

Федеральное государственное учреждение науки
Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук

На правах рукописи

Напалкова Виктория Валерьевна

ВЛИЯНИЕ АНОМАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ НА
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА
LYMANTRIA DISPAR (L.) В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ И ДИНАМИКУ ЕГО
ПЛОТНОСТИ В ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ
АРЕАЛА

06.03.02 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Василий Иванович Пономарев

Екатеринбург – 2018

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
Глава 1. Состояние вопроса.....	10
1.1. Биология, экология и распространенность непарного шелкопряда (<i>Lymantria dispar</i> L.).....	10
1.2. Факторы динамики численности.....	20
1.3. Типы вспышек и характер их протекания.....	21
1.4. Гипотезы причин вспышек массового размножения.....	28
Глава 2. Объекты и методы исследования.....	34
2.1. Объекты исследования.....	34
2.1.1. Характеристика популяций непарного шелкопряда и лесорастительных условий их обитания.....	34
2.1.2. Таксационная характеристика территорий полевых исследований.....	43
2.2. Методы исследования.....	45
2.2.1. Методика проведения исследования по выявлению влияния дефолиации непарным шелкопрядом на санитарное состояние насаждение.....	45
2.2.2. Учет кладок яиц непарного шелкопряда.....	47
2.2.3. Организация мониторинга вредителей леса с использованием феромонов.....	48
2.2.4. Методика лабораторного исследования по влиянию температурного стресса на морфофизиологические показатели гусениц непарного шелкопряда <i>Lymantria dispar</i> (L.) из популяций разного географического происхождения в широтном градиенте.....	50
2.2.5. Методика лабораторного исследования по изучению зависимости морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда <i>Lymantria dispar</i> (L.) от температурных условий в период эмбрионального развития.....	51

2.2.6. Методика исследования по вычислению различия сумм эффективных температур необходимых для развития непарного шелкопряда <i>Lymantria dispar</i> (L.) в зависимости от широтного происхождения популяции.....	54
2.2.7. Методика исследования по выявлению возможного влияния летне-осенних сумм эффективных температур на динамику плотности популяции непарного шелкопряда <i>Lymantria dispar</i> (L.) на северной границе ареала.....	55
Глава 3. Результаты исследования.....	57
3.1 Влияние дефолиации насаждений во время вспышки массового размножения непарного шелкопряда на их санитарное состояние на северной границе ареала.....	57
3.2 Реакция гусениц непарного шелкопряда (<i>Lymantria dispar</i> L.) на температурный стресс в зависимости от широтного градиента ареала популяции.....	60
3.3 Различие СЭТ, необходимой для развития непарного шелкопряда <i>Lymantria dispar</i> (L.) в зависимости от широтного происхождения популяции.....	64
3.4 Влияние температурных условий в период эмбрионального развития на морфофизиологические показатели постэмбриональных стадий непарного шелкопряда <i>Lymantria dispar</i> (L.)	70
3.5 Возможное влияние летне-осенних сумм эффективных температур на динамику плотности популяции непарного шелкопряда <i>Lymantria dispar</i> (L.) на северной границе ареала.....	83
Заключение.....	93
Список литературы.....	95
Приложение.....	110

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследований. Непарный шелкопряд является одним из наиболее хозяйственно значимых вредителей лесных насаждений, дающим грандиозные вспышки массового размножения (Воронцов, 1982).

Непарный шелкопряд занимает ареал от 20 до 60° северной широты (Giese, Schneider, 1979). Возможность получения суммы эффективных температур (СЭТ), которая необходима для формирования эмбриона, представляет собой один из основных факторов, предопределяющих северную границу ареала данного вида. СЭТ, необходимая для формирования эмбриона и развития постэмбриональных стадий, является также одним из основных предикторов в прогнозных моделях изменения ареала этого вида при глобальном изменении климата и инвазиях на другие континенты (Matsuki, 2001; Vanhanen, 2007; Ясюкевич и др., 2013).

В более южных районах ареала, где период лета непарного шелкопряда приходится на июнь и июль (Мешкова, 2009), летне-осенняя СЭТ может быть существенно выше минимальной, необходимой для формирования эмбриона. Ранее было установлено, что СЭТ, которую получает эмбрион в летне-осенний период до наступления холодов, влияет на длительность диапаузы, длительность весеннего доразвития эмбриона и дружность выхода гусениц из яиц (Пономарев, 2012). Величина летне-осенней СЭТ может существенно варьировать в различные годы, в зависимости от скорости развития гусениц и соответственно сроков лета имаго и откладки яиц – в данном случае различия по срокам лета могут составлять 25–30 дней (Пономарев, 2013); а также – температурных условий летне-осеннего периода. Информация по влиянию данного фактора на показатели развития постэмбриональных стадий *Lymantria dispar* (L.) отсутствуют как в отечественной, так и в зарубежной литературе.

На северной границе ареала, в прохладный летний сезон, активный лет имаго можно наблюдать очень поздно (Пономарев, 2013). В отдельные годы лет проходит с середины и даже до конца августа. Такой поздний лет связан с риском недобора эмбрионами СЭТ, необходимой для формирования эмбриона и впадения

его в диапаузу, что в свою очередь, может привести при периодически повторяющихся прохладных летних сезонах к сокращению ареала непарного шелкопряда на его северных границах.

Уточнение адаптационных механизмов выживания этого вида на северных границах ареала позволит значительно увеличить точность прогноза вспышек массового размножения и изменение ареала вида при глобальном изменении климата.

Актуальность темы обусловлена как фундаментальным значением, т.е. необходимостью выявления закономерностей влияния аномальных температурных условий на адаптационные характеристики насекомых в зависимости от широтного градиента, так и практической значимостью, в области увеличения точности прогноза вспышек массового размножения и изменения ареала вида.

Степень разработанности темы исследований. В исследованиях, посвященных влиянию модифицирующих факторов на популяционные характеристики непарного шелкопряда, в основном проводили изучение гидротермических и трофических условий (Бенкевич, 1984; Mattson, Haak, 1987; Feeny, 1970; Лямцев, Дмитриева, 1998; van Asch, Visser, 2007). Исследования по влиянию температурных условий, в частности, на раннеэмбриональную стадию сводились в основном к вычислению СЭТ, необходимой для созревания и успешной зимовки эмбриона непарного шелкопряда. В тоже время влияние дополнительных СЭТ на развитие последующих стадий онтогенеза этого вида в мировой литературе не отмечено.

Влияние аномальных температурных условий рассматривали в основном, с точки зрения набора сумм температур необходимых для развития, а работы, посвященные влиянию экстремальных температур на морфофизиологические показатели непарного шелкопряда единичны (Конигов, 1978; Limbu et al, 2017).

Влияние аномальных температурных условий на северной границе ареала популяции этого вида на динамику численности практически не изучали.

Диссертация является законченным научным исследованием.

Цель и задачи исследований. Целью исследований являлось изучение влияния дефолиации в период вспышки массового размножения непарного шелкопряда на санитарное состояние насаждений на северной границе его ареала, а также реакции как популяций разного происхождения в широтном плане, так и одной популяции, в зависимости от фазы динамики численности, на аномальные температурные условия.

В соответствии с целью исследования были поставлены следующие **задачи**:

- оценить влияние дефолиации насаждений непарным шелкопрядом на северной границе его ареала на санитарное состояние насаждений;

- оценить влияние температурного стресса на показатели развития гусениц непарного шелкопряда;

- на основании феромонного мониторинга провести анализ суммы эффективных температур (СЭТ), необходимой для развития непарного шелкопряда в зависимости от широтного происхождения популяции;

- изучить влияние дополнительных летне-осенних СЭТ, полученных в период эмбрионального развития непарного шелкопряда на морфологические показатели постэмбриональных стадий;

- провести анализ гидротермических условий на северной границе ареала непарного шелкопряда и их возможное влияние на динамику плотности популяции.

Научная новизна результатов исследований. В лабораторных условиях впервые установлено влияние летне-осенней СЭТ, получаемой на стадии развития эмбриона, на длительность развития гусениц непарного шелкопряда. Выявлено более значительное влияние минимальной летне-осенней СЭТ, необходимой для формирования эмбрионов, на длительность развития гусениц из популяции северного происхождения (зауральской), в отличие от гусениц из южной популяции (нижневолжская).

Установлены различия в СЭТ, необходимой для развития до имагинальной стадии непарного шелкопряда в популяциях разного широтного происхождения.

Теоретическая и практическая значимость работы. Теоретическая значимость заключается в получении новых сведений об адаптационных характеристиках и возможных модифицирующих факторах, влияющих на динамику численности непарного шелкопряда на северной границе ареала. Полученные данные могут быть использованы в практике лесопатологического мониторинга. В частности, данные о влиянии летне-осенней СЭТ на длительность развития гусениц непарного шелкопряда позволят делать более точные прогнозы динамики вспышек массового размножения. Кроме того, полученные результаты помогают внести коррективы в прогнозные модели по изменению ареала этого вида при изменении климата.

Методология и методы исследования. В ходе работы проводили полевые и лабораторные исследования.

Во время полевых исследований использовали следующие методики: мониторинг плотности на основании осеннего учета кладок; мониторинг отрождения кладок для учета успешности перезимовки; феромонный мониторинг (Болезни и вредители..., 2004).

В лабораторных условиях проводили:

- исследования по влиянию температурного стресса на морфофизиологические показатели гусениц непарного шелкопряда из популяций разного географического происхождения в широтном градиенте;
- исследования по изучению зависимости морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда от температурных условий в период эмбрионального развития.

Положения, выносимые на защиту:

- дефолиация насаждений на северной границе ареала непарного шелкопряда во время вспышки массового размножения приводит к значительному ухудшению их санитарного состояния;
- СЭТ, полученные на раннеэмбриональной стадии, влияют на показатели развития постэмбриональных стадий;

- в популяциях разного широтного происхождения СЭТ развития значительно различаются;

- температурные условия вегетационного сезона ниже нормы на северной границе ареала могут провоцировать увеличение плотности непарного шелкопряда.

Степень достоверности и апробация результатов. Обоснованность и достоверность материалов исследований подтверждается значительным по объёму экспериментальным материалом, применением научно-обоснованных методик, использованием современных методов обработки, анализа и оценки достоверности полученных данных.

Основные положения и результаты исследований докладывались и обсуждались на Всерос. науч. – практ. конф. молодых ученых «Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач» (Екатеринбург, 2014), VIII Чтениях памяти О.А. Катаева «Вредители и болезни древесных растений России» (Санкт - Петербург, 2014), Всерос. конф. с междунар. участием «Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике» (Москва, 2016), IX Чтениях памяти О.А. Катаева «Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах» (Санкт - Петербург, 2016), XV Съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 2017).

По теме диссертации опубликовано 12 печатных работ, в том числе 3 статьи в периодических журналах, которые входят в список ВАК РФ, одна из них - в базу Web of Science.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 3 глав, заключения, списка литературы из 139 наименований, в том числе 50 иностранных. Работа изложена на 122 страницах, содержит 29 таблиц, 5 рисунков, 2 приложения.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю д-ру биол. наук В.И. Пономареву. Сотрудникам лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Ботанического

сада УрО РАН: младшему научному сотруднику Г.И. Клобукову, инженеру Т.М. Стрельской – за помощь в проведении полевых и лабораторных работ.

Работа выполнена при частичной поддержке Комплексной программы Уральского отделения РАН на 2015-2017 гг. № 15-12-4-19.

Глава 1. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

1.1. Биология, экология и распространённость непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.))

Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* (L.)) относится к семейству Erebidae (Lafontaine, 2006), подсемейству Lymantriinae, роду Lymantria (ранее волнянки рассматривались в статусе отдельного семейства Lymantriidae) (Zahiri et al., 2012). Семейство Erebidae насчитывает около 25000 видов в составе 1760 родов, распространенных повсеместно за исключением Антарктики (Nieukerken et al., 2011). Наибольшее видовое разнообразие в тропических лесах Азии и Африки (Carpinera, 2008). Питание большинства представителей этого семейства на имагинальной стадии не происходит, вследствие чего хоботок рудиментарен либо отсутствует. На личиночной стадии питаются листьями главным образом древесных растений, почти все полифаги (Gninenko, 1986).

В ареал данного вредителя входит практически вся Евразия, частично Северная Америка и север Африки. В РФ непарный шелкопряд также широко распространён. Согласно исследованиям А.И. Воронцова (1977) распространение данного вредителя с юга проходит по государственной границе СССРа, ареал дуба определяет границу непарника на севере европейской части и достигает 58° с.ш. Северная граница вредителя на азиатской территории СССР простирается до Томска и Красноярска от Тюмени, затем идет вдоль северного побережья озера Байкал (Giese, Schneider, 1979), затем в Восточной Сибири до Улан-Уде, обходит Читу, уходя в сторону Дальнего Востока, где совпадает с ареалом клёна. Присутствие непарного шелкопряда в пустынных и полупустынных районах Средней Азии обнаружено не было (Келус, 1939). Согласно более поздней информации (Giese, Schneider, 1979), непарного шелкопряда можно встретить в Средиземноморье, Израиле, Иране, Афганистане, Ливане, Монголии, Турции, Пакистане, Ираке. Обширное распространение данного вредителя обусловлено лёгкостью, с которой вредитель может приспосабливаться к различным

природным условиям, высокая биологическая пластичность, значимый уровень плодовитости, способность высокоскоростного распространения гусениц первого возраста и «ряд других экологофизиологических особенностей» (Киреева, 1983).

Непарный шелкопряд – выраженный хвое-листогрызущий полифаг. Ученые ссылаются на различное количество растений, подверженных объеданию указанным вредителем: 150 видов (Кожанчиков, 1950), 275 (Келус, 1939), 300 видов (Воронцов, 1968) и даже 600 видов, входящих в 115 родов, отнесенных в 98 семейств (Бенкевич, 1984). Данному вредителю, как виду в целом, свойственна обширная полифагия, при этом в разных географических зонах своего широкого ареала насекомое употребляет в корм ограниченное число местных древесных и кустарниковых растений. Так, в Европе основными кормовыми породами непарного шелкопряда являются дуб (*Quercus*), боярышник (*Crataegus*), ива (*Salix*) (Grijpma, 1989; Wulf 1993; Hoch et al., 2001 цит. по Orozumbekov et al., 2009). В Восточной Азии: пихта (*Abies*), клен (*Acer*), ольха (*Alnus*), береза (*Betula*), граб (*Carpinus*), каштан (*Castanea*), кастанопсис (*Castanopsis*), каркас (*Celtis*), вишня (*Cerasus*), айва (*Cydonia*), хурма (*Diospyros*), мушмула японская (*Eriobotrya*), бук (*Fagus*), ясень (*Fraxinus*), гамамелис (*Hamamelis*), орех (*Juglans*), лиственница (*Larix*), леспедеца (*Lespedeza*), ликвидамбар (*Liquidambar*), яблоня (*Malus*), шелковица (*Morus*), тополь (*Populus*), слива (*Prunus*), дуб (*Quercus*), роза (*Rosa*), рубус (*Rubus*), ива (*Salix*), липа (*Tilia*), вяз (*Ulmus*), глициния (*Wisteria*), дзельква (*Zelkova*) (Kim et al., 1982; Schaefer et al., 1984; Schaefer et al., 1988; Lee et al., 2002; Schaefer et al., 2004 цит. по Orozumbekov et al., 2009). В Северной Америке: лиственница (*Larix*), ликвидамбар (*Liquidambar*), камнеплодник (*Lithocarpus*), тополь (*Populus*), дуб (*Quercus*), ива (*Salix*), липа (*Tilia*) (Barbosa and Greenblatt, 1979; Lechowicz and Jobin, 1983; Liebhold et al., 1995 цит. по Orozumbekov et al., 2009). В Восточной Сибири: лиственница (*Larix*), сосна (*Pinus*) (Kozhanchikov, 1950; Gninenko and Orlinsky, 2003 цит. по Orozumbekov et al., 2009). В Западной Сибири: береза (*Betula*), тополь (*Populus*) (Kozhanchikov, 1950; Gninenko and Orlinsky, 2003 цит. по Orozumbekov et al., 2009). В Центральной Азии: пихта (*Abies*), миндаль (*Amygdalus*), клен (*Acer*), барбарис (*Berberis*), абрикос (*Prunus*),

боярышник (*Crataegus*), береза, лиственница, орех (*Juglans*), сосна, яблоня, тополь, фисташка (*Pistacia*), дуб, черемуха (*Padus*), рубус (*Rubus*), роза, спирея (*Spiraea*), ива, вяз (*Ulmus*) (Tuzkov et al., 1950; Gershun, 1951; Semenov, 1951; Kostin, 1958; Grechkin, 1958; Kuznetsov, 1960; Degtyareva, 1964; Abdullaev, 1966; Makhnovsky, 1966; Hamdam-Zade, 1972; Romanenko, 1984; Gninenko, 1986; Ashimov, 1989; Toktoraliev, 1993; Orozumbekov, 2001; Ponomarev et al., 2002; Orozumbekov, 2003; Sultanov et al., 2005 цит. по Orozumbekov et. al., 2009).

