследование механизмов, факторов и закономерностей популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов, периодически образующих крупномасштабные вспышки массового размножения является одной из наиболее важных научных проблем популяционной экологии, привлекающих все большее внимание исследователей. Это совершенно обоснованно, так как сравнительно небольшая группа видов насекомых-филлофагов с широкой фазовой траекторией наносит заметный эколого-экономический ущерб лесам планеты и задачи эффективного управления популяциями насекомых до настоящего времени очень далеки от эффективного решения. В то же время известно, что лесные экосистемы умеренного пояса планеты являются важнейшим продуцентом планетарного кислорода и служат ключевым звеном депонирования углерода (Спурр, Барнес, 1984).

Поэтому с точки зрения глобальной экологии необходимо обеспечить стабильное функционирование лесных экосистем, которому препятствуют вспышки массового размножения некоторых видов насекомых-вредителей, уничтожающие миллионы гектаров темнохвойных лесов (Рожков, 1965).

Для эффективного решения этой проблемы необходимо детальное изучение закономерностей популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов, относящихся к группе видов с высоким вспышечным потенциалом и образующих периодические крупномасштабные и панмиксные вспышки массового размножения.

В целом, к настоящему времени эта проблема еще далека от решения, так как отсутствует даже единая непротиворечивая концепция механизмов популяционной динамики.

Непосредственно механизмы периодических вспышек массового размножения подробно обсуждаются нами в главе 6. В данной главе мы сочли

целесообразным проанализировать основные факторы популяционной динамики.

Ряд авторов основной причиной популяционных циклов считает ослабление лесов под действием антропогенных факторов (Воронцов, 1978; Знаменский, 1981, 1987). По мнению этих авторов, под действием антропогенного фактора происходит структурная трансформация лесных фитоценозов: разреживание древесного яруса, осветление, трансформация травяного покрова, уплотнение почв, нарушение питания древостоя, и его ослабление (Воронцов, 1977; Знаменский, 1981, 1987). Это сопровождается избирательным заселением наиболее ослабленных участков леса насекомыми и возникновение вспышек массового размножения (Воронцов, 1978; Грималь-ский, 1971; Ивлиев, 1960, 1966; Кондаков, 1963, 1965, 1974; Распопов, 1961; Ханисламов, 1963; Ханисламов и др., 1958,1962).

Кроме того, по мнению ряда авторов, антропогенная трансформация лесных фитоценозов сопровождается, также, и возрастанием частоты вспышек массового размножения в европейской части России (Воронцов, 1978).

Но многолетнее изучение особенностей популяционной динамики зауральской популяции непарного шелкопряда за последние 50 лет, а также изучение особенностей популяционной динамики сибирского шелкопряда в Зауралье и Западной Сибири и анализ результатов данных по периодичности вспышек массового размножения непарного шелкопряда в различных географических популяциях (глава 1) в течение более, чем 100 лет опровергают эту концепцию (Колтунов, 1993, 1996, 1998). Так, несмотря на постоянное возрастание уровня и масштабов антропогенного воздействия на лесные фитоценозы Зауралья, периодичность вспышек массового размножения непарного шелкопряда, шелкопряда-монашенки и сибирского шелкопряда не изменилась (Колтунов, 1993, 1996, 1998). Этот же фактор и в такой же степени воздействовал и на лесные фитоценозы в Северной Африке, Средиземноморье, Южной Европе. Тем не менее, периодичность вспышек массового раз-

множения непарного шелкопряда за последние более, чем 100 лет также осталась неизменной (глава 1).

Кроме того, как показывают результаты многолетних исследований, вспышкам массового размножения подвергаются не только леса, ослабленные воздействием антропогенных факторов, но и совершенно здоровые леса без каких-либо признаков воздействия антропогенных факторов, вследствие того, что они расположены на очень далеком расстоянии от источников антропогенного и техногенного воздействия, в труднодоступной местности, где полностью отсутствуют даже дороги и нет никаких поселений (Рожков, 1965; Баранчиков и др., 2001).

Такие леса мы обнаруживали в очагах массового размножения сибирского шелкопряда в темнохвойных лесах Ханты-Мансийского АО (Колтунов, 1996; Колтунов и др., 1997) и в труднодоступных районах Красноярского края (Рожков, 1963, 1965; Баранчиков и др., 2001).

Таким образом, антропогенные факторы не являются единственной причиной популяционных циклов у насекомых-филлофагов, образующих периодические крупномасштабные вспышки массового размножения. Как показали результаты многолетних исследований проведенные нами ранее (Колтунов и др., 1992 a, b; 1998; Колтунов, 1993, 1996), антропогенные факторы (ослабление лесов под воздействием антропогенных факторов) вообще не являются причиной вспышек массового размножения насекомых-филлофагов. Но на уровне локальных экотопов сильное антропогенное воздействие, несомненно, в некоторой степени способствует, при значительном уровне нарушенности, ослаблению древесного яруса и изменению последствий возникновения очагов массового размножения на древесный ярус (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998). Но, как показали многолетние результаты наших исследований, это происходит при значительном уровне антропогенной трансформации, к настоящему времени площадь сильно нарушенных антропогенными факторами древостоев очень незначительна.

По нашему глубокому убеждению, тип популяционной динамики является важным, и необходимым элементом жизненной стратегии популяции насекомых-филлофагов в конкретных условиях среды и не может измениться без кардинального изменения самой среды обитания. Он в данных условиях остается неизменным.

Здесь достаточно убедительным примером может быть разная периодичность популяционных циклов зауральской популяции непарного шелкопряда в северной и южной частях ареала. Как уже указывалось выше, в Свердловской области она составляет, приблизительно 20 – 25 лет, в Челябинской обл. – 10- 12 лет. (рис. 3.4).

Поэтому парадигма, объясняющая причины периодических вспышек массового размножения лесных насекомых-филлофагов как следствие постоянной ослабленности лесов, например, антропогенными факторами, неверна. Как показали наши многолетние исследования, леса, в которых возникают периодические вспышки массового размножения, в основном, не являются постоянно ослабленными, так как вообще идея о постоянной ослабленности лесов как единственной возможности их дефолиации является также ошибочной.

Эти леса вообще не являются ослабленными. Как показали полученные нами результаты, для успешной дефолиации крон древостоев вполне достаточно не постоянной ослабленности, а временного снижения их энтоморезистентности под воздействием фактора абиотического стресса (засухи) (глава 5). При этом, вероятно, в хвое и листьях происходят биохимические изменения, в результате которых качества корма быстро возрастает. Достаточно убедительным доказательством этого могут быть полученные нами ранее данные по выживаемости гусениц в кроне берез с низкой и высокой энтоморезистентностью (Колтунов и др., 1998). Показано, что древостои, реагирующие на фактор абиотического стресса (засуху), временно теряют энтоморезистентность и подвергаются сильной дефолиации непарным шелкопрядом. Это происходит только в условиях высокой выживаемости популяции

гусениц в кронах. Часть древостоев в очагах, слабо реагирующие на фактор абиотического стресса, остаются высокорезистентными. Поэтому при равной заселенности древостоев кладками непарного шелкопряда с одинаковой выживаемостью и начальной плотностью популяции гусениц в кронах сильная и полная дефолиация происходит только в части древостоев, наиболее значительно реагировавших на воздействие фактора абиотического стресса (засуху). В древостоях, слабо реагировавших на фактор абиотического стресса, наблюдается лишь слабая дефолиация крон (20-30%) при низкой выживаемости популяции гусениц непарного шелкопряда (Колтунов и др., 1998).

В результате этого, уже в течение того же сезона вегетации, в течение которого происходит воздействие фактора абиотического стресса, кормовой субстрат изменяет свои свойства, в результате чего выживаемость популяции насекомых резко возрастает.

Таким образом, временная потеря энтоморезистентности может и не быть тесно связана с ослабленностью древостоя, даже временной. Как показали результаты, устойчивость древостоя к фактору дефолиации у березы в Зауралье (энтомотолерантность) остается очень высокой даже после воздействия и фактора абиотического стресса и фактора дефолиации. Это однозначно свидетельствует о том, что никакой сильной ослабленности древесного яруса при этом не происходит.

Поэтому, несмотря на значительные масштабы и площади дефолиированных древостоев, а также, периодичность воздействия этого фактора на березовые леса, никаких значительных последствий для березовых лесов Зауралья это не имеет.

Таким образом, можно предполагать, что локальная неустойчивость к дефолиации (временное снижение энтоморезистентности) не связана с сильной ослабленностью древостоя.

Совершенно очевидно, что периодичность популяционных циклов детерминируется периодичностью космических факторов (циклов Брикнера), а последние никак не связаны с антропогенными факторами.

Поэтому, в целом, периодичность популяционных циклов у непарного шелкопряда детерминируется степенью стабильности и предсказуемости климатических факторов.

Относительно причин общего возрастания частоты вспышек за последние 20 лет, отмеченного А.И. Воронцовым (1978) мы уже высказывали предположение ранее (Колтунов, 1993). Мы связываем это с увеличением масштабом обработок очагов инсектицидами, что способствует возрастанию частоты локальных вспышек массового размножения. При этом глобальная периодичность популяционных циклов анализируемой нами группы насекомых-филлофагов не изменяется.

Роль биотических факторов популяционной динамики. Паразиты и хищники.

Многие исследователи связывают причины популяционных циклов насекомых с деятельностью паразитов и хищников (Escherich, 1914; 1942; Smith, 1989; Solomon, 1964; Исаев и др., 1984). При этом сами популяционные циклы, по мнению ряда авторов, происходят вследствие временного выхода популяции насекомых из под контроля паразитов и хищников (Исаев и др., 1984). Предполагается, что в фазе депрессии популяция находится под эффективным контролем комплекса паразитов и хищников (Escherich, 1942; Smith, 1989; Solomon, 1964).

Ранее мы уже неоднократно поясняли глубокую ошибочность этой концепции популяционной динамики применительно для рассматриваемой группы насекомых-филлофагов с высоким биотическим (вспышечным) потенциалом, образующих периодические крупномасштабные вспышки массового размножения в лесных фитоценозах (Колтунов, 1993, 1996, 1998). Тем не менее, еще раз попытаемся объективно проанализировать результаты, позволяющие объяснить данную концепцию.

Известно, что пораженность куколок зеленой дубовой листовертки энтомофагами высока и составляет в отдельных географических популяциях 84-95% (Рубцов, Рубцова, 1984). Высокую пораженность энтомофагами зе-

леной дубовой листовертки отмечал и Б.А. Смирнов (1960). До 50% куколок и гусениц зеленой дубовой листовертки в годы вспышки уничтожали птицы (Рубцов, Рубцова, 1984).

Но, по мнению А.А. Иноземцева (1978) птицы уничтожают не более 1% популяции гусениц и куколок. Роль птиц в сдерживании вспышек массового размножения отмечал и Семевский (1971).

Учитывая существование отрицательной обратной связи (Schwerdtfegger, 1968, 1981) по мнению ряда исследователей, энтомофаги являются единственным регулятором численности популяций насекомых-фитофагов (Рафес, 1980, 1989).

Мы также ранее изучали эту проблему и получили данные, свидетельствующие о довольно высоком уровне пораженности зауральской популяции непарного шелкопряда паразитами (до 60 %) (Колтунов и др., 1998). То есть, этот фактор, несомненно, оказывает некоторое воздействие на популяционную динамику непарного шелкопряда в лесах Зауралья в условиях антропогенной трансформации фитоценозов. Но, тем не менее, этот фактор не является основным регулятором численности ни в этой фазе, ни в других фазах популяционного цикла. Аргументы в качестве доказательства будут приведены ниже.