Половой диморфизм значительно выражен на стадии имаго. Окраска крыльев самцов отличается интенсивностью. Диапазон окраски различен: черный, темно-коричневый, серый. Передняя пара крыльев темнее задней с менее выраженным черным рисунком по краю крыла. Брюшко коническое, густо покрытое волосками. Форма усиков гребенчато-перистая. Для самок непарного шелкопряда характерен более крупный размер и белая, желтовато-белая и коричневатая-белая окраска крыльев. На передних крыльях имеется узор из четырех поперечных зигзагообразных полос с разной степенью толщины и прерывистости. Основание крыльев покрыто желтыми волосками. Брюшко толстое, покрытое густым ворсом серовато-желтых волосков, которые вблизи яйцеклада приобретают буроватую окраску. Антенны чёрные слегка гребенчатые. Средний размах крыльев у самок 60-90 мм, а у самцов 40-50 мм; сильное варьирование размеров свойственно каждому полу (Кожанчиков, 1950; Воронцов, 1967).

Самка откладывает яйца крупными кучками и покрывает их желтым пухом, образуемым на брюшке самки. Плотный ворс, покрывающий кладку, обеспечивает термо- и гидрозащитные свойства. Форма кладок варьируется от округлой до продолговатой выпуклой (Кожанчиков, 1950; Воронцов, 1967).

Условия во время питания гусениц значительно влияют на плодовитость самки, таким образом количество яиц в кладке может варьировать от 100 до 600 (Кожанчиков, 1950; Гречкин, Воронцов, 1962; Знаменский, Лямцев, 1980; Воронцов, 1982; Пономарев и др., 2012).

Места откладки яиц в разных популяциях различаются. В основном, расположение яиц на комле деверева или на высоте около 50 см от уровня почвы свойственно популяциям Урала, Сибири, Восточной Европы; расположение кладок на деревьях до высоты в несколько метров характерно для Центральной и Западной Европы, и Северной Америки. Авторы выделяют ряд гипотез связанных с причинами разных мест откладки яиц (Кондаков, 1963; Воронцов, 1963). Как правило, место расположения яйцекладок связывают с способностью яиц из различных популяций переживать зимовку, например, в районах с более мягким зимним периодом откладка яиц самками непарного шелкопряда происходит по площади всего ствола (Ильинский, 1965). По мнению А.И. Воронцова (1963), географическая особенность популяции и фаза вспышки оказывают влияние на характер откладки яиц.

Уровень осадков в период жизнедеятельности имаго оказывает влияние на высоту откладки яиц: при низком уровне осадков откладка яиц производится самками у самого основания ствола, тогда как на фоне большого количества осадков кладки распределяются выше по стволу. В местностях, где зимы не так суровы (Калининградская область, Молдавия, Крымская область, Кавказ) яйца откладываются не только у снования ствола, но и выше по стволу и даже на ветвях. В лесах, произрастающих в условиях муссонного климата (Дальний Восток) часто кладки можно обнаружить на нижней стороне листьев в кронах деревьев основного яруса до высоты не более 10 м, на подлеске и подросте (Кожанчиков, 1950). Согласно Ю.И. Гниненко, возможно условия влажного муссонного климата Дальнего Востока оказывают влияние на характер размещения яйцекладок на листе, в следствии того, что в конце лета и осенью кладки в комлевой части ствола могут оказаться в неблагоприятных условиях повышенной влажности, в то время как в кроне условия сухие и теплые. В осенний период яйцекладки опадают на листьях и переживают зимние время внутри подстилки, где находят защиту от низких зимних температур в самой подстилке и снеге. Выживаемость при зимовке в подстилке высокая (80–90 %), одновременно яйцекладки, которые отложены на заборы и столбы часто не

переживают зимний период (70–100 %) (Юрченко, Турова, 1988 цит. по Гниненко, 2003а). В горных лесах значительная часть яиц откладывается на камни, в трещинах и расселинах скал, на листья с нижней их стороны, под изогнутые основания стволов со стороны, обращенной вниз по склону. В годы массовых размножений яйцекладки могут располагаться на домах, постройках, заборах, столбах и прочих сооружениях (Ильинский, 1965).

Места откладок отличаются разнообразием, на это влияет состояние популяции, а также абиотические условия (Кожанчиков, 1950; Падий, 1979). Важными параметрами при выборе места откладки являются температура и влажность. Согласно данным В.И. Бенкевич (1984), самки откладывают яйца в сухих местах. По данным, приведенным И.В. Кожанчиковым (1950) в условиях повышенной влажности (выше 70 %) и температуре 20 °С можно наблюдать значительное повышение гибели эмбрионов. Подобное явление автор также наблюдал, в условиях низкой влажности и температуре выше 20 °С и ниже 17 °С.

Согласно данным К.С. Ашимова (1989, 2005), в популяции Южного Кыргызстана в нижнем поясе кладки расположены в основном на северо-западной стороне стволов деревьев и поднимаются по стволу не выше 1 м. В среднем поясе в поймах рек яйцекладки располагаются на стволе независимо от экспозиции, по мере удаления от поймы – в основном на северо-западной или западной частях ствола, поднимаясь на высоту до 4 м. В верхнем поясе яйцекладки располагаются по всему стволу. В тоже время по данным В.И. Пономарева на молодых фисташниках (I-II класс возраста) при низко расположенных ветвях кладки располагались у комля, при высоко расположенной кроне (III-VI класс возраста) – у основания нижних ветвей. (Пономарев В.И., Орозумбеков А.А. и др., 2008).

Яйца непарного шелкопряда шаровидной формы, уплощенные с полюсов диаметром 0,8-1,3 мм, поверхность гладкая, оболочка полупрозрачная. Вес яйца варьируется от 0,4 до 1,2 мг. По мере созревания до фатной личинки (эмбриона) цвет яйца меняется от розово-желтого к желто-коричневому и далее темно-бурому (Бенкевич, 1984).

Непарный шелкопряд – вид моновольтинный. Зимует непарный шелкопряд в стадии эмбриона, сформировавшегося внутри яичевой оболочки. Весной происходит «весеннее развитие яиц», которое, по мнению В.И. Бенкевич (Бенкевич, 1984), наступает, начиная с момента действия положительных температур, превышающих 5 °С. В свою очередь, А.И. Ильинский (Ильинский, 1965) указывает, что весеннее доразвитие яиц наступает при температуре выше 6 °С.

Вылупившиеся гусеницы имеет способность мигрировать на большие расстояния посредством ветра. Данному явлению способствует небольшой вес свежес вылупившихся гусениц, а также аэрофоры – длинные тонкие и короткие щетинкообразные волоски, которые покрывают тело непарника. Личинки первых возрастов имеют способность мигрировать при помощи ветра, которая оказывает значительное влияние на пространственную динамику очагов. Возможность расселения с помощью ветра дает возможность гусеницам отыскивать корм в тех случаях, «когда самки откладывают яйцекладки на скалах, постройках и заборах – там, где нет корма для личинок первого возраста» (Ильинский, 1965; Кожанчиков, 1950, 1959; Ашимов, 1989).

В экспериментах, проведенных американскими исследователями по уточнению расстояния разлета гусениц непарного шелкопряда, 21 ловушка были размещены в трех концентрических кругах на расстоянии 60, 120 и 180 метров от источника, представляющего собой круг диаметром 20 метров. В течение 13 дней эксперимента улов 5541 гусеницы распределился следующим образом: 20 м— 94,7 %; 60 м—2,6 %; 120 м—1,9 %; 180 м—0,8 % (Mason, 1981).

Классически считается (Кожанчиков, 1950; Ильинский, Тропин, 1965), что летне-осеннее развитие яиц непарного шелкопряда требует около 300 градусо-дней сумм эффективных температур (СЭТ), при пороге с 7 °С. СЭТ и пороги развития могут быть крайне различными в разных популяциях и также в пределах одной популяции. Анализ литературы, посвященный этому вопросу, проведенный В.Л. Мешковой (2009) показал, что СЭТ, необходимая для осеннего развития эмбрионов, по данным различных авторов составляет от 260 до 500 градусо-дней.

При этом отмечают значительную (более 17 % от среднего значения) вариабельность в пределах одной популяции.

Отрождение личинок происходит неравномерно и имеет возможность продолжаться неделями. На неравномерность отрождения гусениц оказывает влияние своеобразием рельефа местности, близость и удаленность водоёмов, расположение яйцекладок на дереве и в трещинах скал в зависимости от сторон горизонта и другие факторы, например, степень прогрева кладок и, соответственно, получение СЭТ, необходимой для весеннего доразвития (Кожанчиков, 1950).

Только отродившиеся гусеницы сидят вместе и не питаются несколько часов или дней, формируя «зеркала». Период жизни гусеницы «в зеркалах» характеризуется «пигментацией и склеротизацией покровов и перевариванием желтка, остающегося ещё в кишечнике гусеницы». После этого гусеницы начинают подъем к облиственной части дерева, для средневозрастных и спелых насаждений характерно сначала заселение нижних ветвей, затем постепенное перемещение вверх. Взрослые гусеницы значительно отличаются по цвету от желтого до черного (Кожанчиков, 1950).

Сразу после прохождения диапаузы и начала зимовки, согласно данным В.И. Бенкевича (1984), между особями отмечается большая вариабельность СЭТ, необходимых для отрождения, при этом данная сумма может быть достаточно значительной, однако, по мере прохождения зимовки снижается общая СЭТ и ее вариабельность, что приводит к увеличению синхронности отрождения.

Питание гусениц весенне-летнее. На развитие гусениц, из которых вырастают самки, необходима сумма среднесуточных температур равная 740 °С, на развитие гусениц, которые дают самцов, – около 650 °С, порогом питания и развития являются среднесуточные температуры выше 6 °С (Ильинский, 1965). В оптимальных условиях гусеницы развиваются за 34–40 дней, в менее благоприятных условиях – 50–80 дней. Температурный оптимум 22–25 °С. При выходе температуры за пределы оптимума наблюдается ухудшение питания и снижается активность гусениц. По достижении нижнего температурного порога в

5–10 °C, либо верхнего – 30–32 °C их развитие прекращается (Кожанчиков, 1950; Воронцов, 1982; Limbu et al., 2017).

Согласно данным эксперимента S. Limbu et al. (2017) по оценке влияния различных температур на длительность развития, выживаемость и плодовитость восьми популяций азиатской расы непарного шелкопряда наблюдалось значительное влияние температуры и происхождения популяции на эти характеристики жизненного цикла. Гусеницы испытывали серьезные проблемы с линькой во время развития при самой высокой и самой низкой температурах (10 °C и 30 °C). При 30 °C, состояние самок было заметно подорвано, что подтверждается снижением плодовитости и фертильностью.

Исследование, проведенное L.M. Thompson et al. (2017) с целью определения чувствительности к высокой температуре непарного шелкопряда из разных широт североамериканского ареала, привело к следующим результатам: выращивание гусениц при температуре выше оптимальной приводит к повышенной смертности гусениц из северных популяций (Quebec, Canada; New York, U.S.A.; North Carolina, U.S.A.) по сравнению с популяциями из южного ареала (the Appalachian mountains of West Virginia, U.S.A.; the coastal plain of Virginia, U.S.A.). Сублетальные эффекты влияния высокой температуры на характеристики, связанные с состоянием, такие, как снижение массы куколок, наблюдались в популяциях Северной и Западной Вирджинии. В целом результаты показывают, что популяции, близкие по расположению к южной границе ареала, менее чувствительны к высоким температурам, чем более северные популяции.

При развитии в самцов, гусеницы, как правило, имеют пять возрастов и, соответственно, четыре линьки, при развитии в самок – шесть возрастов и пять линек (Кожанчиков, 1950, Воронцов, 1982).

Однако при отборе на высокую скорость развития возможно снижение количества возрастов. Отбор, проводившийся в лабораторной культуре NJSS – FS (Keena, O'Dell, 1994), с целью поддержания здоровой колонии, представляет собой следующую процедуру: после окукливания (у самцов на 35 день после отрождения, у самок на 4—5 дней позже) начинался сбор куколок каждые 2—3

дня, начиная приблизительно с 39 дня на протяжении двух недель; из каждого отбора куколок было отобрано по 5—10 % "лучших" (самые большие и самые жизнеспособные) самцы и самки (ODell et al. 1984). В результате, в лабораторной культуре NJSS – FS, F33 (NJSS -New Jersey Standard Strain) стали преобладать гусеницы, развивающиеся в самок за 5 возрастов, в то время как в «диких» популяциях эти гусеницы по-прежнему проходили 6 возрастов. NJSS – FS культура также характеризовалась появлением дополнительных возрастов в незначительном количестве и гусениц, развивающихся в самцов за 4 возраста (Keena, O'Dell, 1994).

Согласно данным М.А. Кеена, Т.М. О'Делл (1994) лабораторные (NJSS – FS, F33 - New Jersey Standard Strain) и «дикие» (СТ – Wilton, Connecticut) популяции значительно различаются и по синхронности отрождения. При проведении эксперимента кладки – FS начинали отрождение на 4й день и отрождались за 5 дней, в то время как СТ начинали - на 5й день и отрождались за 10 дней. Пик отрождения лабораторных культур приходился на 6й день - около 50 %, «диких» - на 8й день около 30 %. Профиль отрождения лабораторных культур характеризуется большей синхронностью и менее изменчив (Keena, O'Dell, 1994).

В среднем гусеница поедает в 8–10 раз больше листьев, чем весит развитая из нее куколка. К примеру, вес куколки может колебаться от 0,07 до 3,5 г, соответственно вес съеданной гусеницей листовой массы может изменяться от 0,6 до 35 г, причем масса съеданной листовой массы с возрастом резко увеличивается. Наносимый гусеницами вред в мае мало заметен и компенсируется приростом листьев, в июне же он быстро возрастает, в том числе, за счет того, что в двух последних возрастах гусеницы едят особенно не экономно и остатки листьев падают на землю. В насаждениях, перенаселенных гусеницами, все листья могут быть объедены уже во второй половине мая (Ильинский, 1965).

Следующая стадия развития насекомых – куколка. Куколка темно-коричневая, матовая, продолговатая, нижняя часть сегментов конусообразно сужается к концу. Куколки прикреплены паутиной и могут быть помещены в различных местах: щели коры, нижние ветви, недоеденные листья, которые

стянуты паутиной. Куколкам, дающим самок, необходима сумма среднесуточных температур равна 140 °С, а дающим самцов, – около 170 °С при пороге развития 9 °С. Начало лета бабочек обычно происходит через 10-15 дней. Бабочки начинают лет через несколько дней после самцов (Воронцов, 1958; Кожанчиков, 1950; Ильинский, 1965).

Сроки лета бабочек могут существенно различаться в зависимости от широты и высоты над уровнем моря. По данным В.М. Березиной и др. (1951) бабочки летают летом продолжительный период – 1 месяц – 1,5 месяца. В южных районах (Крым, Харьковская и Воронежская области) лет начинается со второй половины июня, а в северной зоне (Московская, Тульская области) – в июле. (Березина, 1951).

Сроки лета бабочек заметно различаются в зависимости от вертикальной поясности. В частности, в горных насаждениях Южного Кыргызстана, где отмечены вспышки массового размножения непарного шелкопряда от 800 до 1900 м над у.м., выделяют три высотных пояса: пояс грецкого ореха – верхняя зона (1600-2000 м над ур.м); пояс смешанных насаждений – средняя зона (1200-1600 м над ур.м); пояс фисташкового редколесья – нижняя зона (800-1200 м над ур.м) (Алисов, Лупинович, 1949; Ашимов, 1989. Мониторинг, проведенный в этих лесах, в 2001, 2002, 2004 и 2005 гг. (Пономарев, Орозумбеков и др., 2008) показал определенную закономерность в пиках лета самцов в зависимости от высотного градиента. Результаты мониторинга показали, что в нижней зоне сроки лета самцов начинаются раньше на 12-18 дней, чем в средней и на 15-22 дня, чем в верхней зоне орехового пояса. Касательно насаждений, которые расположены ниже орехоплодового пояса, сроки лета самцов начинаются позже, чем в нижней зоне орехоплодового пояса. Пик лета у них занимает промежуточное положение между пиками в нижней и средней зонах орехового пояса.

Кроме того, в орехоплодовом поясе в горных условиях часто можно отметить два пика лета. В то же время, в более выровненных условиях всегда наблюдается только один пик лета. При этом период активного лета наименее растянут в те годы и в тех зонах, где отмечается только один пик лета. По-

видимому, смещение пиков лета может быть связано с миграцией самцов. (Пономарев В.И., Орозумбеков А.А. и др., 2008).

В пределах одной популяции срок лета также может меняться в зависимости от колебания гидротермических факторов (Лямцев, 2013).

Некоторые авторы, учитывая исследования экологических, морфологических, поведенческих и генетических особенностей, выделяют 3 расы непарного шелкопряда: европейскую, азиатскую, японскую. По мнению ученых, азиатская раса представляет большую угрозу, чем европейская, в связи с широким разнообразием кормовых пород и способностью к активному и продолжительному лету самок (Scharfer, Wallner, 1992).

Согласно проведенным исследованиям и анализу данных, Ю.И. Гниненко имеет основания для утверждения, что на обширных пространствах Северной и Центральной Азии обитают четыре формы непарного шелкопряда, которые составляют азиатскую расу непарника: западносибирская, среднеазиатская, восточносибирская, и дальневосточная. Данные формы имеют ряд существенных отличий экологических признаков, которые позволяют популяциям успешно выживать в особых и довольно суровых климатических условиях этой территории ареала (Гниненко, 2003б).

1.2 Факторы динамики численности

Большинство авторов считают, что факторы, ответственные за регулярные изменения численности лесных насекомых, принято делить на две группы: «факторы, воздействующие на численность, независимо от ее уровня (модифицирующее воздействие), и факторы, оказывающие регулирующее воздействие на численность, т.е. автоматически поддерживающие ее на определенном среднем уровне. Для регулирующего воздействия необходима обратная связь: не только влияние фактора на популяцию, но и обратное воздействие уровня численности популяции на фактор. По мнению В.Б. Чернышева (1996), учитывая данную классификацию, погоду и вообще все

абиотические факторы следует относить к модифицирующим, в связи с тем, что численность популяции не может влиять на них. В тоже время, большинство биотических факторов, в принципе, могут быть регулируемыми. Например, очевидно, что численность хозяина всегда будет влиять на численность специализированного паразита» (Чернышев, 1996).

1.3 Типы вспышек и характер их протекания

Согласно определению, представленному в «Экологическом словаре» «вспышка массового размножения вредителей» сводится к следующему: резкое возрастание численности организмов того или иного вида, происходящее циклично, периодически или без видимых закономерностей. Ведет к нарушению баланса средообразующих компонентов или трофических связей в экосистеме». Применение, данного определения к лесному хозяйству не совсем корректно, в связи с тем, что оно механически переносит принципы теоретической экологии в практику защиты леса. Более уместное определение «вспышка массового размножения» привел Г.В. Стадницкий (1976). Перед этим автор предлагает увязывать те или иные термины с активными питающимися фазами хвое-листогрызущих насекомых – личиночными и уточняет такое определение как «критическая плотность - число особей данного вида, приходящегося на соответствующую единицу пищевого или стациального субстрата, при котором пищевые ресурсы полностью реализуются, что наносит хозяйству ощутимый ущерб». Исходя из понятия «плотность» определяет и термин «вспышка массового размножения», под которым понимается по мнению Г.В. Стадницкого (1976) «такое состояние популяций хвое- и листогрызущих насекомых, при котором плотность питающейся фазы достигает величины критической плотности».

Учитывая длительность периодов высокой и низкой плотности популяции, для фитофагов выделяют четыре основных типа вспышек - фиксированную, перманентную, реверсивную и собственно вспышку.

Фиксированная вспышка характеризуется неспособностью регулирующих факторов привести систему к стабильному состоянию. В сочетании с малыми колебаниями модифицирующих факторов система может находиться сколько угодно долго вблизи точек стабильного и метастабильного равновесия.

Если рассматривать данное явление с точки зрения экологического аспекта, то наличие двух устойчивых состояний неблагоприятно для биогеоценозов, поскольку в одной из точек стабилизации могут нарушаться условия устойчивости системы в целом.

Очевидно, что эволюция природных систем идет в направлении исключения подобных биогеоценозов, содержащих в себе существенный элемент неустойчивости.

Тип фиксированной вспышки можно наблюдать в нарушенных и измененных экосистемах (Исаев и др., 2001).

Перманентная вспышка характеризуется отсутствием фиксации численности хвое- и листогрызущих насекомых в стабильном и метастабильном состоянии.

По мнению ряда авторов (Исаев и др., 2001), стабилизация численности популяции не является обязательным условием для устойчивости экосистемы. Учеными не исключается возможность сохранения устойчивости лесного биоценоза при наличии больших амплитуд колебаний численности фитофагов (перманентных вспышек).

Относительно слабое влияние насекомых на лесные биогеоценозы является необходимым условием для реализации перманентной вспышки. Даже в период массового размножения насекомые не должны нарушать устойчивость лесных экосистем (Исаев и др., 2001).

Реверсивную вспышку связывают с отсутствием у системы способности к регуляции, данное свойство вызывает предельное разреживание популяции фитофагов без возможности фиксировать данное состояние.

В настоящее время изучение данного типа динамики численности находится на недостаточном уровне. Реверсивная вспышка характерна для

насекомых, которым в обычных условиях не свойственно высокое хозяйственное значение, играющих преимущественно роль регуляторов лесного биоценоза (Исаев и др., 2001).

Собственно вспышка является наиболее характерным типом массовых размножений лесных насекомых, характеризующихся нарушением устойчивости лесных экосистем. Основные градационные фазы данного типа вспышки: рост численности, максимум, разреживание, депрессия и восстановление численности.

Собственно вспышка сочетает в себе основные элементы других типов динамики численности: стабилизацию, «ускользание» от регулирующего действия естественных врагов, большие амплитуды изменения численности, возможность разрушения экосистемы.

При реализации собственно вспышки наблюдаются основные типы регуляции: модифицирующие факторы, инерционные и безынерционные регуляторные механизмы. О последовательности включения того или иного типа регуляции и его доминировании на каждой фазе происхождения вспышки можно судить через биологическую индикацию состояния популяции (Исаев и др., 2001).

В течение цикла вспышки массового размножения хвое- и листогрызущих насекомых различают 4 фазы: 1 – начальная; 2 – рост численности вредителя (продромальная); 3 – собственно вспышка (эруптивная); 4 – фаза кризиса (Ильинский, 1965).

В течение первой фазы численность вредителя увеличивается незначительно, в 2 – 4 раза при сравнении с численностью предшествующего вспышке поколения.

Продолжительность второй фазы составляет несколько (чаще всего два) поколений, возрастание численности вредителя происходит от поколения к поколению. Для обнаружения повреждений, которые наносит вредитель в этот период, необходим специальный осмотр. В течение этой фазы происходят формирование очагов размножения вредителя и увеличение площади этих очагов.

Переход в третью фазу характеризуется скачкообразным увеличением численности, вспышка реализуется, что проявляется в массовом объедании

вредителем кроны деревьев. Повреждения легко обнаруживаются хозяйственным персоналом. В перенаселенных объединенных насаждениях личинки в массе ползают в поисках пищи и гибнут от ее отсутствия, что ведет к их ослаблению, снижению плодовитости у особей, распространению заболеваний и гибели. Все эти факторы сдерживают последующий рост численности опасного вида, способствуя переходу в фазу кризиса.

Четвертая фаза – фаза кризиса выражается в уменьшении численности вредителя, понижении плодовитости и бесплодии. Наблюдается затухание вспышки, за счет снижения численности вредителя до минимума. Четвертая фаза вспышки обычно включает в себя также два поколения.

В межвспышечные годы численность вредителя держится на низком уровне, не имеющем хозяйственное значение, но непрерывно колеблющемся. Плодовитость в этот период близка к средней.

Согласно А.И. Ильинскому (1965), на общую продолжительность развития вспышки и отдельных ее фаз в одном и том же насаждении оказывает влияние вид вредителя и совокупность условий данного насаждения. В течение вспышки различают семь поколений. Так как большинство хвое- листогрызущих вредителей имеют годовую генерацию, вспышка у них продолжается 7 лет, из которых на первую фазу приходится одно поколение, или год, а на три последующие фазы – по два поколения, или два года на каждую.

Очаги вспышки в I фазе ее развития являются возникающими, во II фазе – нарастающими, в III фазе – действующими, в IV фазе – затухающими.

По мнению Г.В. Стадницкого (1976) определение «очаг» следует соотносить с известным в лесозащите «коэффициентом размножения», т.е. отношением абсолютной заселенности насаждения насекомыми (плотности питающейся фазы) в текущем и предыдущих годах. «Таким образом, под термином «очаг» (в общем понимании) следует подразумевать такой объект, в пределах которого коэффициент размножения или расселения превышает единицу» (Стадницкий, 1976). В практике лесозащиты под термином "очаг" понимается участок леса (лесной массив), «заселенный вредителем в любой фазе

его развития в численности, повлекшей повреждение крон деревьев или угрожающей им повреждением на 25 % и более» (Руководство..., 2007).

Непарный шелкопряд в разные годы и в различных насаждениях имеет непостоянную численность, колеблющуюся в широких пределах. Во время безвспышечного периода сложно найти даже отдельное насекомое, одновременно во время массового размножения на каждом дереве можно фиксировать тысячи насекомых (Гниненко, 2003а).

Непарному шелкопряду свойственны периодические вспышки массового размножения на большей части своего ареала, для которых характерен сценарий собственно вспышки (Ильинский, 1965, Воронцов, 1982).

В тоже время, ареал наиболее активных периодических вспышек вида в Евразии находится между 0 и 50° в.д. и 40 и 55° с.ш. (R.L.Giese, M.L.Schneider, 1979).

Вспышкам массового размножения свойственна циклическая повторяемость. В разных районах ареала можно наблюдать различную частоту вспышек. Редко встречаются вспышки в Японии и Китае (Montgomery, Wallner, 1988). В Восточной Сибири периодичность вспышек составляет 20-25 лет (Рубцов, Рубцова, 1984). По наблюдению ряда авторов А.С. Рожкова, Т.Г. Васильевой (1982) и Г.И. Туровой (1992) на данной территории слабые вспышки, обезлиственные площади небольшого размера, после дефолиации усыхание древостоя не фиксировали. Частотой вспышек отличаются азиатские части ареала непарного шелкопряда, а большей площадью вспышки леса Южного Зауралья (Челябинская и Курганская области) (Гниненко, 2003а). Периодичность вспышек на данной территории в среднем 10-12 лет (Соколов, 1988). Одновременно, в Приморском крае была отмечена самая масштабная вспышка численности непарного шелкопряда (1,2 млн. га) в последней четверти 20 века зафиксированная в 1991 г (Гниненко, 2003а) и имеющая скоротечный характер. Европейская часть ареала отличается более интенсивной частотой вспышек и различной продолжительностью: Италия – вспышки регулярностью от 5 до 9 лет, Франция – 6–7 лет, Германия – 7–8 лет, Балканы – 6–8 лет, Испания – 15-24 года).

В зависимости от частоты вспышек и степени поврежденности насаждений в границах ареала непарного шелкопряда на территории европейской части России выделяют «три зоны: незначительного вреда, периодического интенсивного вреда и перманентного интенсивного вреда». В первую зону входят «Орловская, Брянская, Курская, Московская, Пермская, Тульская, Свердловская, Кировская области и республика Мари-Эл» (Лямцев, 2000). За весь период наблюдения, количество лет, когда очаги были отмечены, «составляет менее 30 % (в среднем 12,9 %)». Интенсивность вспышек в данных регионах равна одной вспышке в 40–45 лет и реже (Лямцев, 2000).

В зону периодического интенсивного вреда входят «Воронежская, Белгородскую, Калининградскую, Тамбовскую, Липецкую, Рязанскую, Нижегородская области; Ставропольский край; республика Калмыкия, Кабардино-Балкарская, Мордовия, Чувашия и Удмуртия» (Лямцев, 2000). Частота, с которой можно наблюдать очаги, занимающие значительные площади длительностью несколько лет подряд, составляет 1 раз в 20–25 лет, в период между вспышками массового размножения фиксируют местные очаги с незначительной площадью.

В зону перманентного интенсивного вреда входят остальные регионы: «Астраханская, Ростовская, Волгоградская, Саратовская, Пензенская, Самарская, Ульяновская, Оренбургская, Челябинская области; Краснодарский край; республики Татарстан, Башкортостан, Дагестан» (Лямцев, 2000). Вспышки массового размножения формируются в среднем раз в 11 лет (Лямцев, 2000).

Дефолиированные площади могут достигать сотни тысяч гектар. На территории данных площадей отмечают: понижение производительности насаждения после потери листвы, которое связано с уменьшением радиального прироста; ухудшение лесопатологической ситуации в лесонасаждениях после дефолиирования, проявляемое в образовании очагов грибных и бактериальных инфекций; «усыхание древостоя в результате дефолиации, снижение урожайности до минимума» (Пономарев и др., 2011).

Зависимость снижения продуктивности древостоя от вспышки массового размножения активно рассматривали в 40–50е годы 20 в. «Главным обоснованием массовых обработок очагов, особенно лиственных насаждений, считали снижение радиального прироста, и, соответственно, продуктивности насаждения в результате вспышек. При этом, в настоящее время собрано достаточное количество данных о компенсации прироста после вспышки» (Иерусалимов, 1979), поэтому данный вопрос можно снять с обсуждения.

В отношении второго из перечисленных последствий дефолиации. Одним из ведущих факторов, приводящих к усыханию березовых древостоев, является бактериальная водянка. Причиной и возбудителем болезни могут являться бактерии родов *Erwinia* и *Pseudomonas* (Шелухо, Сидоров, 2009).

Интенсивность заболевания бактериальной водянкой увеличивается с возрастом, полнотой насаждений, увеличением степени увлажнения почв и ее богатства, что влияет на строение и механические свойства древесины березы. Болезнь наиболее активно проявляет себя во влажных условиях и в условиях переменного характера увлажнения (Шелухо, Сидоров, 2009).

Был проведен ряд исследований, которые подтвердили факт значительного влияния дефолиации березовых древостоев в период вспышек массового размножения насекомых филлофагов на поражение березовых древостоев бактериальной водянкой, и позволили дать количественную оценку этого влияния. При неблагоприятных условиях рефолиации возможно интенсивное поражение до 95 % деревьев в насаждении уже в первый год дефолиации. В то же время, поражение деревьев бактериальной водянкой не влияет на характер дефолиации (Пономарев и др., 2013).

Усыхание древостоев - наиболее существенное последствие дефолиации. Березовые древостои, как широко известно, довольно терпимо переносят дефолиацию филлофагами, однако, довольно нередки явления усыхания древостоя, «в ряде случаев – на значительных площадях» (Рубцов, 1984; Федоренко, 2001; Соколов, 2002; Гнинько, 2003 Пономарев, 2011).

Существует ряд параметров, который определяет толерантность древостоев к дефолиации насекомыми – филофагами: «а) систематическая принадлежность кормовой породы; б) сроки дефолиации; в) кратность дефолиации; г) лесорастительные условия; д) метеоусловия в период рефолиации» (Гниненко, 1974; Иерусалимов, 2004). Ввиду этого, при принятии решения, связанного с потребностью осуществления борьбы с дефолиацией, необходимо использовать дифференцированный подход.

В лесах Средней Азии периодически результатом вспышек массового размножения непарного шелкопряда является значимый ущерб экономического характера, который выражается в полной или частичной потере урожая грецкого ореха и фисташки, «что происходит после даже частичной дефолиации древостоев» (Николаевская, Ашимов, 1987; Романенко, 1984 цит. по Гниненко, 2003а).

1.4 Гипотезы причин вспышек массового размножения

Существует ряд гипотез, которые объясняют причины вспышек массового размножения насекомых–филлофагов. К основным относятся: паразитарная, трофическая и климатическая.