При сравнении уровня плотности популяции хищников и паразитов в экотопах, где в предыдущие годы наблюдалась вспышка массового размножения и реализована новая вспышка, уровень заселенности паразитами был значительно ниже в участках новой вспышки, а рост численности популяции насекомых был значительно выше (Maron et all., 1997, 2001). Авторами предполагается, что новая вспышка (на новом месте) появляется как спасение в месте, свободном от паразитов. Ряд авторов также выдвинул предположение, что пространственному распространению вспышки массового размножения насекомых препятствуют паразиты (Brodmann et all., 1997; Maron, Harrison, 1997). Поэтому новая, пространственно удаленная вспышка будет

развиваться в более благоприятных условиях, при низкой концентрации паразитов.

По поводу этой гипотезы хотелось бы заметить, что комплекс паразитов всегда обитает в лесных фитоценозах постоянно. В любом случае большинство из них постепенно переключается на вспышечный вид и к концу вспышки массового размножения (непарного шелкопряда) пораженность их паразитами значительна. Поэтому стратегия «ускользания» от паразитов путем миграций (которая высказывалась многими авторами и ранее) будет иметь не особенно большое значение, так как исход будет зависеть от уровня вспышечного потенциала насекомых, а не от пораженности их паразитами.

При невысоком потенциале вспышки паразиты будут оказывать несколько большее воздействие на скорость подъема численности популяции, при высоком – значительно меньшее. Но в каждом случае они все-равно не могут регулировать численность насекомых-фитофагов, т.е. жертвы. К сожалению, авторы, выполняющие такие исследования, естественно, являются сторонниками концепции роли паразитов и хищников как естественных регуляторов численности насекомых. В этом направлении большое количество исследований было выполнено и американскими энтомологами. Изучена роль мелких животных в контроле численности популяции непарного шелкопряда в период депрессии и сделан вывод о том, что они, вероятно, служат важными регуляторами численности этого фитофага в фазе депрессии (Liebhold et all. 2000; Wallner,1987; Wallner , Montgomery, 1988).

Так, согласно данным Liebhold et all. (2000) хищничество мелких млекопитающих является главным источником смертности популяции непарного шелкопряда при малой плотности. Но, так как для них непарный шелкопряд не является самым предпочитаемым кормом, вероятно, они не регулируют непарного шелкопряда зависимым от плотности способом.

Естественно, мы не можем с этим согласиться. Мелкие животные не могут быть регуляторами численности непарного шелкопряда. Кто именно выполняет эти функции, мы уже высказывались выше.

Имеющиеся данные о затухании вспышек массового размножения непарного шелкопряда под воздействием красотела (Gibson, 1955) и в результате совокупного воздействия птиц, паразитов и болезней (Эдельман, 1956) противоречат нашему мнению о том, что затухание вспышек массового размножения непарного шелкопряда происходит, главным образом, вследствие резкого колебания абиотических факторов (возрастания влажности и понижения температуры, особенно в весенний период), а не в результате воздействия группы биотических факторов, таких как паразиты, хищники и болезни.

Реально из всех перечисленных биотических факторов можно предполагать, что лишь при воздействии вирусных эпизоотий (вируса ядерного полиэдроза) возможно ускорение затухания вспышки (Бахвалов и др., 1990, 1998; Ignoffo, 1986). Но при этом нельзя не иметь ввиду, что, фактически, в этой ситуации имеется не менее двух факторов: вирусные эпизоотии и воздействие абиотического фактора – дождливого периода.

Ряд исследователей установил, что после низких зимних температур активность энтомофагов существенно снизилась (Ханисламов, 1961). Автор предполагает, что низкие зимние температуры ослабляют физиологическое состояние древостоев. В целом есть две гипотезы механизмов воздействия этого стресс-фактора на древостои и популяцию насекомых-фитофагов: 1. гибель энтомофагов.2. ослабление древостоев.

Вряд ли можно сомневаться в достоверности обоих гипотез, так как даже при отсутствии у энтомофагов функции регулятора численности непарного шелкопряда (глава 5), тем не менее, можно предполагать, что при более сильном поражении непарного шелкопряда энтомофагами скорость роста численности популяции очень незначительно снижается. Это, конечно, не может предотвратить вспышку. Вместе с тем, нельзя проигнорировать и по-

лученных нами ранее результатов (Колтунов и др., 1992; Колтунов, 1993; Колтунов, 1996; Колтунов и др.. 1998) когда, несмотря на сильное поражение энтомофагами (тахинами) зауральской популяции непарного шелкопряда, тем не менее, запас кладок следующего поколения непарного шелкопряда был очень значительным.

Так, в период подъема численности смертность популяции непарного шелкопряда от тахин составляла от 20 до 50 %, в эруптивной фазе она достигала 60%, но отрицательно зависела от плотности популяции непарного шелкопряда. В наименее заселенных шелкопрядом древостоях она была максимальной (Колтунов, 1993).

Учитывая предположение Рафеса (1980) о чрезвычайно незначительной роли паразитов и хищников в снижении численности зауральской популяции непарного шелкопряда и полученные нами результаты, которые, в целом, совпадают с данными других исследователей по другим географическим популяциям этого фитофага, вряд ли можно согласиться с мнением этого автора. Уровень воздействия паразитов и хищников в зауральской популяции, несмотря на антропогенную трансформацию лесных фитоценозов вполне сопоставим с уровнем воздействия этого фактора в других популяциях.

Анализируя проблему в целом, мы уже указывали выше, что, по нашему глубокому убеждению, паразиты и хищники вообще не являются биологическими регуляторами численности непарного шелкопряда, так как компоненты трофической пирамиды следующего уровня по определению не могут быть регуляторами численности компонентов более низкого уровня, потому, что именно компоненты трофической пирамиды более низкого уровня и являются, в строгом смысле термина, регуляторами численности компонентов следующего, более высокого уровня (Стадницкий, Бортник, 1977; Стадницкий, 1988).

Доказательствами этого являются многочисленные результаты исследований разных авторов. Например, даже зараженность яйцеедами яиц сибирского шелкопряда в фазе депрессии не препятствует возникновению крупно-

масштабных вспышек массового размножения (Рожков, 1965). По нашему мнению это происходит потому, что сама постановка проблемы о регулировании численности вспышечных видов насекомых-филлофагов в фазе депрессии некорректна, так как при исключительно низком биотическом (вспышечном) потенциале популяции в этот период возникновение вспышки и так невозможно.

Поэтому единственным реальным регулятором численности популяции непарного шелкопряда в этой фазе являются абиотические факторы, обеспечивающие сохранение низкого биотического (вспышечного) потенциала у непарного шелкопряда в комплексе с биотическими, такими, как колебание биотического (вспышечного) потенциала у популяции непарного шелкопряда за счет исключительно сильных колебаний климатических факторов в этот период. Нестабильность климатических условий в этот период, непредсказуемость характера изменений абиотических (климатических) факторов исключает возможность быстрого роста вспышечного потенциала у непарного шелкопряда, несмотря на высокие адаптивные возможности этого вида. Доказательства непредсказуемости климатических колебаний в фазах депрессии в течение 5 популяционных циклов непарного шелкопряда в Зауралье подробно изложены в главе .

Таким образом низкий вспышечный потенциал, инициируемый комплексом абиотических факторов (климатических) и их нестабильностью детерминирует быструю адаптацию популяции к этим условиям, но она постоянно «сбивается» вследствие нестабильности климатических условий в этот период (глава 5, рис. 5.1-5.8) и необходимостью постоянно менять вектор адаптационных изменений. Как уже было указано выше (глава 5) возрастание вспышечного потенциала может произойти только при воздействии фактора абиотического стресса (весенне-летних засух) и сохранении этих условий в течении определенного периода времени. Отсутствие этих климатических условий исключает возможность быстрого возрастания биотического (вспышечного) потенциала.

Поэтому само сочетание комплекса абиотических факторов и биотических (способности к быстрой адаптации к условиям среды и росту вспышечного потенциала) регулирует вспышечный потенциал, сохраняя его на низком уровне. Это уже исключает возможность быстрого роста численности популяции вследствие низкой выживаемости популяции. Роль остальных факторов не является важной. Именно поэтому, признавая, что комплекс паразитов и хищников, несомненно, уничтожает часть популяции непарного шелкопряда, он не имеет функции биологического регулятора, так как этой функцией обладает уже указанный выше комплекс факторов.

Хорошо осознавая, что, согласно концепции Викторова (1955, 1966) абиотические факторы не могут быть истинными регуляторами, а являются только модификаторами, так как регуляторами могут быть только биотическеие факторы и относясь с большим уважением к данной теоретической концепции, хотим пояснить, что в данной ситуации абиотические факторы (модифицирующие факторы), как уже было указано выше, не сами регулируют биотический (вспышечный) потенциал, а служат только инициирующим фактором, включающим именно биотический фактор – высокий уровень адаптации вида к изменению условий среды, который, фактически и определяет уровень колебаний вспышечного потенциала. Поэтому, если вектор направления изменений однонаправлен (стабильные, сильные, повторные весенне-летние засухи) не менее 2-3 лет, то за счет этого механизма и происходит быстрая адаптация к стабильным условиям среды. В результате чего и происходит быстрое и сильное возрастание биотического (вспышечного) потенциала и начинается вспышка массового размножения. Если же вектор изменений разнонаправлен (сезонные сильные колебания от засухи до дождливого периода), то это не дает возможности возрастания вспышечного потенциала и он остается на низком уровне. При низком же биотическом (вспышечном) потенциале вспышка невозможна, так как выживаемость популяции находится на очень низком уровне.

Инфекционные болезни как факторы популяционной динамики

Многолетние исследования в очагах массового размножения непарного шелкопряда убедительно показали, что в отдельных географических популяциях этого фитофага вирусные болезни играют заметную роль в популяционной динамике, особенно при затухании вспышек (Campbell, Valentine, 1972; Liebhold et all. , 2000; Ignoffo, 1986; Liebhold et all., 1992, 1995). Но в других популяциях роль инфекционных болезней была менее заметна, а вирусные эпизоотии встречались достаточно редко (Колтунов,1993,1996,1998).

Так, многолетние исследования роли вирусных болезней в популяционной динамике зауральской популяции непарного шелкопряда, убедительно показали, что эта роль очень невысока. Смертность популяции от вируса ядерного полиэдроза в продромальной и эруптивной фазах составляла, в среднем, от 4 до 8 процентов (Колтунов, 1993). Массовых вирусных эпизоотий мы не наблюдали и в фазу затухания вспышки. Вместе с тем культивирование гусениц непарного шелкопряда на искусственной питательной среде и воздействие на них различных стрессовых факторов (Колтунов, 1981) показало, что до 50 процентов популяции имеют эндогенное вирусоносительство, которое проявляется в активации вирусного заболевания при воздействии стрессовых факторов (Колтунов, 1993, 1998).

Таким образом, роль вирусных патогенов неоднозначна в разных географических популяциях непарного шелкопряда. В ряде популяций она выше, в других ниже. Для многих популяций вирусные болезни не являются сколько-нибудь заметным фактором популяционной динамики, хотя они всегда в незначительном количестве присутствуют в популяции.