Явления хищничества и паразитизма не стоит оценивать, опираясь на уровень предсказуемости, по той причине, что уровни плотности хищников и паразитов зависят от кормового потенциала, иными словами от плотности насекомых–филофагов (Стадницкий, Рябинин, 1983).

Гипотезы вспышек массового размножения, связанные с питанием насекомых, довольно условно можно разделить на две группы.

Гипотезы первой группы относят токсичные соединения в листе к основному фактору, который препятствуют питанию гусениц, уделяя основное внимание фенолам и танинам (высокомолекулярным фенольным соединениям) (Feeny, 1970; Naukioja, Niemela, 1978).

Гипотезы второй группы к основному фактору относят питательность кормового ресурса, иными словами, обращают внимание на содержание в корме определенных веществ или на соотношение данных компонентов, которые конкретный филофаг способен усваивать: белки, жиры, углеводы, витамины. (Руднев, 1936; 1962; Ханисламов, 1958; 1959; Гримальский, 1961; 1971; Ильинский, 1965). За последнее время найдено определенное количество фактов, которые как подтверждают, так и опровергают каждую из трофических гипотез (Пономарев, 2004).

Трофическая гипотеза объясняет колебания численности хвое- и листогрызущих насекомых изменением качества их пищи в зависимости от изменения физиологического состояния дерева, обусловленное погодой, условиями почвы или антропогенным воздействием (Руднев, 1962).

Трофическая гипотеза тесно связана с климатической. Наибольшую популярность имеет гипотеза влияния засух на возникновение вспышек массового размножения опосредовано через изменение физиологического состояния кормовой породы Бенкевич (1984).

Ряд авторов, проанализировав архивные материалы за шестидесятилетие, разработали базу данных, которая включает площади очагов филофагов, которые несут лесопатологическую угрозу регионам Европейской России и основные показатели погоды. Полученные данные позволили выявить зависимость между вспышками массового размножения и периодами засухи, а также «циклами солнечной активности» (Лямцев, Дмитриева, 1998).

Однако в последние годы появились результаты исследований, указывающие, что засуха не всегда является модифицирующим фактором. В 2006 году вышла статья ученых из Красноярска, авторы которой, посредством определения климатических факторов, которые предшествуют вспышкам массового размножения определенных вредителей, пытаются объяснить циклику наблюдаемых градаций. Согласно анализу данных, предоставленному исследователями, оценка влияния климатических факторов на динамику численности популяций и развитие вспышек массового размножения требует

корректная процедуры подсчетов условных вероятностей реализации вспышки массового размножения в определенных метеорологических условиях (Пальникова, Суховольский, 2006).

При проведении совместного исследования учеными из Красноярска и Екатеринбурга, проведено сравнение динамики численности непарного шелкопряда трех различных зон Южного Урала, с целью выявления характера цикличности плотности популяций и его связи с погодными показателями. Исследования проводились в степной (СЗ), лесостепной (ЛСЗ) и горнолесной (ГЛЗ) ландшафтно-географических зонах Южного Урала. Проанализировав вклад разных параметров ученые выявили малое влияние погодных условий в СЗ, при довольно значимом в ЛСЗ (Суховольский и др., 2015).

Как было показано выше, ареал непарного шелкопряда занимает обширные территории с контрастными условиями. Большая часть территорий с вспышками массового размножения находится в лесостепной зоне, в тоже время вспышки возникают в районах с совершенно разными как лесорастительными, так и гидротермическими условиями. В связи с этим, популяционные характеристики могут значительно отличаться по фенологическим и трофическим характеристикам, реакцией на экстремальные и стрессовые погодные условия.

Не учет разной реакции на эти факторы может привести к не совсем точному прогнозу модели поведения популяции непарного шелкопряда.

Модельная оценка распространения непарного шелкопряда в Европе была проведена Н. Vanhanen (2007) с соавторами. В данной работе авторы предприняли попытки сопоставления, смоделированного и реального ареалов, и кроме этого оценить изменения климата, предполагающих повышения средней глобальной температуры на $1,4^{\circ}\text{C}$, $3,6^{\circ}\text{C}$ и $5,8^{\circ}\text{C}$. Эта оценка не касалась территории России и «закрытых» (по которым нет информации) стран.

Российские авторы (Ясюкевич и др., 2013), придерживаясь тех же критериев, что и Н. Vanhanen с соавторами (2007), смоделировали современный ареал непарного шелкопряда на территории России и спрогнозировали его изменение при увеличении глобальной температуры. В результате современный

ареал оказался (особенно, на северной его границе) значительно шире реального. В частности, согласно этой модели, современный ареал охватывает всю Свердловскую область, то есть доходит до северной тайги, однако, феромонный мониторинг, проведенный в Свердловской области (Шаталин, 2007) показал, что ареал непарного шелкопряда находится в пределах южной тайги.

В качестве еще одного примера имитационного моделирования можно привести исследования Sheehan (1992). Gypsy Moth Phenology Model (GMPHEN) представляет собой компьютерную модель, которая использует суточные температуры и ранее опубликованные фенологические данные по отрождению гусениц, чтобы спрогнозировать сроки развития непарного шелкопряда и растения-хозяина. Руководствуясь алгоритмом этой модели, J. Régnière и A. Sharov (1998) разработал свою модель фенологии лета самцов непарного шелкопряда на территории Соединенных Штатов Америки. Результаты использования данной модели продемонстрировали высокий уровень прогноза периодов лета самцов непарного шелкопряда, который подтверждался учетом отлова в феромонные ловушки на большой географической территории в период с 1995 по 1996 гг. Модель прогнозирует лет непарного шелкопряда, основываясь на температурных данных.

Рядом экспериментов показано, что скорость развития и морфофизиологические показатели гусениц различных насекомых, которые фиксируют при их выращивании в условиях постоянных температур, могут значительно отличаться от данных показателей при изучении в условиях переменных температур. Жизнедеятельность насекомых в любом биогеоценозе в соответствии с суточным ритмом обусловлена не только фотопериодизмом, но и термопериодизмом. Суточный термопериодизм сопряжен с амплитудой максимальной и минимальной температуры. Физиологическое воздействие на насекомое таких колебаний не адекватно влиянию средних температур (Коников, 1978).

При исследовании регуляторных механизмов насекомого, определяющих зависимость физиологических процессов от температуры среды, была выявлена

особая реакция насекомых на температурные условия - акклиматизация (Прехт, 1964).

Особенностью такой реакции является то, что насекомые и другие пойкилотермные организмы способны изменять уровни энергетических процессов в соответствии с предшествующими температурами внешней среды. При этом ответная реакция организма по-разному изменяет энергетические уровни жизненных процессов (Коников, 1978).

Таким образом, реакция насекомых на изменение температуры имеет адаптационный характер, проявляющийся в способности организма изменять температурный коэффициент дыхания, усвоение пищи, развитие и другие процессы жизнедеятельности, обеспечивая оптимальный ход процессов (Коников, 1978).

Вспышки возникают в условиях нестабильной среды. Для поддержания численности влияние нестабильной среды может быть компенсировано разными путями: а) снижением коэффициента смертности или расширением зоны индивидуальной толерантности особей к колебаниям факторов среды (что можно интерпретировать как признаки K - стратегии); б) ростом максимального коэффициента размножения (что можно интерпретировать как признак r - стратегии) (Букварева, 2013).

Успех моделирования зависит от выбора соответствующего уровня сложности, соответствующего целям моделирования и имеющимся данным. Огромные модели (с большим набором данных), которые пытаются интегрировать все существующие знания о виде насекомых и служить всем возможным целям, устаревают до завершения и неожиданно имеют ограниченное использование из-за отсутствия гибкости. Показано, что простые модели эффективны в моделировании стационарных временных рядов динамики популяции. Однако нестационарная динамика численности обычно требует более сложных моделей. Возможно, наиболее выгодно сочетать модели разной сложности, когда сложные модели могут быть использованы для биологической интерпретации простых моделей. Любая тактика борьбы с лесными вредителями

требует прогнозирования изменений популяции вредителей во времени и/или пространстве. Однако объем прогнозирования зависит от целей управления. Самая простая цель - предотвратить дефолиацию в текущем году - требует информации о площади, подлежащей обработке пестицидом, и о времени отбора проб и опрыскивания. Наиболее полезными для этой цели управления являются два вида прогнозов: 1) прогноз возможной локальной дефолиации по образцам плотности популяции и 2) прогноз развития насекомых по температурным данным (Régnière, Sharov, 1998).

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объекты исследования

2.1.1. Характеристика популяций непарного шелкопряда и лесорастительных условий их обитания

Объектами исследования были зауральская, западносибирская, нижневолжская, южнокыргызская и южно-казахстанская географические популяции непарного шелкопряда.

При выделении популяции мы ориентировались на следующее определение популяции: популяция - совокупность особей одного вида, обладающая общим генофондом и занимающая определенную территорию, относительно обособленная (географически или репродуктивно) от других групп, с представителями которых (при половой репродукции) потенциально возможен генетический обмен (Биологический энциклопедический словарь, 1989).

Одним из критериев выделения популяций непарного шелкопряда является кормовая порода. Гусеницы зауральской популяции предпочитают березу повислую (бородавчатую) (*Betula pendula* Roth.) и березу пушистую (*Betula pubescens* Ehrh.) (Распопов, 1970). В западносибирской популяции береза также является основной кормовой породой (Пономарев и др., 2012). Вспышки массового размножения нижневолжской популяции непарного шелкопряда в основном фиксируют в насаждениях дуба черешчатого *Quercus robur* L., и тополя черного (осокорь) *Populus nigra* L. (Пономарев и др., 2015). Высокий уровень дефолиации южнокыргызской популяцией чаще всего отмечается в насаждениях фисташки (*Pistacia vera* L.), грецкого ореха (*Juglans regia* L.), яблони (*Malus sieversii* Ldb. M. Roem.) (Пономарев и др., 2008). Гусеницы непарного шелкопряда южно-казахстанской популяции предпочитают питаться листвой тополя, дуба, яблони, боярышника (Пономарев и др., 2012).

Зауральская популяция находится на территории Южного Зауралья и включает в себя Свердловскую, Челябинскую и Курганскую области. Границы популяции: западная – геоморфологическая – Уральский хребет; с севера существование ограничивает недостаточная теплообеспеченность; южная – в основном трофическая, в связи с «отсутствием или недостатком кормовых пород в степи; на востоке граница не установлена – рассматриваемая популяция является либо западной окраинной частью более обширной западносибирской, либо может быть отделена от нее постепенными изменениями на большом протяжении пограничной зоны» (Распопов, 1970).

В то же время, отмечен высокий уровень асинхронности возникновения очагов в зауральской и западносибирской популяциях. Причиной данного явления могут быть различия в рельефе и лесорастительных условиях, данный факт подтверждает правомерность выделения П.М. Распоповым зауральской популяции в пределах вышеупомянутой географической формы (Пономарев и др., 2012).

Согласно П.М. Распопову (1970), зауральская популяция характеризуется рядом экологических особенностей: 1) синхронность начала массового выхода гусениц весной с началом массового распускания березы; 2) яйцекладки находятся ниже уровня снежного покрова, который защищает их от вымерзания; 3) размер кладок, соответствующий уровню плодовитости, составил $296,2 \pm 4,2$ яиц; 4) отсутствие смертности, вызываемой яйцеедами; 5) незначительная смертность гусениц 1 и 2 возрастов; 6) адаптированность к прохождению цикла за короткий вегетационный период.

Самцы имаго зауральской популяции характеризуются светлой и серой окраской верхних крыльев (Пономарев, 1998). Популяция по летным способностям самок относится к промежуточной между нелетающими (европейской) и летающими (азиатской) формами непарного шелкопряда (Баранчиков, 1988)

По частоте вспышек и степени поврежденности лесов Свердловская область относится к зоне незначительного вреда, Челябинская и Курганская – к зоне перманентного интенсивного вреда (Лямцев и др., 2000).

В пределах Челябинской и Курганской областей основные площади очагов непарного шелкопряда в период вспышек массового размножения располагаются в лесостепной зоне, характеристика которой приводится ниже, согласно данным И.А. Фрейберг и О.В. Толкач (2009).

Территория лесостепной зоны Зауралья по особенностям геоморфологического строения делится на предгорную или Приуральскую лесостепь на Зауральском пенеппене и Зауральскую лесостепи, представляющую собой часть лесостепной зоны Западной Сибири. Зауральская лесостепь занимает западную окраину Западно-Сибирской равнины в ее приуральской части и на Тоболо-Ишимском водоразделе, ограниченную на западе краем Зауральского пенеппена, а на востоке долиной р. Ишим.

Лесостепное Зауралье (Колесников, 1969) входит в состав двух лесорастительных провинций: Притобольской озерно-низменной и Зауральской предгорно-равнинной. Лесистость лесостепной зоны Зауралья колеблется в значительных размерах, от 5–7 до 30 %. Преобладающей лесообразующей древесной породой в лесостепи Зауралья является береза – (54–56 %), на долю сосновых лесов приходится свыше 30 % лесопокрытой площади.

Лесостепному Зауралью свойственен континентальный климат. Отличительной особенностью климата данной территории является неустойчивость в многолетнем цикле. Засушливые периоды сменяются годами с пониженными летними температурами и повышенным увлажнением. В чередовании климатических фаз установлена закономерная циклично-периодическая повторяемость с продолжительностью цикла 29–45 лет (Фрейберг, Толкач, 2009).

Если рассматривать районы очагов непарного шелкопряда Свердловской области, наиболее часто вспышки возникают в Каменск-Уральском районе

(Пономарев и др, 2012), крайне редко можно наблюдать вспышки на юго-западе области (Белоглазов, 2001).

Каменск-Уральский район Свердловской области относится к Западно-Сибирской лесостепной области, Зауральскому увалисто-равнинному району. Лесистость района составляет 30–40 %. Основные насаждения – березовые. Сосновые насаждения занимают 16 % лесопокрытой площади. Бонитет сосновых насаждений – I, 9 – II, 6, березовых – II, 4—III, 2. Есть основания полагать, что до наступления периода активного освоения лесов человеком здесь были обычны коренные сосновые леса со II ярусом из ели и пихты свежих зеленомошных или липняковых типов леса.

Данному району характерны сильные проявления внутривековых климатических изменений, которые находят выражение в повторяющемся цикле фаз засухи и повышенной влажности с разной продолжительностью. Засушливые и влажные фазы «внутривековых климатических циклов соотносят с усилением и ослаблением горимости лесов, «взрывы возобновления» хвойных деревьев в лесах и на вырубках, вымочки березовых колков, вспышки размножения насекомых фитофагов» (Колесников, 1969).

В западносибирскую популяцию входя западная часть Тюменской области, Алтайский край, Новосибирская, Томская, Омская, Кемеровская области. Вспышки массового размножения происходят в Тюменской, Омской, Новосибирской областях и Алтайском крае. В Тюменской области наибольшие площади очагов пришлось на 1984 г.–135,2 тыс. га (вспышка 1983—1986 гг.) и на 529,0 тыс. га (наблюдаемый период 1990—2000 гг.). Самая большая площадь очага непарного шелкопряда в Омской области пришлось на 1996 г.–312,2 тыс. га, ранее площадь очага в данной области не превышала отметку 5,9 тыс. га (период наблюдений 1975—2000). Впервые вспышки массового размножения непарного шелкопряда в Новосибирской области были зафиксированы в 1990—1998 гг.; в 1995 г. общая площадь очагов на территории указанной области достигала 120 000 га; в 2001—2007 гг. вспышка массового размножения была более обширной (Пономарев и др., 2012). Согласно Н.И. Лямцеву (2015) Алтайский край по

встречаемости и периодичности очагов непарного шелкопряда относится к зоне максимальной вредоносности (доля лет с очагами более 70 % за расчетный период), доля лет с очагами по данной области составила 83,8 % от расчетного периода с 1977 по 2013 гг. В Томской и Кемеровской областях вспышки массового размножения не фиксировали. Самки данной популяции сравнительно неплохо летают. Для западносибирской популяции характерен лет имаго на свет (Пономарев и др., 2012). Далее рассмотрим лесорастительные условия каждой области в отдельности.

Территория Тюменской области находится в пределах центральной части Западно-Сибирской равнины. Лесные участки занимают 60,9 % от всей площади, из них 37 % представлены хвойными породами, 63 % - мягколиственными. Лесные участки по лесорастительному районированию относятся к лесостепной и лесной зонам. Климат области континентальный. В южной части он отличается неустойчивостью увлажнения: влажные годы периодически чередуются с засушливыми (Пономарев и др., 2012).

Омская область располагается в южной части Западно-Сибирской равнины. По природным условиям данная область относится к трем зонам: север – зона тайги и подтайги, центральная часть – лесостепь, юг – степь. Лесистость в среднем по области составляет 32,3 %. Преобладают березовые насаждения – 64 % от лесопокрытой площади, II-III бонитет, полнота 0,6, средневозрастные. Климат области – типично континентальный. Континентальность климата усиливается с севера на юг (Пономарев и др., 2012).

Границы Новосибирской области располагаются между 75—85° в.д. и 53-57° с.ш. Лесистость области составляет 22,5 %. На территории Новосибирской области выделяют 5 лесорастительных районов: южнотаежный, лесостепной, степной, приобский и присалаирский. Средняя полнота березовых лесов — 0,49. Средний класс бонитета – III,2. Климат на территории Новосибирской области – континентальный. На юго-востоке Западной Сибири отмечаются 11- и 33- летние периоды изменения увлажненности климата (Пономарев и др., 2012).

Территория Алтайского края располагается в южной части Западной Сибири и охватывая следующие природные зоны: степную, лесостепную, низкогорную тайгу Салаира и горную тайгу Алтая. Лесистость края составляет – 22,6 %. Средний возраст лиственных насаждений – 46 лет.

Лесные участки Кемеровской области относятся к нескольким лесорастительным зонам: таежной, лесостепной и южносибирской горной. Леса занимают 65,9 % территории области.

Леса Томской области находятся в зоне подтайги. Средняя лесистость области составляет 58,2 %.

Нижневолжская популяция включает в себя Астраханскую и Волгоградскую области. Согласно районированию очагов непарного шелкопряда по Н.И. Лямцеву (2014), перечисленные области относятся к зоне перманентного интенсивного вреда. Исследования проводили с привлечением кладок, собранных на территории Волгоградской области. Далее представлены лесорастительные условия указанных областей.

Территория Волгоградской области включает в себя четыре природные зоны: степную, сухостепную, полупустынную и зону Волго-Ахтубинской поймы (Пономарев и др., 2015). Основное количество осадков (67 %) приходит на период апрель – октябрь. Данная местность отличается частым повтором суховейно-засушливых дней. Сосредоточие естественной растительности приходит на Волго-Ахтубинскую пойму. Длительность весеннего половодья составляет 40—50 дней. К байрачным и пойменным низколистникам относят большинство дубрав. Пойменные дубравы имеют средний бонитет III, который имеет колебания в пределах II и IV.

Согласно лесозащитному районированию насаждения Волгоградской области относятся к зоне сильной лесопатологической угрозы. Отмечается 100-% встречаемость очагов непарного шелкопряда. Анализируя динамику площадей очагов по лесозащитным районам, можно отметить, что за последние десятилетия в степной зоне и зоне сухих степей происходит сокращение площади очагов, в

тоже время в Волго-Ахтубинской пойме динамика и площадь очагов не изменилась.

Средняя встречаемость очагов по лесничествам каждой природной зоны Волгоградской области в процентном соотношении выглядит следующим образом: степная зона – 28 %, сухостепная зона – 32 %, полупустынная зона – 12 %, Волго-Ахтубинская пойма – 37 %. Общая площадь очагов со всех лесничеств степной зоны равна 21272 га, в сухостепной зоне равна 20816 га, в полупустынной зоне составляет 41 га, в Волго-Ахтубинской пойме насчитывают 4794 га очагов (Пономарев и др., 2015).

Астраханская область расположена на равнинной поверхности Прикаспийской низменности, которая частично лежит ниже уровня моря. Климат резко континентальный, засушливый.

Астраханскую область относят к малолесным территориям. Лесной фонд представляет собой небольшие обособленные участки, сосредоточенные в Волго-Ахтубинской пойме, которая входит в число самых крупных долин рек в мире и в дельте реки Волги, кроме того в состав фонда входит государственная лесозащитная полоса Саратов-Астрахань и насаждения на песках, которые также выполняют защитную функцию.

Леса области относятся к зонам степей европейской части Российской Федерации, полупустынь и пустынь европейской части Российской Федерации. В состав лесничеств Астраханской области входят 190,8 тыс. га земель лесного фонда, более 93 тыс. га из которых относятся к лесопокрытой площади, 23 % из них представляют собой лесные культуры. Средний процент лесистости по области – 1,8 %. Основные лесообразующие породы: ива древовидная (ветла) и тополь черный (осокорь), занимающие соответственно 34,8 % и 25,8 % покрытых лесом земель. В лесном фонде Астраханской области по площади преобладают насаждения V и VI классов возраста, занимающие, соответственно, 19,6 % и 14,1 % покрытых лесом земель. В целом по области твердолиственные насаждения представлены на 17,28 % площади покрытых лесной растительностью земель,

мягколиственные – 62,83 %, прочие древесные породы – 0,48 % и кустарники – 19,41 %.

Основным вредителем, дефолирующим лесные насаждения является непарный шелкопряд. Кормовые породы - тополь, ива, дуб и лох. Согласно Н.И. Лямцеву (2015), встречаемость очагов непарного шелкопряда в Астраханской области составляет 80,4 %, площадь очагов вредителя от площади лиственных лесов области занимает 5,2 %, максимальная площадь очагов непарного шелкопряда зафиксированная в области равна 3887 га.

Популяция непарного шелкопряда, распространённого в Южном Кыргызстане характеризуется рядом экологических особенностей: 1) гусеницы непарного шелкопряда южнокыргызской популяции (Фергана, Бухара, Самарканд) имеют очень светлую окраску головы независимо от окраски гусеницы, и очень светлую или очень темную окраску кутикулы гусениц (Косминский, 1929); 2) можно отметить резкое потемнение светлых форм в случаях выращивания при пониженной температуре (Косминский, 1929); 3) более продолжительная диапауза, чем у гусениц северных популяций (Гольдшмидт, 1923); 4) откладка яиц в места, защищенные от солнечных лучей (Хамдам-Зада, 1972); 5) самки хорошо летают, к полёту способны до 90%.

К.С. Ашимов (1989) для ареала непарного шелкопряда выделил три пояса: 800—1200 м над уровнем моря (н.у.м.) – зона фисташкового редколесья; 1200—1500 – яблоня, боярышник, вишня войлочная, тополь черный; 1500—2000 – зона грецкого ореха. В насаждениях фисташки, грецкого ореха и яблони чаще можно отметить высокий уровень дефолиации.

Согласно данным П.А. Гана (1970) насаждения орехов грецких на территории Южного Кыргызстана расположены в поясе 800–2300 м н.у.м, который включает в себя склоны Ферганского, Чаткальского и Узун-Ахматского хребтов, формируя основные насаждения в диапазоне 1000–2000 м н.у.м. «(99,6 % из общей площади ореховых лесов в 25,7 тыс. га)» (Пономарев и др., 2008). Большой продуктивности ореховые леса достигают при расположении на склонах северных экспозиций. Отличительной особенностью ореховых лесов Южного

Кыргызстана является их способность к «сосредоточению в едином компактном массиве». Большинство ореховых лесов расположено в Ферганском районе (80,9 %). «В Чаткальском районе бонитет близок к II. В Ферганском районе снижается до III» (Пономарев и др., 2008).

Фисташники, представленные фисташкой настоящей, занимают территорию 20 тыс. га. Основные площади расположены в Ферганском районе. Примерно 80 % площади представлены средневозрастными насаждениями. По вертикали насаждения фисташки занимают два пояса – пояс «пустынных фисташковых редколесий и полукустарников в пределах 700—900 м н.у.м. и к поясу степных редколесий, эфемероидных степей и лугов от 900 до 1100 (1300) м н.м.у.» (Пономарев и др., 2008). Большие сплошные массивы редкое явление для насаждений фисташки. Фисташковые насаждения, представляют собой вкрапления в полупустынную или степную растительность.

Площадь яблоневых насаждений составляет 13,8 тыс. га, данная площадь не включает в себя «насаждения ореха со II ярусом из яблони. Основные площади (77 %) также сосредоточены в Ферганском районе. Средняя полнота 0,4, средний бонитет близок к IV» (Пономарев и др., 2008).

Климатические условия подчинены законам высотной поясности: на высоте 500—1000 м климат полупустынный; выше 1200 м – более умеренный; на высоте 2000—3000 м лето прохладное, зима холодная продолжительная; выше 3000 м климат суровый (Пономарев и др., 2008).

В данном регионе – единственном из всей Центральной Азии непарный шелкопряд даёт вспышки массового размножения (Giese, Schneider, 1979). Вспышки массового размножения непарного шелкопряда не имеют типичного цикла и наблюдаются ежегодно в тех или иных частях любого лесхоза (Воронцов, 1984). С 1981 по 1996 годы каждый год очаги занимали от 56 до 35 тыс. га (Пономарев и др., 2008).

К популяции Южного Кыргызстана примыкает популяция, которая обитает на территории Южного Казахстана. Основное отличие от южнокыргызской популяции непарного шелкопряда – набор кормовых пород. Систематических

исследований по выявлению популяционных отличий по другим параметрам (скорость развития, способность к полету имаго) не проводили.

Территория Южного Казахстана относится к зоне полупустыни и пустыни, в горных районах высокая поясность. На леса Казахстана приходится всего 3,16 % от всей территории республики. Наибольшая лесистость сосредоточена на юге – 70,4 % от всей лесной площади. Климат засушливый, в предгорьях более мягкий. Осадки от 100—700 мм на равнинах и до 1100 на склонах гор (Грибанов и др., 1970).

2.1.2. Таксационная характеристика территорий полевых исследований

Исследования в Екатеринбурге проводили на 4 участках (2 в городе, 2 в пригороде). Во время полевых работ были использованы 12 постоянных пробных площадей (ППП), заложенные в ходе выполнения интеграционного проекта УрО РАН 12-И-4-2057 (Интеграционный проект, 2009). Краткая характеристика ППП, лесотаксационная характеристика древостоев приведена в таблице 1 (Приложение 1). ППП № 4, 5, 6 расположены на территории дендрария Ботанического сада Уральского Отделения Российской Академии Наук, ППП № 1, 2, 3 заложены в Юго-Западном лесопарке, ППП № 10, 11, 12 – на берегу оз. Чусовское (10 км от Екатеринбурга), ППП № 7, 8, 9 расположены также в 10 км от Екатеринбурга в районе озера Глухое. Исследуемые насаждения представляют собой сосновые спелые высокополнотные древостои с примесью березы, возрастом 120–140 лет, П-Ш классом бонитета с запасом древесины сосны 430–520 м³/га; средней высотой деревьев сосны 24–30 м, средним диаметром на высоте 1,3 м – 36–49 см. По основным таксационным характеристикам древостоев ППП однородны.

На территории Покровского лесничества (Свердловское лесничество, Покровский мастерский участок) Свердловской области перед вспышкой массового размножения (2005 г) сотрудниками лаборатории также были заложены постоянные пробные площади (ППП) в трёх кварталах с различными

лесорастительными условиями, (37, 45 и 25 квартала). Для 37 квартала характерны свежие, периодически влажные условия (Колесников, 1969) и серый лесной тип почвы; в 45 квартале преобладают устойчиво свежий режим увлажнения и тёмно-серый лесной тип почвы; для 25 квартала характерны сухие, периодически свежие условия и слабоподзолистый тип почвы. Идентичный состав древостоя в 25 и 37 кварталах – 10Б+С, в 45 квартале – 10Б. Во всех трёх кварталах была одинаковая полнота древостоев – 0,8, класс возраста – VII и бонитет – II. ППП № 2 заложена в 37, ППП № 3,4,5 и 6 – в 45 квартале, ППП № 7, 8 в 25 квартале. Каждая пробная площадь насчитывает не меньше ста деревьев, площадь каждой из 7 ППП равна 0,25 га. Таксационные показатели ППП приведены в таблице 2 (Приложение 1).

Тугулымское и Талицкое лесничества Департамента лесного хозяйства Свердловской области расположены в юго-восточной части Свердловской области на территории Талицкого и Тугулымского городских округов соответственно. Все леса указанных лесничеств относятся к Средне-Уральскому лесному району таёжной лесорастительной зоны.

Протяженность территории Тугулымского лесничества с севера на юг составляет 80 км, с востока на запад – 75 км. Тугулымское лесничество на севере граничит с Байкаловским, на востоке и юго-востоке – с Тюменской областью, на юге – с Курганской областью, на западе – с Талицким лесничеством. Общая площадь лесничества по состоянию на 01.01.2013 г. составляла 228880,0 га. Из них березовые насаждения занимают 66783 га.

Протяженность территории Талицкого лесничества с севера на юг составляет 108 км, с востока на запад – 70 км. Леса лесничества на севере граничат с Байкаловским лесничеством, на юге – с Курганской областью, на востоке – с Тугулымским лесничеством, на западе – с Камышловским лесничеством. Общая площадь Талицкого лесничества по состоянию на 01.01.2013 г. составляет 232638,0 га. Из них березовые насаждения занимают 9947 га (Лесохозяйственный регламент..., 2008).

2.2. Методы исследования

В ходе работы проводились полевые и лабораторные исследования. Во время полевых исследований использовались следующие методики: мониторинг плотности на основании осеннего учета кладок; мониторинг отрождения кладок для учета успешности перезимовки; феромонный мониторинг.

При проведении мониторинга за основу были приняты методики, приведенные в III томе «Методы мониторинга вредителей и болезней леса» (Болезни и вредители..., 2004).

С учетом данных методик полевой мониторинг проводили следующим образом.

2.2.1. Методика проведения исследования по выявлению влияния дефолиации непарным шелкопрядом на санитарное состояние насаждений

Исследования влияния дефолиации непарным шелкопрядом во время вспышки массового размножения на санитарное состояние насаждений проводили в Покровском лесничестве (Свердловское лесничество, Покровский мастерский участок) Свердловской области, в которых прошла затяжная вспышка с эруптивной фазой с 2006 по 2011 г.

В связи с тем, что наиболее интенсивная дефолиация во время вспышки была зафиксирована в кварталах с устойчиво свежим режимом увлажнения, был проведен анализ влияния дефолиации на санитарное состояние насаждений на ППП, расположенных в этих лесорастительных условиях. Это ППП № 3, № 4, № 5, № 6.

Для оценки санитарного состояния насаждений на этих ППП ежегодно после полного распускания листьев (конец мая – начало июня) проводили съемку санитарного состояния всех деревьев. Полученные результаты анализировали как в целом для насаждения, так и для отдельных деревьев. При оценке влияния дефолиации на санитарное состояние деревьев были использованы данные

мониторинга их дефолиации в период вспышки массового размножения (журнал мониторинга ППП, данные сотрудников лаборатории).

При оценке категорий состояния насаждений и деревьев использовали информацию, приведенную в Руководстве для лесопатологов (Руководство..., 2007). Отдельные деревья оценивали по 6 основным категориям состояния:

– 1 – без признаков ослабления: крона густая, листва зелёная, прирост текущего года нормального размера для данной породы, возраста и условий местопроизрастания;

– 2 – ослабленные: крона разреженная, листва светло-зеленая, прирост уменьшен, но не более, чем наполовину; отдельные ветви засохли; единичные водяные побеги;

– 3 – сильно ослабленные: крона ажурная, листва мелкая, светло-зелёная, прирост слабый, менее половины обычного; усыхание ветвей до 2/3 кроны; обильные водяные побеги;

– 4 – усыхающие: крона сильно ажурная; листва мелкая, редкая, светло-зеленая или желтоватая; прирост очень слабый или отсутствует; усыхание более 2/3 ветвей;

– 5 – сухостой текущего года: листва увяла или отсутствует; частичное опадение коры;

– 6 – сухостой прошлых лет: живая листва отсутствует; кора и мелкие веточки осыпались частично или полностью; стволовые вредители вылетели; на стволе грибница дереворазрушающих грибов.