Как показали результаты исследований, вирусный патоген не способен к горизонтальному распространению в очагах массового размножения насекомых-фитофагов, а действует как контактный биологический инсектицид (Бахвалов, 1995). Таким образом, при отсутствии мощного горизонтального распространения, не получается и распространения эпизоотии. Поэтому ос-

новная концепция микробиометода, к сожалению, осталась не реализованной. Массовая гибель насекомых наблюдается только в локальных участках очага, куда вносится патоген. Но сам автор объясняет это совершенно другими причинами: низкой миграционной активностью гусениц шелкопряда-монашенки, длительным инкубационным периодом болезни (Бахвалов, 1995). Не было вторичной волны инфицирования насекомых в обработанных лесах. Но эта закономерность повторяется и при обработке вирусными инсектицидами некоторых других видов насекомых-фитофагов . Но, у ряда других авторов такая волна распространения эпизоотии отмечалась (Woods, Elkinton, 1987; Мешкова, 1979). Автор данной монографии в течение многих лет работал с вирусами насекомых и на статистически достоверном уровне никогда не получал массового вторичного инфицирования и горизонтального распространения вирусной инфекции (Колтунов, 1981). Поэтому мы с некоторым сомнением относимся к результатам исследований, показывающих горизонтальное распространение вирусной инфекции. Учитывая одну генерацию насекомых за лето, относительную синхронность онтогенеза гусениц и значительный инкубационный период вирусной инфекции, а, также, быстрое возрастание резистентности к вирусам у гусениц старших возрастов, вторичное инфицирование просто не может успеть полноценно функционировать в локальных очагах, где проводилась обработка и тем более не может распространиться достаточно далеко от исходного обработанного очага, учитывая незначительную дальность миграций гусениц (например, непарного шелкопряда (Колтунов, 1993, Колтунов и др., 1998) и отсутствие других реальных способов горизонтальной передачи вируса.

Как показали результаты обширных экспериментов, чувствительность к вирусу зависит, главным образом, от фазы вспышки. В продромальной фазе чувствительность гусениц к вирусу ядерного полиэдроза ниже, чем в последующих фазах. Следует также иметь в виду, что гусеницы, пораженные вирусом ядерного полиэдроза, продолжают питаться и наносить ущерб, тогда как после обработки микробиологическим препаратом (кишечного действия,

так как он быстро вызывает паралич кишечника) они быстро прекращают питание (Бахвалов, 1995).

С.А. Бахвалов и др., (2002) показали, что изменение генетического полиморфизма вируса ядерного полиэдроза непарного шелкопряда связано с популяционной динамикой насекомого-хозяина. Качественные отличия непарного шелкопряда в разных фазах популяционной динамики характеризуют физиологическое состояние насекомых, которое отражено на размерах, жизнеспособности яйцекладок, весе яиц, смертности насекомых в преимагинальных фазах, плодовитости, весе куколок, половом индексе и др. (Исаев и др., 1984; Berryman, 1991; Schmidt, Schoenherr, Wellenstein, 1994). Изменяется также и резистентность к патогенам. В фазе роста численности она максимальна, в фазе затухания вспышки она снижается (Бахвалов и др., 1998).

С. А. Бахвалов и др (2000), установили, что уровень гибридизации ДНК вируса ядерного полиэдроза непарного шелкопряда в разных фазах популяционного цикла различался. По мере роста численности популяции непарного шелкопряда в очагах и приближения фазы кризиса гибридизуемость ДНК ВЯП с олигонуклеотидными зондами уменьшается. Различия составляют более, чем в 2,4 раза (между изолятами ДНК ВЯП из очагов в фазе роста численности и деградации очагов) и в 1,2 раза о очагов в эруптивной фазе.

Таким образом, выявлена временная изменчивость геномов вируса ядерного полиэдроза непарного шелкопряда по фазам популяционного цикла насекомого-хозяина.

Кроме того, в деградировавших очагах уровень спонтанного ядерного полиэдроза в популяции насекомого-хозяина был самым высоким, по сравнению с другими фазами популяционного цикла (Бахвалов и др., 1990, 1998, 2000). Полученные этими авторами результаты хорошо совпадают с полученными ранее результатами по уровню проявления спонтанного ядерного полиэдроза в зауральской популяции непарного шелкопряда по фазам популяционного цикла (Колтунов, 1993, 1996).

Таким образом, в динамике очагов происходит увеличение генетического полиморфизма вируса ядерного полиэдроза непарного шелкопряда. Авторы предполагают, что это объясняется тем, что при максимальной резистентности популяции этого фитофага в фазе роста численности популяции происходит селекция высоковирулентных штаммов вируса ядерного полиэдроза, для преодоления высокой резистентности. Эти штаммы высокогомогенны по генетической структуре. По мере развития вспышки уменьшается жизнеспособность насекомых и их резистентность к вирусу ядерного полиэдроза, что сопровождается ростом гетерогенности вирусной популяции за счет увеличения в ее составе штаммов с умеренной и низкой вирулентностью.

Учитывая положение, сложившееся в микробиометоде, возникает предположение, что после открытия и широких производственных проверок эффективности препарата B. thuringiensis, произошло «закрытие» всяких реальных перспектив практического использования в защите растений энтомопатогенных вирусов, вследствие технической сложности культивирования вирусов на насекомых, или культуре ткани насекомых и ее затратности, узкой специфичности препарата на основе энтомопатогенных вирусов, ограниченного срока хранения, исключительно сильной потере вирулентности препаратов при инсоляции, высокой стоимости препарата, сложности точного прогнозирования вспышки массового рамзножения в связи с необходимостью предварительного заказа препарата.

К настоящему времени пока развитие событий в этом направлении развивается именно по этому сценарию.

Мы видим дальнейшие перспективы не в развитии и совершенствовании производства вирусных препаратов для защиты растений, а в поиске эффективных средств индукции латентных энтомопатогенных вирусов, широко распространенных в каждой популяции насекомых-фитофагов (Колтунов, 1979, 1983). Но к настоящему времени эта проблема пока далека от своего решения.

Анализируя проблему в целом, совершенно очевидно, что она сводится вообще не к совершенствовании технологии опрыскивания очагов и совершенствования препаратов для защиты растений, а к необходимости эволюции взглядов специалистов на проблему вспышек в целом и, соответственно, к пониманию настоятельной необходимости смены парадигмы и разработке новой, более экологически обоснованной стратегии защиты леса, более обоснованной технологии принятия решений о необходимости проведения обработок, совершенствованию принципов и критериев необходимости проведения активных мероприятий по обработке очагов в разных типах леса, разных лесорастительных условиях, лесах разной категории защитности, более точному прогнозированию ожидаемой дефолиации, необходимости проведения мониторинга лесов по устойчивости их к дефолиации, выделении и картировании неустойчивых участков леса, более точному прогнозированию последствий вспышки, точной оценке степени потерь средозащитных функций у лесов разных категорий, рекреационных функций у лесов соответствующего типа. Только эффективное решение всех этих проблем позволит перейти от феноменологического подхода, доминирующего и сейчас в защите леса и от принципов тотальной обработки очагов к реальным принципам управления численностью насекомых-фитофагов и сохранения лесов.

Таким образом, очевидно, что, в сочетании с дождливыми климатическими условиями, вирусные инфекции в отдельных географических популяциях способствуют более быстрому снижению плотности популяции и затуханию вспышки. Тем не менее, основным фактором затухания вспышки служат абиотические факторы (резкое изменение климатических условий, вызывающее необходимость быстрой смены вектора адаптации, т.е. биотического фактора). В результате смены вектора адаптации происходит быстрое снижение биотического (вспышечного) потенциала у непарного шелкопряда.

Периодичность вспышек массового размножения непарного шелкопряда

Причины периодичности популяционных циклов непарного шелкопряда, как и других лесных насекомых-филлофагов, давно привлекали внимание исследователей (Бенкевич, 1968, 1984; Ильинский, 1959;

). Было установлено, что основным фактором, детерминирующим периодичность популяционных циклов, является периодичность колебаний космических факторов, таких как, цикличность солнечной активности, формирующая цикличность наступления весенне-летних засух, которые всегда тесно связаны с периодичностью популяционных циклов непарного шелкопряда (Бенкевич, 1968, 1984

). Анализ географического распределения периодичности популяционных циклов непарного шелкопряда убедительно показывает, что в более благоприятных (по климатических условиям) зонах периодичность вспышек выше, чем в менее благоприятных климатических условиях (Villemant, Fravel, 1999).

При теплообеспеченности, выше 2000 С вспышки массового размножения непарного шелкопряда могут происходить в умеренно влажных местообитаниях (например: Горный Алтай, юг Приморья и Хабаровского края). В менее теплообеспеценных районах (1600-1800 С) вспышки массового размножения наблюдаются только в сухих условиях. При дальнейшем снижении теплообеспеченности численность непарного шелкопряда увеличивается лишь в очень сухих районах (Эпова, Плешанов, 1995).

В экстремальных местообитаниях образование очагов массового размножения с интенсивной дефолиацией крон обусловлено, по мнению Эповой и Плешанова (1995) исключительно массовыми миграциями этого фитофага с сопредельных территорий. Аборигенные же популяции в этих условиях способны только к незначительному увеличению численности, что не приводит к ощутимым повреждениям насаждений.

Хотелось бы отметить, что в условиях Среднего Зауралья (Свердловская обл.) мы в течение многолетних наблюдений за северной частью ареала зауральской популяции непарного шелкопряда никогда не обнаруживали чисто миграционных очагов за пределами естественного ареала этой популяции. Практически все локальные очаги возникали за счет роста численности собственных микропопуляций этого фитофага (Колтунов и др., 1992,1998; Колтунов, 1993, 1996).

Хотя локальные миграции между соседними местообитаниями в период вспышки всегда имели место, но на незначительное расстояние. Поэтому заселение соседних, ранее недефолиированных экотопов происходит в условиях Зауралья, как за счет роста собственной микропопуляции, так и за счет активных миграций имаго из соседних экотопов. Вообще у части самок всегда наблюдается тенденция к активной миграции из дефолиированных древостоев в менее и не дефолиированные.

Анализ результатов по периодичности и продолжительности вспышек массового размножения непарного шелкопряда в различных географических зонах, приведенных в главе 1, показывает, что вспышки массового размножения непарного шелкопряда значительно отличаются как по продолжительности, так и по интенсивности. В западной части региона они продолжаются 6-8 лет, на Дальнем Востоке – 3-5 лет, в периодичностью 6-8 лет (Эпова, Плешанов, 1995).

Сопоставление периодичности вспышек массового размножения шелкопряда-монашенки и непарного шелкопряда в Челябинской области однозначно свидетельствует о том, что их вспышки несинхронны. Периодичность вспышек массового размножения шекопряда-монашенки несколько выше, чем у непарного шелкопряда. Но, тем не менее, иногда эти вспышки синхронизированы.

В условиях Челябинской области вспышки массового размножения непарного шелкопряда в березовых лесах зарегистрированы для 11 видов насе-

комых, в сосновых – у 10 видов, осиновых – 2, лиственничных –для 1 (Распопов, 1973).

Последовательность развития очагов массового размножения шелкопряда-монашенки такова: сначала вспышка возникла в условиях лесостепи, затем – в предгорьях, позже – в гористой местности (Распопов, 1961). Это обусловлено дифференциацией локальных климатических условий в местообитаниях.

Для непарного шелкопрядав США характерны квазипериодические циклы в 10-11 лет (Williams, Liebhold, 1995, 2000).

Также вполне обоснована и гипотеза физиологического ослабления дуба в особенно холодные зимние периоды, так как имеются многочисленные фактические доказательства этому предположению в виде массовых усыханий дуба в европейской части России после особенно холодных зим (Рубцова, Рубцов, 1984;

)

Совершенно очевидно, что и при отсутствии усыхания не вызывает сомнений физиологическое ослабление древостоев при воздействии этого абиотического фактора, так как Ханисламов (1958) приводит данные о быстром возникновении вспышки после воздействия этого фактора на дубовые древостои. Нами также показано, что каждой вспышке массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье предшествует период особенно низких зимних температур (декабря) (глава 6, табл. 6.1).

По нашему мнению основная роль в механизмах затухания вспышки принадлежит кризису адаптации, так как после резкого изменения климатических условий, которые в Евразии всегда сопровождают фазу кризиса вспышки массового размножения непарного шелкопряда, ценность предыдущей адаптации популяции непарного шелкопряда к теплым, засушливым условиям, исчезает. Естественно, учитывая огромные адаптивные возможности этого вида, сразу же начинается адаптация популяции к совершенно про-

тивоположным условиям обитания, в результате чего вспышечный потенциал популяции быстро снижается и последняя приходит в состояние кризиса.

Нельзя также не учитывать, что важную роль в развитии кризиса популяции играют не только резкие изменения условия среды обитания. Очень существенным элементом развития кризиса является и то, что в результате влажных условий весной и летом резко изменяется биохимический состав кормового субстрата (листьев). Именно на это предположение наводит ситуация, сложившаяся в период затухания вспышки массового размножения непарного шелкопряда в Челябинской области в 1990 г, когда к этому году запас кладок составил до 5 на 1 дерево, но влажные и холодные условия привели к тому, что выживаемость гусениц резко снизилась, заметная визуально дефолиация отсутствовала, а количество гусениц последнего возраста было очень низким. При этом же запасе кладок в период эруптивной фазы древостои дефолиировались на 100 %.

Яйцекладки сибирской популяции непарного шелкопряда способны выносить морозы до -55 %, тогда как яйцекладки европейской популяции этого фитофага погибают уже при -30 С, если не прикрыты снеговым покровом (Рубцов, Рубцова, 1984).

Непарный шелкопряд оказывает явное предпочтение определенным типам лесорастительных условий. Он предпочитает более низкополнотные, разреженные насаждения с недостаточным гидрологическим режимом (Ильинский, 1959, 1960, 1965; Баранчиков, 1987; Лямцев, 1981; Науменко, 1975).

Так, в чистых низкополнотных попрослевых дубравах плотность заселения яйцекладками непарного шелкопряда всегда выше, чем в высокополнотных смешанных насаждениях (Лямцев, 1981). Максимальной заселенности непарный шелкопряд достигает в изреженных перестойных дубравах паркового типа (Науменко, 1975).

Общеизвестно, что изреженность лесов, сокращение лесной площади, отсутствие подроста, подлеска, интенсивная пастбищная дигрессия являются

факторами, благоприятствующими для массового размножения непарного шелкопряда.

В целом мы считаем, что существует много разных моделей взаимоотношений в системе: «фитофаг-фитоценоз». Насекомые с различной жизненной стратегией могут реализовать и различные модели управляющих факторов и механизмов популяционной динамики.

Поэтому закономерности, свойственные механизмам популяционной динамики вспышечных видов насекомых с определенной жизненной стратегией, высоким уровнем полиморфизма, экологической пластичности, высоким биотическим потенциалом, высоким потенциалом физиолого-биохимической адаптации могут быть применимы только к этой группе насекомых-фитофагов. Другие же группы насекомых с совершенно другими жизненными стратегиями и факторами популяционной динамики имеют и другие механизмы популяционной динамики. У нас нет достаточных оснований расширять предложенную гипотезу механизма вспышек массового размножения непарного шелкопряда и других видов насекомых-филлофагов с высоким вспышечным потенциалом на другие группы насекомых и , тем более, других видов животных. Совершенно очевидно, что, чем выше уровень животных на эволюционной лестнице, тем более сложными факторами регулируются популяционно-демографические процессы.

В настоящее время ареал непарного шелкопряда в лесах США занимает, примерно ¼ его потенциала пространственной структуры.

В результате определения критической температуры выживания яйцекладок в природных и лабораторных условиях, данные, к сожалению, не всегда совпадают. Так Sullivan, Wallase (1972) установили, что даже после акклиматизации яйцекладки погибали, если температура стояла ниже -30 С в течение 2 дней, а кладки были в открытом виде, тогда как покрытые снегом кладки переживали более низкие температуры. Результаты исследований показали, что в ряде случаев выживаемость непокрытых снегом яиц была даже выше, чем покрытых (Leonard, 1972; Madrid, Stevart, 1981). В условиях Кана-

ды все же выживаемость яиц непарного шелкопряда была выше в условиях покрытия снегом (Nealis et all., 1999).

Кроме того, выживаемость яиц зависит и от стороны горизонта, высоты кладок на стволе дерева. На уровень выживаемости яйцекладок оказывает влияние также масса яиц. Роль этого фактора была даже выше, чем высоты кладки на стволе дерева.

Показано, что в условиях теплого климата при воздействии высоких дневных температур выживаемость яиц на южной экспозиции ствола резко снижается (Бенкевич, 1962).

Температура яйцекладок, покрытых снегом, в целом, была не так уж намного выше, как можно было бы ожидать. Всего на 2-7 С, по сравнению с температурой не покрытых снегом кладок.

Возможно поэтому ряд специалистов обнаружил предпочтительную откладку яиц непарным шелкопрядом в условиях Онтарио и Пенсильвании на восточной стороне стволов деревьев (Andersen, et all., 1998, 2001).

В фазе депрессии непарный шелкопряд находится в насаждениях в максимальном количестве там, где значения биотических регуляторов размножения находятся в минимуме, а сумма положительных температур, осадков, влажность, освещенность, ветровой режим, близки к оптимуму. Листва и хвоя, вероятно, имеет здесь в эти годы биохимический состав, благоприятствующий выживанию фитофага (Бенкевич, 1962,1979). Это – стации переживания, резервации.

В среднем, периодичность вспышек массовых размножений непарного шелкопряда, составляет 20-25 лет (Бенкевич, 1962).

Популяции непарного шелкопряда в Чехословакии имеют 6-8 летнюю периодичность вспышек (Novothy et all., 1995, 1998).

Обращает внимание одна общая закономерность реализации вспышек массового размножения в лесах Восточной Сибири. Это: чрезвычайно короткая продолжительность вспышек массового размножения непарного шелкопряда, что, очевидно, обусловлено климатическими особенностями региона.

Следующей их особенностью является низкая периодичность вспышек: около 25 лет.

Лямцев с сотр (2000) по частоте вспышек массового размножения непарного шелкопряда и степени повреждения лесов три зоны: зону незначительного вреда, зону периодического интенсивного вреда и зону перманентного интенсивного вреда.

Лямцев и др. (2000) отнес территорию Свердловской области к зоне вспышек массового размножения непарного шелкопряда с периодичностью в 40-45 лет и ниже. С этим невозможно согласиться, так как полученные нами результаты анализа вспышек массового размножения этого фитофага в Зауралье (и в Свердловской области) однозначно отрицают это утверждение и показывают, что фактическая периодичность вспышек массового размножения непарного шелкопряда в Свердловской обл. составляет 20-25 лет (рис 3.4).

Известно, что плодовитость непарного шелкопряда колеблется в зависимости от фазы популяционной динамики. Так, Эдельман (1956) было установлено, что в угасающих очагах массового размножения непарного шелкопряда была ниже. Но незначительные колебания плодовитости не оказывают никакого заметного влияния на уровень реализации вспышечного потенциала этого фитофага, так как значительно более важен такой параметр, как выживаемость, колеблющийся в очень широких пределах (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1991, 1992, 1998

).

Таким образом, при сочетании благоприятных климатических условий (весенне-летние засухи) в течение нескольких сезонов, происходит исключительно быстрое нарастание численности собственной микропопуляции непарного шелкопряда в северной части ареала этого фитофага. И собственные микропопуляции в благоприятных климатических условиях имеют очень высокий биотический потенциал (вспышечный), достаточный для реализации его в этих условиях. При этом в северной части ареала непарного шелкопря-

да в Зауралье после наступления фактора абиотического стресса (засухи) и быстрого роста биотического потенциала популяции роль повышенных температур была выше, чем фактора пониженной влажности (глава 5).

После возрастания биотического (вспышечного) потенциала вспышка, как показали результаты, может быть реализована и в условиях нормального ГТК и даже в условиях незначительно повышенного гидротермического коэффициента (глава 5). Лишь очень резкое отклонение от этих климатических условий (резкое увеличение влажности при одновременном снижении температуры в течение двух и более сезонов, особенно в мае-июне) способно быстро снизить вспышечный потенциал за счет фактора кризиса адаптации (необходимости выработки популяцией новой адаптации к изменившимся условиям среды).

В условиях лесостепной зоны Забайкалья характерны микроочаги длительного экспрессивного состояния. По мнению Рожкова и Васильевой (1982) Это резерваты накопления, миграций и образования крупных очагов в годы вспышек массового размножения. В некоторых из них лиственницы ежегодно теряют 20-50% хвои, но сохраняют свою жизнеспособность.

Мы не можем согласиться с тем, что очаги, по мнению этих авторов одновременно являются и резерватами. Это разные понятия. Резерваты не являются типичными очагами, а их особенностью является лишь то, что численность непарного шелкопряда в них в период депрессии обычно выше, чем в окружающих местообитаниях, но она не является вспышечной численностью. В данных условиях формируются именно микроочаги, которые способны, не являясь, по-существу, резерватами, выполнять их функцию. Хотя, на наш взгляд, исследователями 50-60 годов роль резерватов в период депрессии несколько преувеличивалась, так как основные интересы энтомологов были направлены лишь на изучение вспышечных видов только в период вспышек массового размножения. Поэтому характер пространственно-временной структуры популяций насекомых-фитофагов с высоким биотическим потенциалом в фазе депрессии был почти не изучен. Позже, с примене-

нием феромонных ловушек, и для сибирского и для непарного шелкопряда был показан сплошной характер заселения экотопов в период депрессии, несмотря на часто очень низкую численность. Это очень важное обстоятельство по следующим причинам. После резкого возрастания вспышечного потенциала у всей популяции фитофагов в результате воздействия фактора абиотического стресса (засух) он повсеместно возрастает настолько значительно, что может на следующий год за счет роста выживаемости собственной микропопуляции в десятки раз (глава 2, рис. 2.1) увеличить численность в экотопах. И, следовательно, нет никакой необходимости связывать заселение экотопов в период роста численности только с миграциями имаго, хотя в условиях восточной Сибири миграционная активность непарного шелкопряда заметно выше.

Показано, что в южной части Прибайкалья очаги являются результатом миграций бабочек непарного шелкопряда из Монголии. В Монголии с 1970 по 1974 г.г. наблюдались крупные очаги массового размножения этого фитофага в лесах Западного Хэнтэя, Эрэн-Даба и других (Яновский, 1977).