Категория состояния насаждений – средневзвешенный балл, рассчитанный на основе категорий состояния деревьев. Степень ослабления (состояние) насаждения на выделе в целом определяли, как средневзвешенную величину оценок распределения запаса деревьев разных категорий состояния. При анализе состояния насаждения придерживались следующих значений: средневзвешенной величины не превышает 1,5 - насаждение – здоровое; 2,5 - ослабленное; 3,5 - сильно ослабленное; 4,5 - к усыхающее; более 4,5 – погибшее. Средневзвешенная величина для каждой породы рассчитывается по формуле:

$$K_{\text{ср.}} = (P_1 \times K_1 + P_2 \times K_2 + P_3 \times K_3 + P_4 \times K_4 + P_5 \times K_5) / 100,$$

где $K_{\text{ср.}}$ - средневзвешенная величина состояния породы,

P_i - доля каждой категории состояния в процентах,

K_i - индекс категории состояния дерева (1 - здоровое, 2 - ослабленное, 3 - сильно ослабленное, 4 - усыхающее, 5 – свежий и старый сухостой, ветровал, бурелом) (Руководство..., 2007).

2.2.2. Учет кладок яиц непарного шелкопряда

Метод определения плотности популяции непарного шелкопряда проводят преимущественно осенью по зимующей фазе.

Учет кладок яиц непарного шелкопряда производят на модельных деревьях, расположенных через равный интервал (2...5 м) при движении по непровешенной ходовой линии. Ходовую линию намечают либо по компасу, либо с используя заметные ориентиры (поваленное дерево, тропинка). Учет кладок яиц представляет собой осмотр комлевой части ствола (трещинки, следы от поранений). В тоже время определяют количество кладок на подростве, подлеске, пнях, растительном покрове, которые входят в состав площади, занятой этим деревом.

При проведении учета обследуют не менее 100 деревьев кормовых и сопутствующих пород, при низкой численности фитофага целесообразно провести осмотр еще 100 деревьев. Количество кладок для каждого дерева записывают отдельно, что позволяет вычислить встречаемость кладок в древостое. Для лабораторного анализа с каждого поднадзорного участка собирают не менее 10 кладок, если плотность фитофага низкая (при учетах в период I и II фаз вспышки), то собирают все найденные кладки. Яйцекладки помещают в бумажный пакет с указанием места и даты сбора.

Согласно сведениям, приведенным в литературном обзоре, «очагом» хвое- и листогрызущих насекомых является участок «леса, который заселен вредителем в любой фазе его развития численностью, которая повлекла повреждение крон

деревьев или которая угрожает им повреждением на 25 % и более» (Руководство..., 2007). В связи с этим, учитывая данные А. И. Ильинского (1965) количество яиц, превышающее 325 шт. на дерево, уже является очагом.

В ходе наших исследований при осеннем учете проводили обследование не менее 100 деревьев на выделе, при наличии постоянных пробных площадей (ППП), с нумерованными деревьями (не менее 100 на каждой площади) (Каменск-Уральский район Свердловской области,) учет плотности кладок проводили на конкретные деревья ежегодно.

Учет успешности перезимовки, сохранности и степени отрождения яиц из кладок проводили на PPP после полного отрождения гусениц и их подъема в крону (конец мая – начало июня) с учетом информации, полученной в ходе осеннего обследования о наличии вновь отложенных кладок на конкретных нумерованных деревьях. Учитывали разницу между количеством кладок осенью и весной, что позволяло установить степень механической сохранности кладок (количество поврежденных или уничтоженных кладок хищниками), а также степень отрождения яиц из неповрежденных кладок. Степень отрождения определяли пальпацией, к отродившимся кладкам относили те, из которых вышли все или большинство гусениц, при незначительной степени отрождения яиц кладку относили к не отродившимся.

2.2.3. Использование феромонов при организации мониторинга вредителей леса

Особи насекомых приводят к осуществлению внутривидовую связь между собой, в большинстве случаев, за счет химически активных компонентов – половых феромонов, которые насекомое выделяет в окружающую его среду, с целью предоставления какую-либо информации. При ведении надзора и борьбы с насекомыми, которые представляют лесопатологическую угрозу, необходимо определенное средство, которым являются половые феромоны. По типу передаваемой феромонами информации существует следующая классификация:

половые, агрегационные, следовые и феромоны тревоги. В наших исследованиях наибольший интерес вызывает первый тип. Функцию информирования особи о наличии другой, готовой к спариванию половой особи и ее местоположении производят половые феромоны. При феромонном мониторинге, необходимо задействовать определенную долю компонентов из состава феромона, с целью сориентировать полет и посадку вредителя рядом с источником. Создание соединения не преследует цель провоцировать поведение, связанное с ухаживанием и спариванием. Вредитель окажется в ловушке, просто при совершении посадки «рядом с мнимым половым партнером».

По своему облику феромонная ловушка напоминает специальное устройство, необходимое для отлова вредителей, которых привлекает источник феромона – диспенсером, помещенным внутрь ловушки. Проведение феромонного мониторинга осуществляют при помощи феромонных ловушек разнообразной конструкции. Конструкция влияет на уловистость и фиксацию насекомых. Материалом для изготовления ловушки являются: ламинированная бумага или пластик. Клеевые ловушки фиксируют насекомое посредством клеевой поверхности, к которой он прилипает.

Инсектицидные ловушки – «молочный пакет» представляют собой коробку без клеевой поверхности. По форме ловушка представляет собой 4хгранную прямоугольную призму с входными отверстиями на 4-х сторонах в верхней части ловушки и крыше, которые направляют имаго во входные отверстия. Данные ловушки удобны тем, что имеют достаточно большую емкость и в иностранной литературе носят название «ненасыщаемые». В качестве убивающего препарата в них используют инсектицидные пластинки. Применение феромонных ловушек данного типа можно считать самым удобным и экономически оправданным (Болезни и вредители..., 2004).

В своей работе мы применяли «феромонно-инсектицидные ловушки типа «молочный пакет», с диспенсерами, содержащими 500 мкг (+) – диспарлюра, и инсектицидными ловушками, пропитанными 2,2-дихлорвинилом-

диметилфосфатом (производство США)». Места вывешивания ловушек – ветви деревьев на высоте 1–1,2 м от земли.

Сроки лёта самцов непарного шелкопряда на северной границе ареала (г. Екатеринбург и его окрестности) учитывали в период с 2010 по 2016 г. Ловушки устанавливали непосредственно в городе Екатеринбурге, на 2 км Чусовского тракта, где расположен сад «Запад», озеро Глухое в двадцати километрах на юго-запад от Екатеринбурга и близ с. Покровское Свердловской области. Ловушки в г. Екатеринбурге и на втором километре Чусовского тракта проверяли один раз в день (утром). Учет в ловушках на участках с меньшей доступностью – «пригородная популяция» осуществляли не менее 1 раза в 2 недели.

2.2.4. Методика лабораторного исследования по влиянию температурного стресса на морфофизиологические показатели гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) из популяций разного географического происхождения в широтном градиенте

В качестве объектов исследования были отобраны кладки зауральской и нижеволжской географических популяций непарного шелкопряда. Для исследования яйцекладки собраны в 2013 г. в березовых лесах близ с. Покровское Свердловской области и в дубравах Волго-Ахтубинской поймы в окрестностях г. Волгоград. Яйцекладки зауральской популяции собирали сотрудники лаборатории ЛЗЛиЛ, яйцекладки нижеволжской популяции собраны заведующим лаборатории ЛЗЛиЛ Пономаревым В.И.

Выращивание проводили в климатической камере при 24 °С, влажности 60 %, режим освещения «день/ночь» – 16/8, в групповом режиме, на стандартной питательной среде (Ильиных, 1996). Выращивание в группах происходило в следующей схеме: «в чашках Петри объемом 100 мл содержали 20 гусениц 1-го возраста, 10 гусениц 2-го возраста, 5 гусениц 3-го возраста, 3 гусеницы 4-го возраста, по 2 гусеницы 5-го и последующих возрастов». Во время исследования учитывали такие показатели как возраст гусениц, момент перехода в следующий

возраст, смертность гусениц, пол и массу куколок. В варианте теплового стрессирования гусениц из каждой популяции, начиная с 7-го дня выращивания, ежедневно содержали в термостате при температуре 47 °С в течение часа. В варианте холодового стрессирования гусениц ежедневно содержали в холодильной камере при температуре 4... 5 °С в течение двух часов. Изначальное количество особей в каждом варианте выращивания – 100 шт. Температура и длительность стрессирования были подобраны с расчетом на сублетальное воздействие стрессового агента.

2.2.5. Методика лабораторного исследования по изучению зависимости морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в зависимости от условий температуры в период развития эмбриона

При проведении исследования изучали кладки из 2х популяций непарного шелкопряда: нижеволжской и зауральской. Зауральская популяция представлена кладками, собранными на территории Свердловского лесничества, точнее в березовых насаждениях Покровского мастерского участка в конце июля 2011 г. (заключительный год эруптивной фазы, плотность – 10–15 кладок на дерево) и в середине июля 2012 г. (фаза кризиса, плотность – 0,1–0,2 кладки на дерево), во время активного откладывания самками яйцекладок. Нижеволжская популяция представлена кладками, которые получили из тополевых насаждений Волго-Ахтубинской поймы близ с. Репино Волгоградской области в 2012 г. в начале августа и в 2013 г. в начале июля. На эти два года пришлась эруптивной фаза вспышки популяция (10–20 кладок на дерево).

Полученные кладки распределили по два варианта для того, чтобы набрать различную сумму летне-осенних эффективных температур, затем поместили в холодильник при 0...2°С с целью прохождения холодовой реактивации диапаузы. Даты лёта имаго, сбора кладок, прохождения холодовой части диапаузы и начала выращивания гусениц указаны в таблице 2.1.

Таблица 2.1 – Хронологическая схема вариантов эксперимента

Год	Лет самцов (число, месяц)	Сбор кладок (число, месяц)	СЭТ, полученные эмбрионами (градусо-дни)	Помещение кладок в холодильник	Начало выращивания гусениц
1	2	3	4	5	6
Зауральская популяция					
2011	19.07–10.8	29.07	620	05.09	30.01 2012
			980	27.09	02.02 2012
2012	03.07– 20.07	13.07	430	08.08	08.02 2013
			1230	29.09	10.02 2013
Нижеволжская популяция					
2012	04.06– 27.06	01.08	1500	16.09	23.03 2013
			1900	09.10	31.03 2013
2013	14.06– 22.07	08.07	430	03.08	26.01 2014
			1230	24.09	31.01 2014

Яйцекладки популяции с северной границы, которые собрали в 2011 г., оставили при комнатной температуре на 38 и 60 дней с целью накопления летне-осенних СЭТ. В среднем комнатная температура равна 22...24 °С, в результате накопленные СЭТ составили 620 и 980 градусо-дней соответственно (здесь и далее с учетом пороговой величины +7 °С).

Кладки нижеволжской популяции 2012 г., «учитывая средние температуры за период между окончанием активного лёта имаго самцов (конец июня), определенного по результатам феромонного мониторинга и сбора кладок, могли получить более 700 градусо-дней летне-осенних СЭТ. После сбора кладки закладывали в климатическую камеру Sanyo MLR352 H (Panasonic, Япония) при температуре 24 °С и влажности 60 % на 46 и 70 дней. С учетом ранее набранных температур для одного варианта общая СЭТ составила примерно 1 500 градусо-дней, а для второго варианта – 1 900 градусо-дней» (Пономарев и др., 2016).

Содержание кладок зауральской популяции (2012 г.) и нижеволжской популяции (2013 г.), собранных в период активного лета, для завершения формирования эмбриона проводили «в климатической камере 26 суток при 24 °С и влажности 60 % для набора 430 градусо-дней СЭТ. Для набора большей летне-осенней СЭТ – 1 230 градусо-дней – часть кладок дополнительно содержали в

климатической камере 52 дня» (Пономарев и др., 2016). За все время фотопериод климатической камеры был равен 16 часам днем и 8 часам ночью.

Определение времени окончания периода диапаузы и начало дружного выхода гусениц вычисляли на основании результатов регулярного (через каждые две недели) выставления части кладок на отрождение в климатическую камеру при температуре 24 °С и влажности 60 % после 1,5 месяца холодной реактивации каждого варианта. «Выращивание гусениц из кладок начинали в период дружного отрождения (доля отродившихся гусениц за 2 дня не менее 2/3 от общего количества яиц, выставленных на отхождение (не менее 300 шт.), когда длительность весеннего доразвития эмбриона варьировала незначительно» (Пономарев и др., 2016). «Гусениц обеих популяций выращивали как в групповом, так и в одиночном режиме содержания на искусственной питательной среде (ИПС) (Ильиных, 1996) в двух вариантах: 1) стандартном и 2) с добавлением кристаллогидрата сульфата железа ($\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$) из расчета 150 мг на 500 г среды, в климатической камере при температуре 24 °С и влажности 60 %, фотопериод: 16 ч – день, 8 ч – ночь» (Пономарев и др., 2016). Добавление $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ в ИПС связано с тем, что в предыдущих исследованиях было замечено понижение уровня выживаемости на стандартной ИПС гусениц зауральской популяции и повышение «потребности во внешних активаторах свободнорадикальных процессов» (Пономарев и др., 2009), что, скорее всего, «вызвано холодowymi стрессами в течение развития гусениц природной популяции в 2006–2008 гг. В эти годы в период развития гусениц (май–июнь) среднесуточные температуры до двух недель не поднимались выше 10...11°С. Добавление сульфата железа – сильного катализатора окислительных процессов – в искусственную питательную среду снимало данный синдром: отмечали сокращение времени развития, увеличение массы куколки, снижение смертности. Использование как одиночного, так и группового режимов выращивания обусловлено значительными различиями в проявлении эффекта группы в зависимости от адаптационных характеристик популяции, которые могли повлиять на результаты при групповом режиме выращивания» (Пономарев и др.,

2009). «Выращивание гусениц в групповом режиме проводили до окукливания, в одиночном режиме – до 3-го возраста, после чего их ликвидировали, кроме гусениц нижеволжской популяции сбора 2013 г., которых выращивали до окукливания. Групповое выращивание проводили по схеме, указанной в подпункте 2.2.3. При одиночном выращивании до 3-го возраста включительно гусениц выращивали в чашках Петри объемом 10 мл, в дальнейшем, до окукливания, – в чашках Петри объемом 100 мл. В течение эксперимента проводили учет возрастов гусениц, время перехода на следующий возраст, гибель особей, определяли пол куколок и измеряли их массу» (Пономарев и др., 2016).

2.2.6. Методика исследования по вычислению различия сумм эффективных температур необходимых для развития непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в зависимости от широтного происхождения популяции

Известно, что полное развитие самцов от стадии весеннего развития эмбрионов требует 930 гр•дн, самок – 990 гр•дн, осеннего развития эмбрионов – более 300 гр•дн при пороге развития 7 °С (Ильинский, 1965).

Расчет СЭТ, которую получили особи непарного шелкопряда при весенне-летнем развитии до имаго и полученную на эмбриональном периоде в природных условиях в разных популяциях, осуществляли на основе учета сроков лёта самцов (точка отсчета – медиана лета – около половины особей популяции завершили развитие) с использованием посуточных погодных данных метеостанций городов, в которых был проведен феромонный мониторинг (Сайт «Погода и климат»).

Для определения СЭТ был взят порог в 7°С, а температура свыше оптимальной – 25°С не учитывалась, так как после её достижения с ростом температуры скорость развития изменяется незначительно до входа в зону пессимума (32 °С), в которой развитие приостанавливается (Кожанчиков, 1950; Ильинский, 1965).

Для вычисления СЭТ, получаемой разными стадиями развития в популяциях непарного шелкопряда, использовали данные феромонного

мониторинга только в тех городах, в которых доступны достоверные данные по погодным условиям. Данные по ежедневному отлову непарного шелкопряда западносибирской популяции взяты из статьи А. В. Ильиных и С. А. Кривец (Ильиных, Кривец, 2011); данные по феромонному мониторингу нижеволжской популяции с периодическим учетом предоставлены начальником отдела защиты леса и лесопатологического мониторинга филиала ФБУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Волгоградской области» Г.А. Серым; информация по феромонному мониторингу в Бишкеке предоставлена кандидатом биологических наук Кыргызского национального аграрного университета им. Скрябина А.А. Орозумбековым; данные по феромонному мониторингу в Алма-Ате получены научным руководителем В.И. Пономаревым. Таблица 2.2 с указанием места, количества лет и количества точек учета при проведении феромонного мониторинга приведена ниже.