Как показали исследования, трофические условия определяют плодовитость непарного шелкопряда, что отражается на динамике популяции (Рожков, Васильева (1982). Но переход популяции в очаговое состояние, по мнению этих авторов, зависит не от этого, а определяется другими факторами.

По данным ряда авторов (Эпова, Плешанов, 1995) в лиственничных лесах Сибири нередко вспышки массового размножения непарного шелкопряда синхронизированы со вспышками массового размножения других видов насекомых-фитофагов, например – сибирского шелкопряда, с пяденицей Якобсона и античной волнянкой, в лесах Дальнего Востока – с сибирским шелкопрядом, шелкопрядом-монашенкой, розовым шелкопрядом.

В межвспышечный период популяция непарного шелкопряда нередко переходит в экспрессивное состояние, образуя небольшие очаги, часто - дли-

тельные. Миграции имаго в период вспышек не всегда завершаются возникновением миграционных очагов.

В периоды вспышек массового размножения непарного шелкопряда имаго самки преобладают над самцами, а в стаях мигрирующих бабочек самцов наблюдается очень мало.

По фазам популяционного цикла хорошо известна также смена ритмов питания у непарного шелкопряда. Так, в фазах депрессии и подъема численности гусеницы питаются, преимущественно, ночью (Lance et all, 1987). В период вспышки – переходят на круглосуточный ритм питания (Воронцов, 1978; Колтунов и др., 1998).

Известно, что тотальная обработка очагов непарного шелкопряда химическими инсектицидами приводит к снижению уровня полиморфизма популяции. И массовый отлов самцов с помощью феромонных ловушек также снижает уровень полиморфизма, так как известна избирательность лета на синтетические феромоны (Амирханов, 1980, 1981).

Таким образом, с помощью анализа фенотипической структуры популяций непарного шелкопряда можно идентифицировать изменения генотипического состава популяции на разных фазах популяционной динамики этого фитофага (Киреева, 1979, 1983, 1990). В период вспышки преобладают серые фенотипы (В Армении до 96,6%, при затухании вспышки 51,3 %, рыжие – 46,1 %. Таким образом, происходит отбор нескольких фенотипов. Интересно, что в условиях Армении в период вспышки доминируют серые фенотипы с пониженным весом гусениц и низкой жизнеспособностью, но восстановление популяции после химической обработки очагов произошло за счет более выносливых, жизнеспособных фенотипов. В результате наблюдалась повторная вспышка массового размножения (Киреева, 1990). Вероятно, столь сильное доминирование серого фенотипа обусловлено условиями обитания популяции (Пономарев, 2004). В зауральской популяции при повышенной плотности преобладали темный фенотип (54%) и серый (34,0%), а численность рыжего фенотипа составила 11%. Перед затуханием вспышки соотношение

фенотипов составило: темный- 49,0%, серый – 30%, рыжий – 21% (Колтунов, 1993).

В период депрессии Бенкевич (1984) отмечал преобладание серого фенотипа в популяциях непарного шелкопряда.

Таким образом, отсутствует единая картина соотношения фенотипов по фазам популяционной динамики, что не позволяет связать отдельные фенотипы со вспышкой, другие – с межвспышечной фазой. Более подробно с этой проблемой разобрался В.И. Пономарев, показавший, что, в зависимости от экологических условий в фазе вспышки будут доминировать разные фенотипы (Пономарев, 1992, 1994, 1998). Вместе с тем автор считает, что изменение фенотипического состава популяции является только индикатором готовности популяции к вспышке, но не ее причиной (Пономарев, 1998, 2004). Он объясняет это тем, что взаимосвязь фенотипа гусениц, параметров онтогенеза и вспышечного потенциала нелинейна. В качестве примера приводятся две соседние микропопуляции непарного шелкопряда, состоящие из гусениц рыжего фенотипа (одна –дубовая, другая – ивовая). В одной численность не изменялась, тогда как в другой возросла в 5 раз. Поэтому в настоящее время автор связывает механизм вспышек со степенью однородности популяции по многим признакам. Чем более однородна популяция, тем выше будет скорость роста ее численности (Пономарев, 1998). Гипотеза, безусловно, очень интересна. Но механизма вспышки, в целом, она не объясняет.

Ранее эту проблему на мелких животных разрабатывал Ю.Н. Галактионов (1972), обнаруживший, что в разные фазы популяционного цикла водяная полевка имеет разное количественное соотношение фенотипов. Он разработал гипотезу, что именно появление определенных фенотипов в популяции животных обеспечивает возможность роста их численности. Но это предположение, все-таки не может однозначно решить проблему: не является ли изменение соотношения фенотипов в популяции простым следствием изменения условий среды в местообитаниях, численности популяции. Этот аргумент довольно трудно опровергнуть. Сдвиг фенотипов может быть про-

стым следствием изменения этих параметров, а не причиной популяционных циклов. Для того, чтобы он был причиной, необходимо, чтобы сильный сдвиг фенотипов предшествовал подъему численности, а не наблюдался уже к концу вспышки, что происходит в реальности (Киреева, 1990; Пономарев, 1998, 2004).Но сильного сдвига фенотипов в сторону значительного преобладания вспышечных фенотипов перед началом подъема численности, к сожалению, не наблюдается (Киреева, 1990, Пономарев, 1998, 2004). Но в этом случае придется предположить, что резкий рост вспышечного потенциала может происходить и происходит среди фенотипов –выживателей, а не только вспышечных фенотипов, которых еще мало в составе популяции. Следовательно, высоким вспышечным потенциалом обладают все фенотипы, в том числе и фенотипы, доминирующие в период депрессии. А это означает, что наблюдается совершенно другой механизм реализации вспышки, обусловленный способностью всех фенотипов к быстрой адаптации в ответ на воздействие фактора абиотического стресса (засухи), что сопровождается быстрым ростом вспышечного потенциала у всех фенотипов и реализацией вспышки.

Целесообразно проанализировать фенотипические различия более подробно. Анализируя данные Киреевой (1990) нельзя не заметить, что по уровню жизнеспособности различия между фенотипами не очень значительны (рыжий – 90,2; серый – 77,7; с черной полосой – 86,0%). Данные по Ивановскому лесничеству (рыжий -35,2; серый – 33,4; серый с черной полосой – 40,5).

Но, утверждения ряда авторов с этим не согласуются. Показано, что, по некоторым физиологическим и биохимическим показателям различия были очень большими (Киреева, 1979, 1983; Мирзоян и др., 1982).

Проанализируем отдельные результаты. Так, реакция популяций насекомых на воздействие внешних факторов была очень неоднородной. Например, по реакции на обработку хлорофосом (смертность серого фенотипа – 100%, рыжего – 80% (Киреева, 1990). Но проводимые нами ранее лаборатор-

ные эксперименты по обработке насекомых вирусами ядерного полиэдроза и гранулеза однозначно показали, что в целом резистентность насекомых к вирусам в природных условиях заметно выше, чем в лабораторных условиях (Колтунов, 1979).Следовательно, в природных условиях эти различия могут быть значительно меньше. Учитывая также очень короткий период фазы собственно вспышки (эруптивной) в условиях континентальной Азии, когда и происходит формирование особенно крупным по площади очагов, роль медленных изменений фенотипической структуры популяций насекомых в реализации вспышки, теоретически, не может быть значительной, так как для столь быстрой реализации вспышки способностью к быстрой реализации вспышечного потенциала должна обладать вся популяция, а не часть ее (меньшая).

По мнению Киреевой (1990) на одни и те же изменения внешней среды гусеницы, несущие разные фены, реагируют по-разному, что играет немаловажную роль в регуляции их численности.

По нашему мнению, роль столь сложной фенотипической структуры и наличия различий в реагировании на разные факторы заключается, главным образом, в другом: не в реализации вспышки, а в реализации стратегии выживания вида, когда эти различия и приспособленность к ним разных фенотипов способствуют выживанию вида в непредсказуемых условиях среды обитания.

Особенности популяционной динамики непарного шелкопряда в фазе депрессии

Закономерности популяционной динамики насекомых-филлофагов, образующих периодические крупномасштабные вспышки массового размножения в лесных фитоценозах наиболее интенсивно исследованы только в период вспышек (Бенкевич, 1984; Рожков, 1965; Ивлиев, 1960; Кондаков, 1965, 1974; Ряполов, 1996). В то же время в фазе депрессии они остаются малоизученными, так как интерес специалистов к ним в этот пери-

од, во многом, падает. Лишь в последнее время это направление исследований начало развиваться особенно интенсивно, так как изучение факторов популяционной динамики в этот период может дать ответ на причины вспышек, механизмы и факторы вспышек. При этом факторы популяционной динамики в период депрессии остаются наиболее слабо изученными (Wallner, 1987; Montgomery, Wallner, 1988).

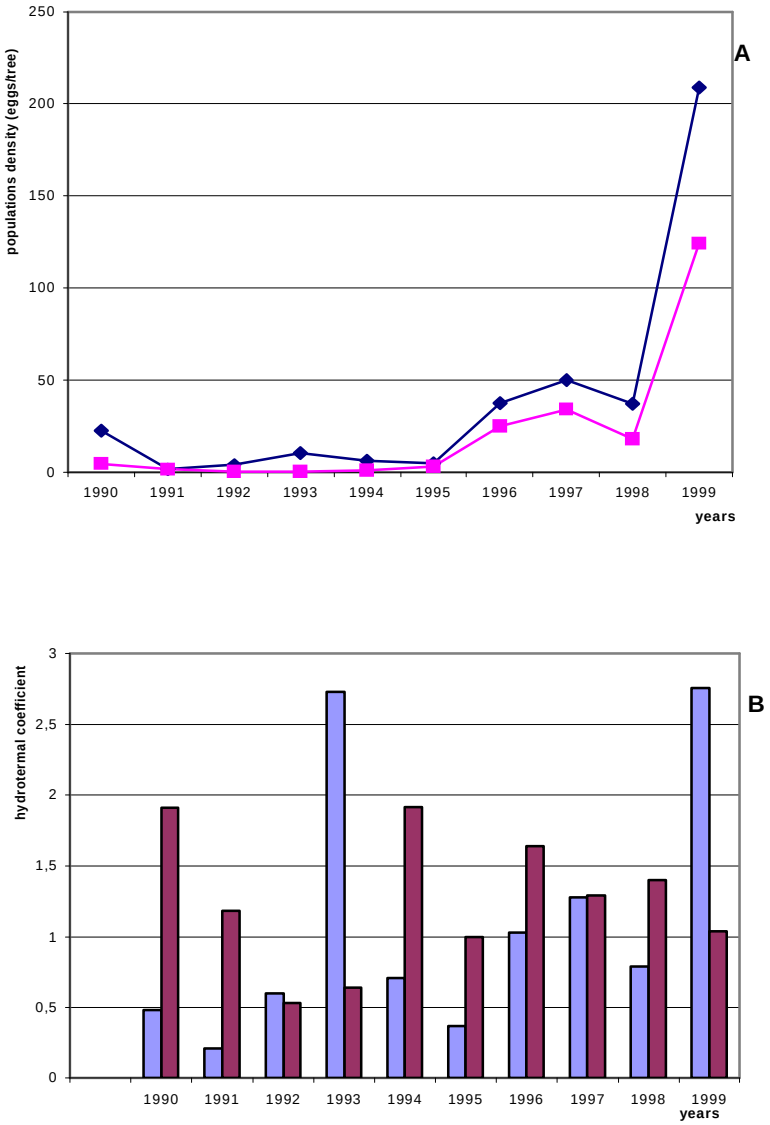

Рис. 3.1. Особенности популяционной динамики зауральской популяции непарного шелкопряда в северной части ареала (Свердловская обл., Каменск-Уральский р-он) в фазе депрессии. А – популяционная плотность, В – гидротермический коэффициент Селянинова (мая (слева), июня (справа))

Учитывая важность этой проблемы мы изучали особенности популяционной динамики зауральской популяции непарного шелкопряда сразу после затухания последней вспышки массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье, в фазе депрессии. Отдельные результаты исследований по этой проблеме изложены нами в ряде публикаций ранее (Колтунов, 1998; 2001). Особенно важным, по нашему мнению, было изучение влияния климатических факторов на популяционную динамику. В связи с этим мы исследовали взаимосвязь популяционной динамики непарного шелкопряда в этот период и гидротермических коэффициентов Селянинова.

Как уже указывалось выше последняя вспышка массового размножения непарного шелкопряда в березовых лесах Зауралья в северной и южной частях ареала отмечалась в разное время. Так, в лесах Челябинской обл. она наблюдалась в 1986-1990 г.г., в лесах Свердловской обл – в 1985-1988 г.г. Как видно из рис. в лесах Свердловской обл. вспышка затухла раньше, чем в Челябинской обл. Поэтому, соответственно, фаза депрессии в северной части ареала началась раньше, чем в южной части. После затухания вспышки плотность популяции резко снижается (до 7-10 яиц на 1 дерево). Обращает внимание и другой факт. В затухших очагах массового размножения непарного шелкопряда в Челябинской области этих параметров плотности популяция достигла только в 1992 г., тогда как в лесах Свердловской обл. – уже в 1990 г. (рис 3.4). Показатели плотности популяции в этот период очень близки в разных частях ареала (рис. 3.1, 3.3). Как уже объяснялось выше это обусловлено тем, что в предыдущие годы наблюдалась значительно повышенные гидротермические коэффициенты (повышенная влажность), вызвавшие резкое снижение биотического (вспышечного) потенциала. При этом, снижение плотности популяции в северной части ареала этого фитофага происходит на фоне локальной майской засухи, которая в этот период в Челябинской обл. отсутствовала. Но это не вызвало никакого роста биотического (вспышечного) потенциала, так как майская засуха 1990 г. сопровождалась резким

отклонением гидротермического коэффициента в июне этого года (рис. 3.1, 3.3). Как уже указывалось выше нестабильность гидротермического коэффициента, обусловленная резкими колебаниями климатических условий в период депрессии препятствует адаптации популяции к засушливым климатическим условиям и, соответственно, росту биотического (вспышечного) потенциала популяции. Поэтому одним из важных вопросов исследования было выяснение: отличаются ли климатические условия фазы депрессии в разных частях ареала зауральской популяции особенно сильной нестабильностью (сильные колебания ГТК), или в этой фазе имеет место достаточно стабильные показатели ГТК, но стабильно высокие и популяция вынуждена адаптироваться именно к этим климатическим условиям?

Как показали результаты анализа, с привлечением и других данных (глава 5, Рис.5.1-5.8), включающих особенности динамики гидротермического коэффициента в различные фазы популяционного цикла за последние десятилетия) нет оснований однозначно утверждать, что в период всей фазы депрессии климатические условия особенно нестабильны, по сравнению с фазами вспышки. В наибольшей степени неблагоприятные климатические условия складываются в начале фазы депрессии, сразу после затухания вспышки. Более того, как показали убедительные результаты анализа (глава 5), в Зауралье вспышке обязательно предшествует засуха, примерно за 3 года до вспышки, то есть засуха, инициирующая механизм вспышки, наблюдается еще, фактически, во второй половине фазы депрессии. Если проанализировать параметры гидротермических коэффициентов в фазах депрессии и вспышки, то наибольшим отличием является то, что часто вспышка, как показывают результаты сама протекает на фоне засух (глава 5). То есть, продолжительность засушливых периодов в период вспышек заметно выше, чем в период фазы депрессии.

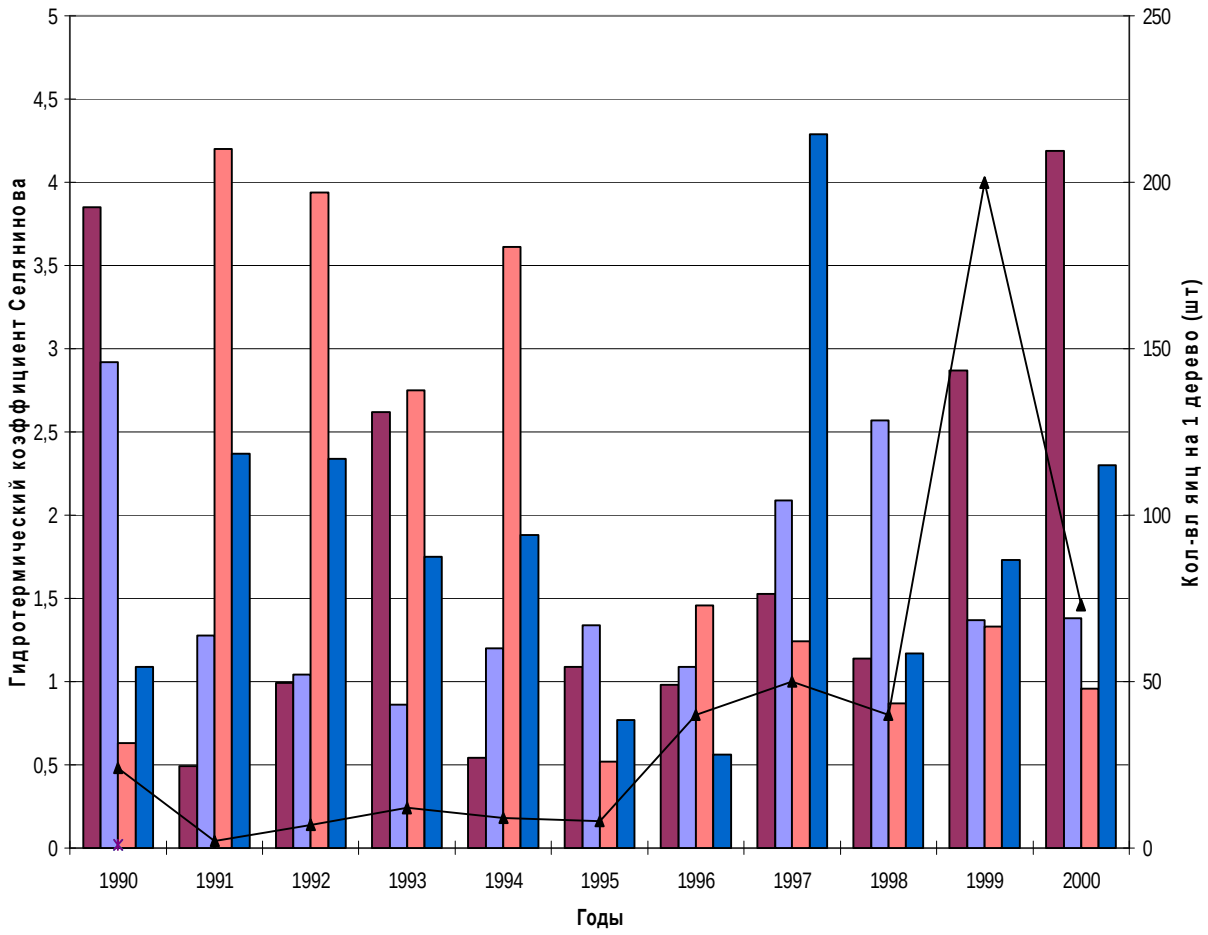

Рис. 3.2. Продолжение рис 3.1 с показателями гидротермического коэффициента Селянинова с мая по август (слева-направо)

Ряд авторов вообще считает, что, после возникновения вспышки, она в любом случае реализуется. Погасить ее с помощью неблагоприятных климатических факторов, по мнению этих авторов, невозможно (Лямцев, 2000).

Для более детального анализа влияния климатических условий на популяционную динамику мы повторили рис. 3.1 с добавлением показателей ГТК за все весенние и летние месяцы (рис. 3.2).

Как видно из рис. 3.1 и 3.2, в северной части ареала (Свердловская обл.) с 1990 года по 1995 г. плотность популяции стабилизировалась на минимальном уровне. В течение 4 лет гидротермический коэффициент мая был пониженным, а июня – повышенным (рис. 3.1). Рост популяционной плотности

наблюдался только после засухи 1995 года, на следующий год и продолжается до 1999 г. (рис. 3.1). Особенно интенсивный рост плотности отмечен в 1999 году. Он происходит на фоне высокой влажности. В 1999 году она особенно значительна.

В центре ареала (Челябинская обл.) характер популяционной динамики в фазе депрессии значительно отличался от таковой в северной части (рис.3.3). В этой зоне резкое падение плотности популяции после затухания вспышки сохранялось лишь в течение 2 лет. Затем, начиная с 1994 года в течение последующих 3 лет плотность популяции заметно возрастала и падение численности наступило в 1997 году (рис. 3.3). В течение 4 лет (1990-1994 г.г.) популяция развивалась в условиях повышенной влажности. Учитывая способность непарного шелкопряда к быстрой адаптации за этот период, очевидно, популяция адаптировалась к условиям обитания во влажных экотопах. Поэтому и засуха 1995 года не сопровождалась ростом численности, а он наступил до засухи, в 1994 году в условиях повышенной влажности. Дальнейший подъем численности в 1996 году был связан с нормальной влагообеспеченностью (рис. 3.3). Но позже, в 1997 году численность вновь резко снизилась. Возможно, это обусловлено тем, что у популяции, адаптировавшейся к нормальной и повышенной влагообеспеченности, резкая смена условий среды (июньская засуха 1996 и 1997 года) могла вызвать стрессовое состояние и сопровождаться снижением выживаемости (рис. 3.3).

Наиболее высокая плотность популяции в этой фазе отмечается в наиболее сухих лесорастительных условиях. В этих же экотопах происходит и более заметный подъем численности после засухи (рис.3.1). Заслуживает внимания, что засуха, возникшая в начале фазы депрессии (в 1991 г.) совершенно не вызвала даже незначительного подъема численности как в северной части ареала, так и в центре (рис. 3.1; 3.2). Вместе с тем, следующая локальная засуха 1995 г. сопровождалась заметным возрастанием популяционной плотности на следующий год (рис. 3.1-3.3). Но и тенденция к возрастанию численности в центре ареала проявилась без воздействия фактора абио-

тического стресса, наоборот, на фоне количества осадков, несколько превышающих среднемноголетнюю норму.

Таким образом, очередная вспышка на Урале не была реализована. Анализ возможных причин показывает, что в этот период отсутствовали повторные весенне-летние засухи, что резко снизило уровень стрессового воздействия на древостои (рис. 3.1-3.3). Кроме того, отсутствовали и летние засухи. Поэтому выживаемость гусениц в кронах была достаточно низкой. Из абиотических факторов, препятствующих вспышке заслуживает внимания и обнаруженная нами низкая отрождаемость кладок в 1997 г. (25%). При этом отрождаемость этих же кладок, прошедших реактивацию в лабораторных условиях, была значительно выше (Пономарев, 2000). Это однозначно указывает на воздействие абиотических факторов природной среды. Из биотических факторов основным был, вероятно, невысокий внутрипопуляционный потенциал вспышки.