Таблица 2.2 – Места, количество лет и точек учета при проведении феромонного мониторинга

Город проведения мониторинга	Количество лет мониторинга	Количество феромонных ловушек в каждый год учета
Новосибирск	3 (2008–2010 гг.)	3
Томск	2 (2009–2010 гг.)	2
Екатеринбург	7 (2010–2016 гг.)	2-3
Волгоград	4 (2010–2012 гг.; 2014 г.)	2-7
Астрахань	4 (2011–2014 гг.)	2-4
Бишкек	3 (2009, 2012, 2013 гг.)	1
Алматы	1 (2007 г.)	2

2.2.7. Методика исследования по выявлению возможного влияния летне-осенних сумм эффективных температур на динамику плотности популяции непарного шелкопряда на северной границе ареала

Наблюдение за плотностью популяции непарного шелкопряда в Свердловской области осуществляли в окрестностях и самом городе Екатеринбурге, кроме того в 75 км юго-восточнее города Екатеринбурга –

Каменск-Уральском районе (березовые насаждения, входящие в зону очага непарного шелкопряда в 2005–2012 гг.). Кроме того, совместно с сотрудниками Свердловского филиала Челябинского центра защиты леса осуществляли фиксацию очагов в Тугулымском, Талицком, Тавдинском, Пышминском и Богдановическом районах (юго-восток Свердловской области), используя метод маршрутного обследования. Информация о плотности популяции на стадии яйцекладок во вновь возникших в 2016 г. очагах в Челябинской, Тюменской, Курганской областях получена в центрах защиты леса этих областей. При анализе гидротермических условий в районах исследования использовали метеоданные, размещенные на сайте «Погода и климат» (2017). Расчет СЭТ, необходимых для развития полной генерации вида, проводили по методике, приведенной выше.

Обработку данных проводили в программе Excel из пакета программ MS Office для Windows. Для статистической обработки материала использованы биометрические методы с применением элементарной описательной статистики, дисперсионного анализа в стандартном пакете программ StatSoft STATISTICA 6.0. for Windows. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой» (Пономарев и др., 2017).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Влияние дефолиации насаждений во время вспышки массового размножения непарного шелкопряда на их санитарное состояние на северной границе ареала

Анализ данных по дефолиации, зафиксированных сотрудниками лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Ботанического сада Уральского отделения Российской Академии Наук во время вспышки массового размножения приведен в таблице 3.1.

Таблица 3.1. Среднее значение (%) и дисперсия (стандартное отклонение) дефолиации на учетных площадях в разные годы

№ ППП	Дефолиация (%) в разные годы					
	2006	2007	2008	2009	2010	2011
3	56±16	9±11	14±13	38±13	63±12	48±13
4	60±18	фоновая	17±15	37±16	61±14	50±16
5	38±14	фоновая	фоновая	58±11	79±8	49±14
6	47±13	13±13	25±15	59±9	85±7	51±13

Примечание: 1) дефолиация приведена на конец активной откладки яиц самками; 2) фоновая дефолиация – не более 10-15% у всех деревьев

Согласно данным этой таблицы значительная дефолиация на ППП (более 50%) была зафиксирована в 2006, 2009, 2010 и 2011 гг. Более значительная дефолиация (свыше 75%) зафиксирована в 2010 г. на ППП №5 и №6. Дефолиация в 2007 и 2008 гг была незначительной в связи с аномально низкими температурами вегетационного сезона в период развития гусениц младших возрастов. Эти аномально низкие температуры могли быть основной причиной затяжной эруптивной фазы вспышки (Пономарев и др, 2016).

Динамика санитарного состояния всех здоровых деревьев на ППП приведена в таблице 3.2. Деревья 5-6 категории на этих площадях до вспышки

массового размножения были в небольшом количестве (ППП №3 – 4 %, ППП №4 – 3 %, ППП №5 – 3 %, ППП №6 – 2 %) эти деревья в учет при анализе мы не брали, так как в задачу входила оценка изменения санитарного состояния деревьев, подвергшихся зоогенной дефолиации. В таблице 3.2 приведены данные по санитарному состоянию насаждения перед вспышкой, на год кризиса вспышки и через каждые три года после вспышки.

Таблица 3.2. Динамика санитарного состояния насаждений в очагах массового размножения непарного шелкопряда в устойчиво свежих лесорастительных условиях

ППП/год	2005	2012	2015	2018
	Санитарное состояние			
ППП 3	1,4	2,0	2,7	2,7
ППП 4	1,1	2,1	2,6	2,8
ППП 5	1,1	2,0	2,4	2,6
ППП 6	1,4	2,0	2,3	2,7

Данные показывают, что на 2005 г насаждения на всех ППП относились к категории здоровых. После вспышки массового размножения они перешли в категорию ослабленных, через 3 года (2015 г) насаждения на двух площадях (№3, №4) были сильно ослаблены, на ППП №5, №6 – ослабленные, еще через 3 года (2018 г) на всех площадях насаждения относились к сильно ослабленным.

Распределение по категориям состояния до и после вспышки отдельных деревьев представлено в таблице 3.3.

Таблица 3.3. Распределение деревьев на ППП по категориям состояния (%)

ППП	2005 год						2018 год					
	Категории состояния											
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
ППП3	60	40						68	17	2		13
ППП4	91	9					3	50	30	7	1	9
ППП5	86	14					2	63	26	3		6
ППП6	58	42					1	48	42	2	2	5

Согласно данным этой таблицы, через 7 лет после окончания вспышки в насаждениях практически не осталось здоровых деревьев, и от 30 до 50% деревьев перешли в категории сильно ослабленных, усыхающих и сухостоя.

Таким образом, в течение 6 лет после вспышки массового размножения непарного шелкопряда происходило последовательное ухудшение санитарного состояния насаждения. Для того чтобы установить, является ли ухудшение состояния насаждений следствием именно зоогенной дефолиации, либо на санитарное состояние могли повлиять другие факторы, был проведен анализ санитарного состояния деревьев, подверженных разной степени дефолиации. В связи с тем, что насаждения в значительной степени были подвержены дефолиации трижды, а также в связи с тем, что была установлена высокая положительная корреляция дефолиации одних и тех же деревьев в разные годы (Пономарев, 2011), критерием разделения деревьев по степени дефолиации была выбрана дефолиация 2010 г, как наиболее значительная.

Были проанализированы 2 категории дефолиации: 50% и менее и 75% и более. Результаты, приведенные в таблице 3.4, показывают, что все деревья, подвергшиеся в 2010 г. дефолиации как значительной, так и незначительной, до вспышки массового размножения относились к категории здоровые либо ослабленные. У деревьев с небольшой степенью дефолиации (50% и менее) состояние ухудшилось незначительно, в то время как у деревьев с дефолиацией 75% и более ухудшение санитарного состояния более значимое. Учитывая, что деревья находятся на одних и тех же площадях, резкое ухудшение санитарного состояния деревьев, подвергшихся значительной дефолиации связано именно с ее последствиями. Одна из причин – поражение бактериальной водянкой (Пономарев и др., 2013).

Таблица 3.4. Динамика санитарного состояния деревьев, подвергшихся разной степени дефолиации (среднее значение и стандартное отклонение)

	ПППЗ		ППП4		ППП5		ППП6	
	2005 год	2018 год	2005 год	2018 год	2005 год	2018 год	2005 год	2018 год
	Санитарное состояние							
Дефолиация 50% и ниже	1,2±0,5 а	2,0±1,3 а	1,0±0,3 а	2,2±1,2 а	-*	-	-	-
Дефолиация 75% и выше	1,5±0,5 а	3,2±1,3 б	1,2±0,3 а	3,6±1,2 б	1,2±0,3	2,5±1,2	1,4±0,5	2,6±1,0

Примечание: * – дефолиация менее 50% в 2010 г отсутствует. Достоверные различия ($P < 0,05$) в пределах одного года мониторинга показаны разными буквами

Таким образом, анализ последствий дефолиации непарным шелкопрядом насаждений в период вспышки массового размножения на северной границе ареала показал, что данное явление приводит к значительному ослаблению насаждений, что требует проведения мероприятий по предотвращению дефолиации. Такие мероприятия проводят на основании прогнозов, которые включают в себя и анализ влияния абиотических факторов на популяционные показатели филофага.

3.2 Реакция гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на температурный стресс в зависимости от широтного градиента ареала популяции

Согласно закону оптимума (Ибрагимова и др., 2012) воздействие любого экологического фактора имеет определенные пределы положительного влияния на живые организмы – зона оптимума – диапазон действия фактора, который наиболее благоприятен для жизнедеятельности. Отклонение от зоны оптимума определяет зону пессимума, в пределах которой организм испытывает угнетение. Минимально и максимально переносимые значения фактора — это критические точки, за которыми организм гибнет (рисунок 3.1).

Аномальные температурные условия могут влиять на гусениц на постоянной основе – находиться ниже пессимума, что приводит к состоянию

оцепенения и дальнейшей гибели особи, либо при кратковременном экстремальном воздействии провоцировать стресс.



Рисунок 3.1 – Зависимость действия экологического фактора от его интенсивности (Ибрагимова и др., 2012)

В данной главе рассмотрены результаты эксперимента, в течение которого кратковременное резкое изменение температуры до критической приводит к стрессированию насекомого.

По мнению ряда авторов (Козлов, 1973; Чернов, 1992; Гацура, 1992), перекисное окисление липидов (ПОЛ) является одним из основных механизмов регуляции, обеспечивающих функционирование мембран, от которого, в свою очередь, зависит регулирование многих внутриклеточных процессов. Механизм мембранотропного действия ПОЛ основан на модификации липидного бислоя посредством регулирования обмена ненасыщенных жирных кислот на насыщенные и наоборот. ПОЛ представляет собой один из наиболее распространенных видов свободно-радикальных процессов в организме.

«Фенольные антиокислители, при осуществлении направленной регуляции ферментативного ПОЛ, принимают активное участие в формировании механизмов адаптации к стрессу, как на уровне клетки, так и всего организма. В условиях чрезмерно сильного или длительного экстремального воздействия это вызывает сдвиг окислительно-восстановительного равновесия в тканях в сторону усиления необратимых свободно-радикальных процессов перекисления,

главным образом за счет неконтролируемого роста неферментативного аскорбат-зависимого ПОЛ» (Сорокина, 1997).

«Стрессовая ситуация провоцирует усиление поставки различных радикальных и перекисных соединений из электронно-транспортных систем из-за сбоя их работы, который вызван разобщением окислительного фосфорилирования, подавлением активности терминальных оксидаз и оксигеназ. Весь этот процесс вызывает значительную активацию НАДФН- и аскорбат-зависимого ПОЛ, который можно наблюдать на этапе “тревоги”. Большое количество публикаций удостоверяет, что усиление ПОЛ в организме на тепловой и холодной стресс, является составной частью общего адаптационного синдрома» (Сорокина, 1997).

Ранее проведенные в лаборатории эксперименты по влиянию стрессового температурного воздействия, посредством кратковременных циклически повторяемых резких изменений (увеличений) температуры, на особой популяции непарного шелкопряда с северной границы ареала (зауральская популяция) (кладки 2009–2010 гг.) показали, что реакция гусениц на тепловой стресс во всех случаях выражалась в увеличении процента выживших гусениц, достоверном снижении массы куколок самок, значительном увеличении количества темноокрашенных гусениц. Установлено отсутствие различий по скорости развития. Биохимический анализ показал, что при тепловом стрессе во всех случаях происходит увеличение активности ДОФА-оксидазы. Было сделано предположение, что повышение выживаемости гусениц связано с активизацией ПОЛ (Пономарев, 2014).

Позднее было принято решение повторить проведенные эксперименты по тепловому стрессированию и расширить их, добавив варианты с холодным стрессированием для оценки неспецифического действия стресса разной направленности, но одной природы.

Результаты эксперимента с кладками 2013 г. показали также более высокую выживаемость регулярно стрессируемых особей зауральской популяции в варианте теплового стресса. При этом значительно снижался уровень

каннибализма среди гусениц (таблица 3.5). Различия в выживаемости особей нижеволжской популяции в разных вариантах стрессового воздействия не столь явные, однако, как и у особей зауральской популяции тепловое стрессирование привело к заметному снижению каннибализма.

Таблица 3.5 – Выживаемость гусениц, доля каннибализма гусениц от общей смертности, длительность развития гусениц, масса куколок и количество темноокрашенных гусениц непарного шелкопряда

Вариант	Выживаемость гусениц, %					
	Зауральская популяция			Нижеволжская популяция		
	N	Выживаемость %	Каннибализм %	N	Выживаемость %	Каннибализм %
1	2	3	4	5	6	7
Контроль	6	6 a	52	45	45 c,d	25
Тепловой стресс	22	22 b	5	58	58 d	10
Холодовой стресс	14	14 a,b	43	34	34 c	20
Длительность развития гусениц, дни						
	N	самцы	самки	N	самцы	самки
Контроль	6	62±20* a	59±9 a	45	54±8 ab	60±11 ab
Тепловой стресс	22	55±7 a	56±4 a	58	51±7 a	55±7 a
Холодовой стресс	14	53±11 a	62±8 a	34	57±9 b	66±12 b
Масса куколок, мг						
	N	самцы	самки	N	самцы	самки
Контроль	6	229±87*a	447±172 ab	45	283±96 a	649±226 ab
Тепловой стресс	22	257±72 a	637±151 a	58	343±121 b	783±186 a
Холодовой стресс	14	274±90 a	488±86 b	34	312±93 ab	629±174 b
Количество темноокрашенных, шт						
	N	самцы	самки	N	самцы	самки
Контроль	6	1 a	0 a	45	8 a	10 a
Тепловой стресс	22	3 a	4 a	58	7 a	14 a
Холодовой стресс	14	3 a	5 a	34	1 a	6 a

Примечание: * – стандартное отклонение; достоверные различия показаны разными буквами: выживание, каннибализм и количество темноокрашенных гусениц – χ^2 , $p < 0.05$; остальные варианты – t-критерий ($p < 0,05$)

Изменение длительности развития гусениц под действием температурного стрессирования проявилось только у особей нижеволжской популяции (таблица 3.5). Так, и самцы и самки в варианте теплового стрессирования развивались достоверно быстрее, чем в варианте холодового стрессирования, но с контролем различий не отмечено. Возможно, отставание в скорости развития гусениц, подвергавшихся холодовому стрессированию, основано на уменьшении суммы эффективных температур развития в течение суток.

Можно так же отметить более высокую массу куколок (таблица 3.5) в варианте теплового стрессирования у особей нижеволжской популяции, достоверно отличающуюся от контроля у самцов, и проявляющуюся на уровне недостоверных тенденций у самок. Увеличения темноокрашенных гусениц при тепловом стрессировании отмечено не было (таблица 3.5).

Сравнивая реакции на температурное стрессирование особей исследуемых популяций, можно отметить, что наблюдаются изменения морфофизиологических показателей в ответ на тепловой стресс: рост выживаемости, снижение каннибализма. Значительные изменения в вариантах холодового стресса по сравнению с контролем отсутствуют. Исходя из этого, можно сделать вывод, что перекисное окисление липидов мембран не является единственной причиной повышения выживаемости при тепловом стрессе. Отличия в реакции на тепловой стресс у гусениц разных популяций могут быть связаны с широтным происхождением популяции.

3.3 Различие СЭТ, необходимой для развития непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в зависимости от широтного происхождения популяции

В связи с тем, что изменение выживаемости при тепловом стрессе непарного шелкопряда может зависеть от широтного происхождения популяции, на основании данных феромонного мониторинга был проведен анализ длительности развития активных стадий непарного шелкопряда в разных частях ареала. Известно, что получение необходимого количества тепла в регионах с

выраженной сезонностью определяет успешность завершения активных фаз и подготовки к переживанию неблагоприятного периода в различных формах покоя (от оцепенения до диапаузы). В лесной энтомологии для оценки этого показателя обычно прибегают к подсчету СЭТ.

Основываясь на результатах феромонного мониторинга за несколько лет (Приложение 2, таблицы 3–11) и посуточных метеоданных, был проведен расчёт СЭТ полученных для достижения имагинальной стадии особями из 7 точек, сопряженных с разными частями ареала: северной частью – Екатеринбург, Томск, Новосибирск; центральной – Волгоград и Астрахань; южной – Бишкек и Алма-Ата (рисунок 3.2).