Мы полагаем, что эта проблема нуждается в более детальном анализе. Здесь, по нашему мнению, наибольший интерес представляет сравнительный анализ характера засух, непосредственно инициирующих возрастание вспышечного потенциала (возникающих за 3 года до начала вспышки) и других засух, возникающих в фазе вспышки и фазе депрессии.

Сравнительный анализ характера засух за последние 50 лет показал, что наиболее заметным отличием этих засух, непосредственно инициирующих возрастание биотического (вспышечного) потенциала была, в первую очередь, их повторность на следующий год, а часто и в последующие годы вспышки (глава 5, рис. 5.1-5.8). Другим характерным отличием было то, что почти всегда имела место сильная весенняя засуха (майская), например, перед вспышкой массового размножения 1950-1958 г.г. в Челябинской обл (в 1948 г.). В период следующей вспышки (1965-1970 г.г.), помимо сильной майской засухи отмечается наличие полной весенне-летней засухи в течение мая-июля. Перед вспышкой массового размножения 1984-1990 г.г. в лесах Челябинской обл. за 3 года до вспышки также имела место сильная майская

засуха (в 1980 г.) (рис. 5.5). В лесах Свердловской обл. перед последней вспышкой 1984-1987 г.г. за три года до нее весенней засухи не было (рис. 5.7), влажность была выше нормы, но наблюдалась интенсивная засуха в июне-июле 1981 г. Зато в 1982 г. Наблюдается интенсивная майская засуха (0,3).

В целом можно заключить, что большинство засух перед вспышкой массового размножения было неполными, иногда они прерывались влажным месяцем, но часто наблюдались, не менее, чем в течение двух месяцев.

По характеру засух они, практически ничем не отличались от других, наступающих либо в период вспышки, либо в фазе депрессии. Единственным их отличием было то, что не было ни одной полной и сильной засухи в период, предшествующий подъему численности популяции, в отличие от засух, наступающих в фазе собственно вспышки, которые иногда были полными и интенсивными (рис. 5.1-5.8). Другим важным отличием этих засух было то, что в условиях Челябинской области они часто переходили в засухи, непосредственно сопровождающие вспышку. Как уже отмечалось выше (глава 5) такие засухи длились до 6 лет.

Не было ни одной вспышки в условиях Свердловской и Челябинской обл., которой не предшествовали бы за 2-3 года до начала вспышки подобные повторные засухи.

Как уже отмечалось нами выше для инициирования возрастания биотического (вспышечного) потенциала наиболее важны именно весенние (майские) засухи, так как именно гусеницы младших возрастов наиболее чувствительны к условиям среды обитания. Гусеницы старших возрастов менее чувствительны к условиям среды обитания. Поэтому позднелетние и осенние засухи имеют очень незначительное влияние на популяцию непарного шелкопряда, так как онтогенез гусениц в условиях Челябинской обл. заканчивается уже к концу июля (Колтунов и др., 1998).

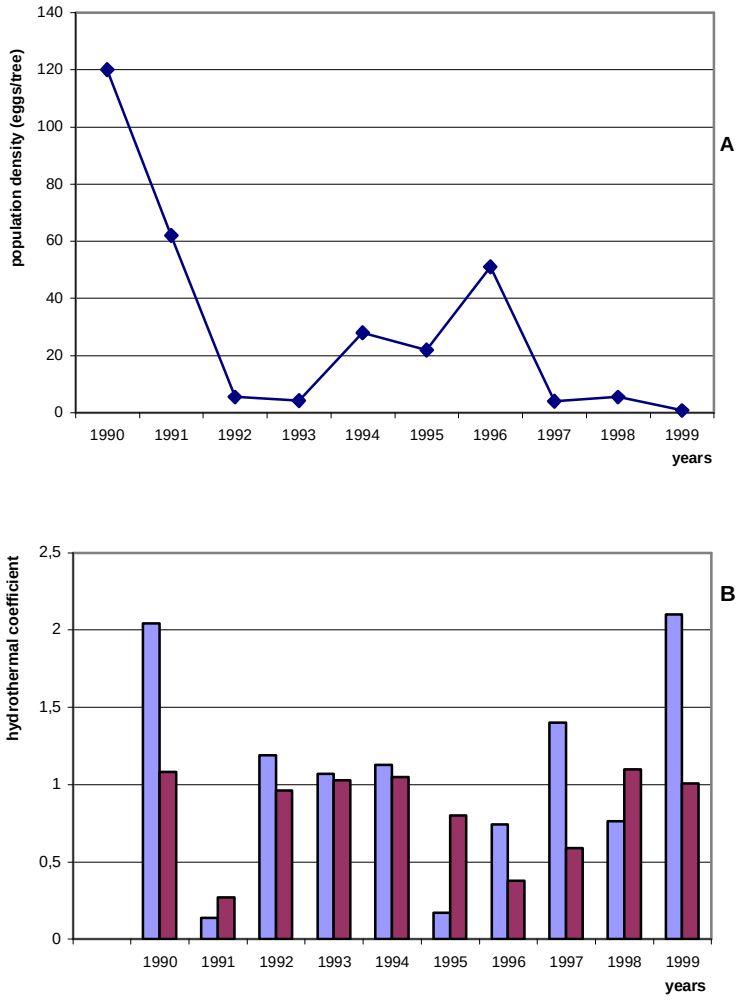

Рис. 3.3. Особенности популяционной динамики зауральской популяции непарного шелкопряда в южной части ареала (Челябинская обл.) в фазе депрессии. А – популяционная плотность, В – гидротермический коэффициент Селянинова (мая (слева), июня (справа))

Поэтому полная реализация вспышки возможна только при условии возрастания вспышечного потенциала популяции, которые реализуются при возникновении весенне-летних засух, воздействии на древостой фактора абиотического стресса (весенне-летних засух), что сопровождается у части древостоя стрессовой реакцией, значительно улучшающей кормовую ценность субстрата (листьев), повышающей выживаемость популяции. Быстрое возрастание биотического (вспышечного) потенциала реализуется за счет способности вида к быстрой адаптации к изменению условий среды обитания и качества корма. Возрастание вспышечного потенциала происходит быстро, примерно, за 2 года воздействия засухи (фактора абиотического стресса). На характер популяционной динамики в межвспышечный период значительное влияние оказывает способность непарного шелкопряда к быстрой адаптации к изменяющимся условиям среды обитания (температура, влажность, качество корма).

В целом можно заключить, что основные тенденции популяционной динамики непарного шелкопряда в период депрессии имеют закономерный, а не стохастический характер. Он определяется резким колебанием вспышечного потенциала, способностью к быстрой адаптации, характером и последовательностью изменений погодных условий. Фактически вследствие высокого уровня полиморфизма и высокой адаптивной способности в разные фазы популяционной динамики популяция непарного шелкопряда значительно различается.

Таблица 3.1

Средние значения гидротермического коэффициента в различные фазы популяционного цикла зауральской популяции непарного шелкопряда

Фаза популяционного цикла	Гидротермический коэффициент Селянинова					
	Вспышка 1964-1968 г.г. в Свердловской обл.			Вспышка в Челябинской обл.		
	май	июнь	T St	май	июнь	T St
Начало фазы депрессии	2,2±1,47	1,56±0,55		1,1±0,84 *	0,85±0,35 *	
Продромальная фаза	1,025±0,318 *	1,15±0,91		0,94±0,66 **	0,81±0,5 *	
Эруптивная фаза	1,26±0,056	0,86±0,26 *		0,80±0,54 *	1,1±0,14	
Фаза затухания	1,2±0,224	2,8±0,78		2,01±0,43	2,05±0,12	

- наличие засухи

Учитывая развиваемую нами тему о взаимосвязи климатических условий с разными фазами популяционного цикла непарного шелкопряда в Зауралье представлялось интересным сравнить средние значения гидротермических коэффициентов Селянинова в разные фазы популяционного цикла в условиях северной границы вспышек (Свердловская обл.) и более благоприятных климатических условий в Южном Зауралье (Челябинская обл).

Как видно из табл. 3.1, все фазы популяционного цикла в северной части ареала реализуются в заметно менее благоприятных климатических условиях, чем в Челябинской обл. Другой важной особенностью является то, что наиболее контрастной по показателям ГТК является период сразу после затухания вспышки (начало фазы депрессии) и непосредственно фазы затухания вспышки (табл. 3.1). Они реализуются на фоне самых высоких показателей гидротермического коэффициента мая и июня (ГТК – 2,2; 1,56 и 1,2 и 2,8 для Свердловской обл.).

Столь же контрастны различия в гидротермических коэффициентах всех периодов популяционного цикла и периода затухания вспышки в условиях Челябинской обл.

Таким образом, взаимосвязь климатических условий, особенно неблагоприятных и фаз популяционного цикла у зауральской популяции совершенно очевидна. Очень влажные условия в течение мая и июня, продолжающиеся в течение двух и более лет быстро приводят к затуханию вспышки, и, за счет инициирования механизма адаптации к изменившимся условиям среды обитания и кормового субстрата – к резкому снижению биотического (вспышечного потенциала). При этом, кратковременные резкие отклонения от климатического оптимума, как уже отмечалось выше (глава 5) не вызывают заметного снижения вспышечного потенциала.

При этом продромальная фаза наиболее часто сопровождается весеннее-летними засухами с очень низкими показателя ГТК, чем остальные фазы вспышки. Количество засух, наблюдаемых в разные фазы популяционного цикла в южной части ареала зауральской популяции значительно выше, чем в северной части ареала (табл. 3.1, рис. 5.1-5.8).

Наибольший интерес представляет изучение особенностей популяционной динамики непарного шелкопряда в условиях возрастающего антропогенного воздействия. Это возможное влияние антропогенных факторов на стабильность популяционных циклов, плотность популяции в фазе депрессии и амплитуду колебаний численности популяции в нарушенных лесных фитоценозах.

Как показали результаты абсолютные значения популяционной плотности непарного шелкопряда в период депрессии в значительно нарушенных древостоях заметно не возросли. Плотность популяции в этот период сопоставима с аналогичными показателями в предыдущие десятилетия. Так даже в ксероморфных условиях в березняках на 4 стадии антропогенной трансформации (пастбищной дигрессии) значения популяционной плотности снижаются в фазе депрессии до 5-10 яиц на 1 дерево. И лишь в отдельных ло-

кальных экотопах в сильно нарушенных древостоях в сухих лесорастительных условиях плотность популяции практически во все периоды фазы депрессии была выше, чем в малонарушенных древостоях с большей влагообеспеченность. Как правило это насаждения с низкой потенциальной энтоморезистентностью, в которых в период предыдущей вспышки наблюдалась сильная дефолиация крон. Несмотря на возрастание уровня антропогенного воздействия на лесные биогеоценозы Урала, цикличность вспышек непарного шелкопряда не изменилась.

В целом анализ всех основных факторов динамики численности непарного шелкопряда (абиотические, биотические (внутрипопуляционные; паразиты, хищники и болезни) и антропогенные) показал, что реализация вспышки возможна только при сочетании воздействия абиотических факторов (абиотический стресс (засуха), времени действия этого фактора и продолжительности воздействия (продолжение засухи в течение нескольких лет), характера засухи (в основном – весенняя засуха) с таким биотическим фактором как высокий биотический (вспышечный) потенциал популяции, который инициируется за счет способности этого фитофага к быстрой адаптации к резкому изменению условий среды и кормового субстрата. 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.

При этом, для реализации вспышки более важное значение имеет воздействие фактора абиотического стресса (засухи), перед подъемом численности (за 2-3 года), так как именно этот фактор инициирует возрастание (вспышечного) биотического потенциала, вследствие того, что биотический (вспышечный) потенциал не является постоянной величиной, а колеблется в широких пределах, в зависимости от фазы популяционного цикла. В фазе де-

прессии вспышечный потенциал очень низок. Именно по этой причине невозможно возникновение вспышек в фазе депрессии.

Климатические условия в период протекания собственно, вспышки также важны, но имеют меньшее значение, чем перед подъемом численности, вследствие инерционности вспышечного потенциала. Кроме того, как показали результаты анализа взаимосвязи климатических условий в разные фазы популяционного цикла зауральской популяции непарного шелкопряда, наиболее тесная взаимосвязь этих факторов имеет место перед вспышкой массового размножения, в период подъема численности популяции. В этот период взаимосвязь с засухами наиболее значительна.

Мы считаем, что это обусловлено тем, что именно фактор абиотического стресса (засухи) инициируют механизм быстрого роста биотического (вспышечного) потенциала. При этом, на данном этапе (этапе возрастания вспышечного потенциала) важное значение имеет и опосредованное воздействие изменения кормовых свойств субстрата после воздействия фактора абиотического стресса. 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) (рис. 5.1-5.8). При этом, и в северной части ареала непарного шелкопряда вспышке массового размножения всегда предшествует воздействие фактора абиотического стресса (засух).

Видимо, это единственная гипотеза, способная объяснить причину успешной полной дефолиации крон древостоев в эруптивной фазе вспышке без воздействия фактора абиотического стресса.

Кроме того, как уже указывалось выше, фактором, способствующим реализации вспышки в менее благоприятных климатических условиях, служит, также, инерционные свойства популяции с высоким вспышечным потенциалом, вследствие чего вспышка не затухает и в неблагоприятный климатический период, как видно из рис. 5.1-5.8 . Но этот механизм совершенно не в состоянии объяснить полное успешное прохождение эруптивной фазы вспышки в северной части ареала зауральской популяции на фоне нормального и даже повышенных гидротермических коэффициентов (рис. 5.7, 5.8).

Вместе с тем необходимо пояснить, что в южной части ареала зауральской популяции большинство вспышек массового размножения всегда реализуется на фоне воздействия фактора абиотического стресса на популяцию насекомых и древостои (рис. 5.1-5.8).

Вероятно, это служит главной причиной того, что площади очагов массового размножения непарного шелкопряда в березовых лесах Челябинской области многократно выше, чем очагов в лесах Свердловской обл, хотя облесенность Челябинской обл. значительно ниже (рис. 3.4).

По этой же причине проблемы управления численностью непарного шелкопряда, как научной проблемы, не существует, так как наиболее эффективно управление численностью популяции осуществляется комплексом климатических факторов в сочетании с биотическими (колебание вспышечного потенциала). По нашему мнению все остальные биотические факторы, такие как пораженность паразитами и хищниками и болезнями никакой заметной роли в реализации вспышки не принимают.

Особенности популяционной динамики непарного шелкопряда в условиях Зауралья

Особенности популяционной динамики непарного шелкопряда в лесах Зауралья исследовались с 50 г. годов 20 века фрагментарно (Распопов, 1961, 1970, 1977; Распопов, Рафес, 1978; Соколов, 1988, 1990). Позже мы изучали эту проблему более детально (Колтунов и др., 1992, 1998; Колтунов, 1993, 1996, 2000, 2001). Мы не видим никакой необходимости повторять уже ранее изложенные результаты. Более целесообразным мы считаем проанализировать факторы и механизмы популяционной динамики, что отчасти сделано в данной главе, но, в основном, изложено в главе 5. В данном разделе мы, в основном, остановимся на сравнительном аспекте популяционной динамики вспышек массового размножения рядом расположенных различных географических популяций непарного шелкопряда.

В лесах Зауралья зарегистрировано 5 последовательных вспышек массового размножения непарного шелкопряда в березовых лесах. В челябинской области первая вспышка массового размножения возникла в 1953-1958 г.г., затем в 1963-1969 г.г., 1973-1980 г.г., 1984- 1990 г.г., в 2003 г. возникли небольшие очаги в лесах, граничащих с Башкортостаном, где развивалась интенсивная вспышка массового размножения. На остальной территории Челябинской области вспышек не было (рис. 3.4)

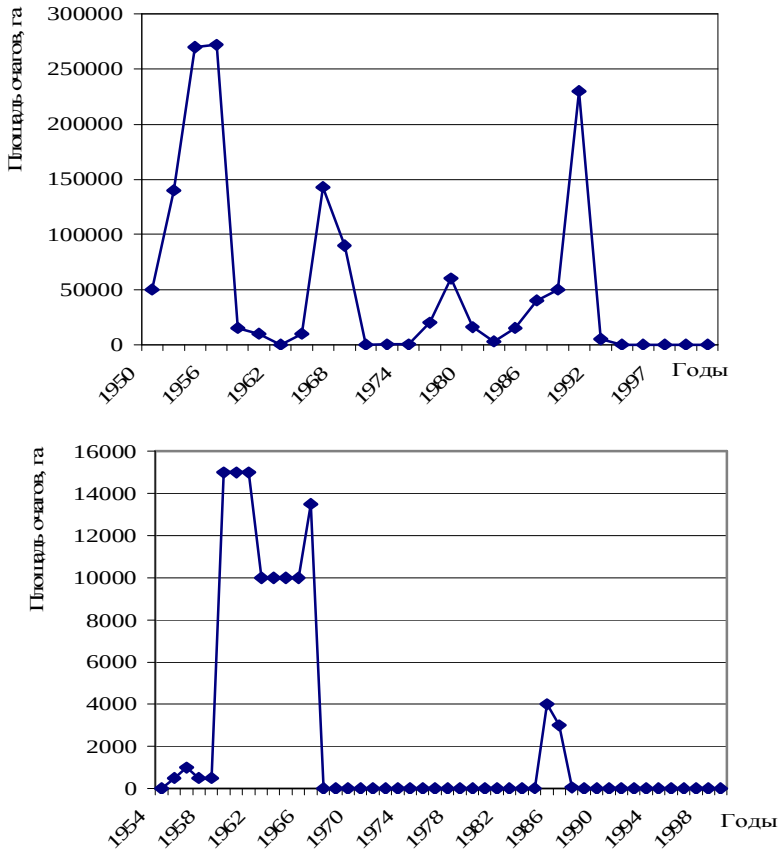

Рис. 3.4. Динамика вспышек массового размножения непарного шелкопряда в Челябинской (верхний) и Свердловской (нижний) областях

Самой крупной по площади и продолжительной была вспышка массового размножения в 1953- 1958 г.г. Это обусловлено синхронизацией вспышки с особенно интенсивными и продолжительными весенне-летними засухами (глава 5). Вследствие продолжительного воздействия фактора абиотического стресса на древостои наблюдался и частичный отпад березняков (

Колтунов, 1993,1996; Колтунов и др., 1992, 1998). Второй по интенсивности была вспышка массового размножения в 1984- 1992 г.г. Вспышка была также синхронизирована с засухами (Koltunov, Andreeva, 1999). Более подробно взаимосвязь вспышек массового размножения с засухами рассмотрена в главе 5. Периодичность возникновения очагов массового размножения непарного шелкопряда в лесах Челябинской области составила 9-11 лет (Колтунов и др., 1992,1998; Колтунов, 1993). Предпочитаемые породы: береза, осина.

В лесах Свердловской области первая вспышка массового размножения непарного шелкопряда сформировалась в 1954 г. и продолжалась до 1970 г.г. (рис. 3.4). Следующая вспышка возникла только в 1986 г и затухла в 1990 г. Популяция непарного шелкопряда обитает только в южной и юго-западной части области (Колтунов, 1993). Это обусловлено более благоприятными климатическими условиями в этой зоне. Периодичность составляет, в среднем, 20 лет. Обращает внимание, также то, что общие площади очагов несопоставимы с очагами в Челябинской области, так как многократно ниже.

В целом такая же асинхронность наблюдается и у группы зауральских очагов массового размножения непарного шелкопряда (рис. 3.5). Так, если в 1990 г. крупная вспышка массового размножения непарного шелкопряда в Челябинской обл. уже затухает, в лесах Тюменской области она только к этому периоду начинает развиваться (рис. 3.5). Такая же закономерность наблюдается и в лесах Курганской области, только здесь эруптивная фаза особенно хорошо выражена.

Для изучения факторов асинхронности нами проводилось изучение основных абиотических факторов в фазе депрессии, начала развития вспышки, в эруптивной фазе и фазе затухания на примере очагов массового размножения непарного шелкопряда в Челябинской области (глава 5). Было убедительно показано, что характер развития вспышки детерминируется типом и последовательностью сочетания абиотических факторов, которые заметно различаются не только в разных областях, но и в условиях соседних метеостанций одной области.

Важной особенностью развития вспышки массового размножения непарного шелкопряда в Курганской области было также то, что березовые леса периодически подвергаются стрессовому воздействию не только весенне-летних засух, но и суховеев с южного направления. Таким образом, имеет место сочетание двух факторов абиотического стресса, которое и инициирует особенно резкое возрастание площади очагов вследствие временной ослабленности древостоев. В условиях Тюменской области этот фактор выражен значительно слабее.

Рис. 3.5. Особенности популяционной динамики зауральской (▲), башкирской (■) и тюменской (♦) географических популяций непарного шелкопряда с 1990 по 2000 г.г.

Таким образом, локальная пространственная структура очагов детерминируется особенностями локального проявления климатических условий (весенне-летних засух и суховеев, уровнем их интенсивности, продолжительности), которые всегда отличаются даже в условиях двух рядом находящихся областей. Чем более интенсивные и продолжительные засухи, тем выше потенциал реализации вспышки и площади очагов и меньше различия в реализации вспышек в рядом расположенных регионах. Достаточно убедительным примером служит вспышка массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье в 50-е годы, когда наблюдались особенно интенсивные, стабильные и продолжительные засухи (Колтунов, 1993, 1996, Колтунов и др., 1998). Более подробно эта проблема обсуждается в данной монографии в главе 5.

Таким образом, популяционная динамика зауральской популяции как в условиях Среднего, так и Южного Зауралья имеет циклический характер, хотя периодичность вспышек значительно различается. Это обуслвлено климатическими условиями, так как из рис. 5.1-5.8 в главе 5 видно, что гидротермические коэффициенты Селянинова заметно отличаются даже при анализе этих параметров у соседних метеостанций в Челябинской обл., находящихся на довольно близком расстоянии.

Поэтому, очевидно, что характер, продолжительность и интенсивность засух, за редким исключением, даже в рядом расположенных регионах, заметно различаются. Несинхронностью наступления засух в разных регионах, вероятно, и обусловлено то, что в условиях Тюменской, Челябинской и Курганской областей вспышка массового размножения непарного шелкопряда была несинхронна.

Как показали результаты многолетних исследований, интенсивность и продолжительность весенне-летних засух и стабильность климатических условий в период вспышки тесно взаимосвязаны с уровнем реализации биотического (вспышечного) потенциала и площадью очагов.