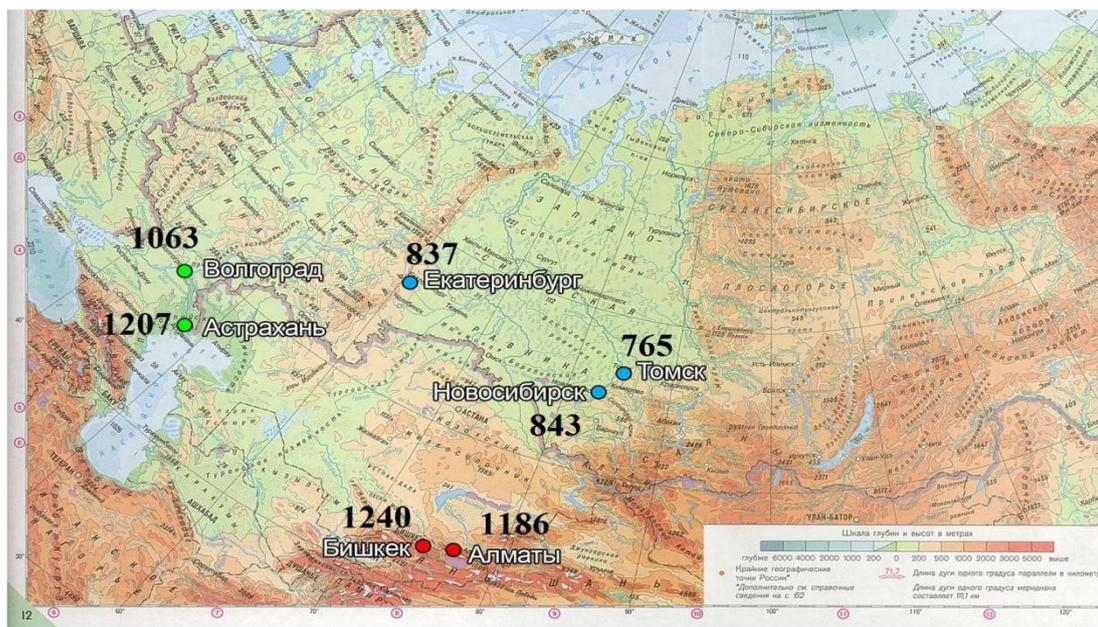


Рисунок 3.2 – Средние значения СЭТ развития до стадии имаго

Были рассчитаны СЭТ на начало, медиану и конец лета самцов.

По литературным данным (Кожанчиков, 1950; Ильинский, 1965), для завершения развития от весеннего позднеэмбрионально доразвития до имагинальной стадии требуется СЭТ, равная 930–990 градусо-дням при пороге развития в 7 °С. Расчет СЭТ необходимых для достижения имагинальной стадии на основании феромонного мониторинга показал, что в северной части ареала СЭТ развития значительно ниже, чем в центральной и южной частях ареала (рисунок 3.3). Для Екатеринбурга среднемноголетняя СЭТ на медиану лета

составила 837 гр•дн при экстремумах 644 и 1147 гр•дн; в Новосибирске – 843 гр•дн при экстремумах 705 и 1051 гр•дн, в Томске – 765 гр•дн при экстремумах 664 и 884 гр•дн; в Волгограде – 1063 гр•дн при экстремумах 681 и 1571 гр•дн, в Астрахани – 1207 гр•дн при экстремумах 771 и 1745 гр•дн, в Алма-Ате – 1186 гр•дн при экстремумах 1056 и 1577 гр•дн, в Бишкеке – 1240 гр•дн при экстремумах 863 и 1703 гр•дн.

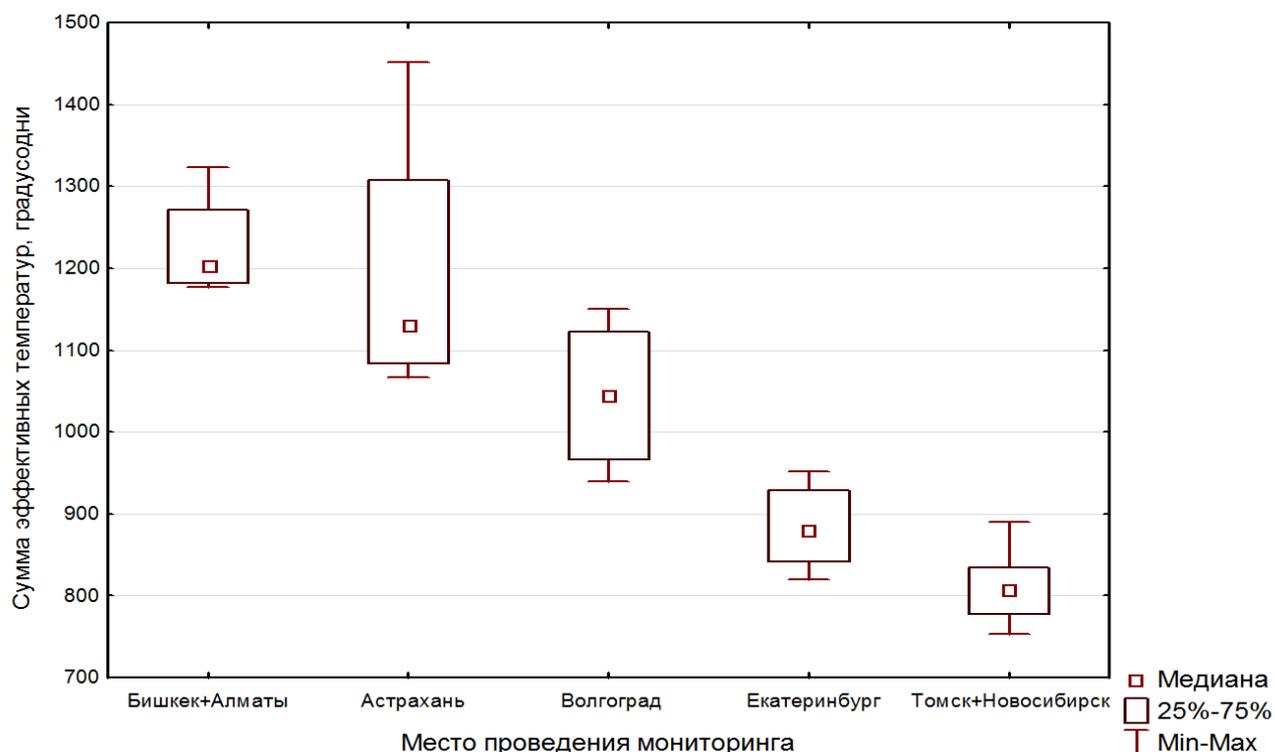


Рисунок 3.3 – Диапазон СЭТ развития непарного шелкопряда от позднеэмбриональной до имагинальной стадии в разных частях ареала вида, рассчитанный от даты стабильного перехода через пороговые температуры (7 °С) и до медианы лёта самцов

Согласно данным А.И. Ильинского (1965), И.В. Кожанчикова (1950) весеннее-летнее развитие особей непарного шелкопряда до имаго (включая весеннее доразвитие эмбрионов) требует 930–990 градусо-дней, а летнее-осеннее развитие яиц – около 300 градусо-дней СЭТ при пороге 7 °С. Для разных популяций и в пределах одной популяции СЭТ и пороги развития значительно отличаются. Согласно анализу В.Л. Мешковой (2009), по данным разных авторов, СЭТ, которая необходима для осеннего развития эмбрионов может составлять от

260 до 500 градусо-дней, при этом значительную вариативность можно наблюдать в пределах одной популяции.

Анализ полученных данных показал, что особи непарного шелкопряда в южных и центральных частях ареала за время наблюдения всегда получали СЭТ, необходимую для устойчивого существования, равную 1200 градусо-дням и выше. В тоже время на северной границе ареала теплообеспеченность находится на границе или ниже необходимых (по литературным данным) для сохранения присутствия вида в этих регионах градусо-дней, однако это не препятствует ни сохранению ареала на этих территориях, ни возникновению вспышек массового размножения (рисунок 3.4). В отдельные годы летнее-осенняя СЭТ, полученная эмбрионами в этих регионах была меньше 300 градусо-дней (таблица 3.6). Более того, в 2017 году высокая численность непарного шелкопряда отмечалась и на более северных широтах: юго-восток Свердловской области, север Тюменской области.

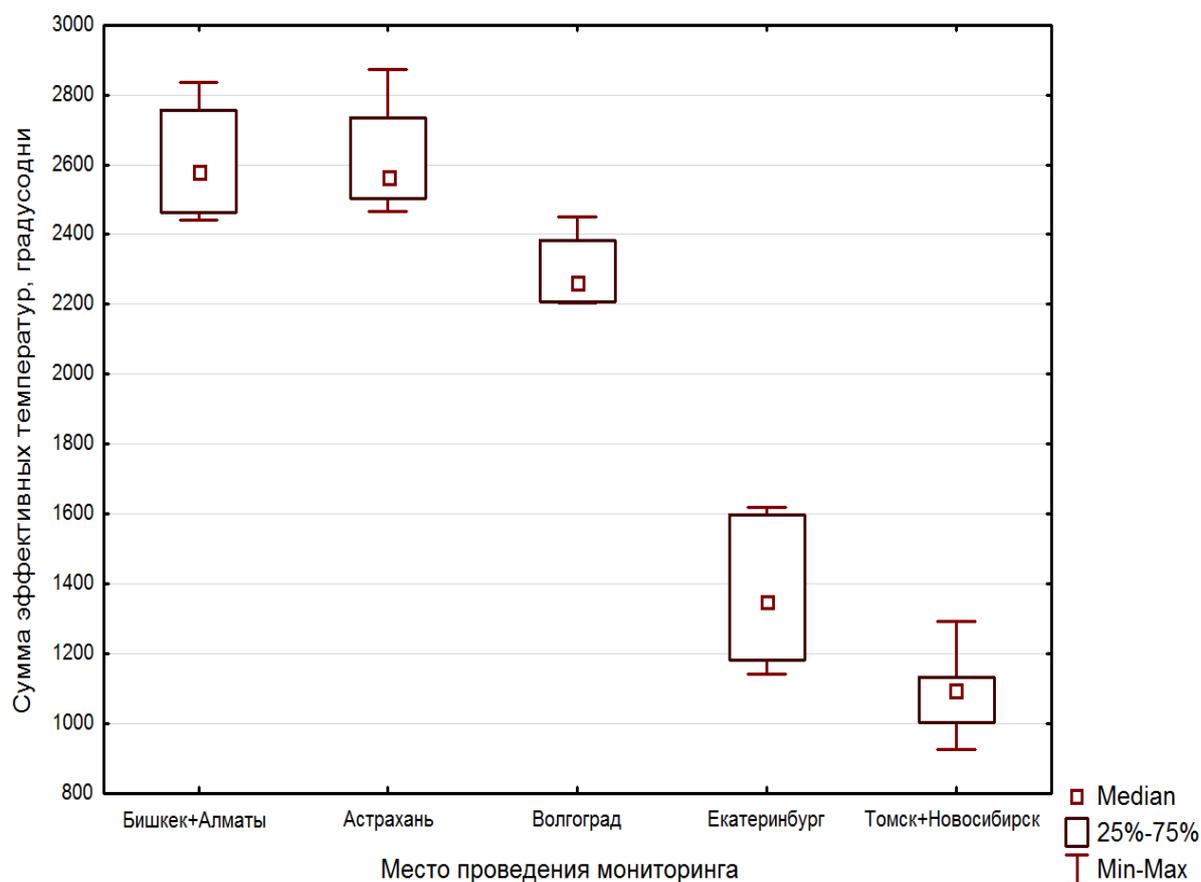


Рисунок 3.4 – Диапазон теплообеспеченности за вегетативный сезон в районах проведения наблюдений в годы мониторинга (порог 7 °С)

Таблица 3.6 – Летне-осенняя СЭТ по феромонному мониторингу

Город (лесничество)	Точка	Год	СЭТ вегетационного сезона	Начало лета	Медиана	Конец лета
1	2	3	4	5	6	7
Волгоград (Среднеахтубинское)	№ УПН-3 № Ловушки-6	2010	2305	1365	1296	850
Волгоград (Среднеахтубинское)	№ УПН- 4 № Ловушки-7	2010	2305	1296	1296	1012
Волгоград (Лещевское)	№ УПН-1	2011	2132	1152	1029	795
Волгоград (Каршевитское)	№ УПН-1	2011	2132	1239	1011	741
Волгоград (Лещевское)	№ УПН-1 № Ловушки-1	2012	2451	1672	1531	1365
Волгоград (Лещевское)	№ УПН-1 № Ловушки-2	2012	2451	1672	1547	1401
Волгоград (Лещевское)	№ УПН-1 № Ловушки-3	2012	2451	1672	1547	1453
Волгоград (Лещевское)	№ УПН-1 № Ловушки-4	2012	2451	1705	1601	1470
Волгоград (Волгоградское)	№ УПН -1 (113\58) № Ловушки-1	2012	2451	1758	1565	1365
Волгоград (Волгоградское)	№ УПН-2 № Ловушки-4	2012	2451	1758	1583	1453
Волгоград (Волгоградское)	№ УПН-3 № Ловушки-7	2012	2451	1758	1601	1453
Астрахань (Икрянинское)	Кв 55 выд 1 № Ловушки 1	2011	2328	1540	1243	759
Астрахань (Икрянинское)	Кв 38 выд 2 № Ловушки 2	2011	2328	1540	1243	831
Астрахань (Икрянинское)	Кв 55 выд 1 № Ловушки 1	2012	2678	1427	1166	915

Продолжение таблицы 3.6

1	2	3	4	5	6	7
Астрахань (Икрянинское)	Кв 38 выд 2 № Ловушки 2	2012	2678	1427	1166	915
Астрахань (Икрянинское)	Кв 31 выд 7 № Ловушки 3	2012	2678	1427	1292	915
Астрахань (Икрянинское)	№ УПН-1 № Ловушки-1	2013	2438	1646	1216	846
Астрахань (Икрянинское)	№ УПН-2 № Ловушки-2	2013	2438	1646	1338	964
Астрахань (Икрянинское)	№ УПН-3 № Ловушки-3	2013	2438	1646	1216	964
Астрахань (Икрянинское)	№ УПН-3 № Ловушки-4	2013	2438	1646	1216	964
Астрахань (Икрянинское)	№ УПН-1 № Ловушки-1	2014	2512	1678	1418	1065
Астрахань (Икрянинское)	№ УПН-2 № Ловушки-2	2014	2512	1678	1418	1119
Астрахань (Икрянинское)	№ УПН-3 № Ловушки-3	2014	2512	1678	1119	1065
Волгоград (Среднеахтубинское)	Д	2014	2204	1428	1250	917
Волгоград (Среднеахтубинское)	Кв 35 выд 20	2014	2204	1439	1268	917
Волгоград (Среднеахтубинское)	Кв 35 выд 26	2014	2204	1428	1232	917
Волгоград (Среднеахтубинское)	Кв 53 выд 14	2014	2204	1428	1268	1013
Волгоград (Среднеахтубинское)	Кв 22 выд 10	2014	2204	1362	1215	917
Алматы (Кайнар)	Точка-2	2007	2397	1323	1168	805
Алматы (Кайнар)	Точка-6	2007	2397	1323	1220	920
Бишкек (Первомайский район)	Ловушка №1	2009	2225	1314	988	692

Окончание таблицы 3.6

1	2	3	4	5	6	7
Бишкек	Ботанический сад	2012	2630	1533	1288	909
Бишкек	Ботанический сад	2013	2417	1536	1222	813
Екатеринбург	Город	2010	1540	881	626	375
Екатеринбург	Город	2011	1297	707	463	309
Екатеринбург	Город	2012	1618	855	685	613
Екатеринбург	Город	2013	1348	545	490	303
Екатеринбург	Город	2014	1142	392	287	180
Екатеринбург	Город	2015	1182	475	412	219
Екатеринбург	Город	2016	1598	911	734	609
Екатеринбург	сад «Запад»	2010	1540	866	518	267
Екатеринбург	сад «Запад»	2011	1297	530	360	247
Екатеринбург	сад «Запад»	2012	1618	721	631	480
Екатеринбург	сад «Запад»	2013	1348	545	490	222
Екатеринбург	сад «Запад»	2014	1142	304	190	77
Екатеринбург	сад «Запад»	2015	1182	377	306	175
Екатеринбург	сад «Запад»	2016	1598	825	734	420
Новосибирск	Кольцово	2008	1292	519	387	230
Новосибирск	Кольцово	2009	1132	425	311	96
Новосибирск	Кольцово	2010	1133	421	294	98
Томск	Академгородок	2009	1003	290	242	138
Томск	Академгородок	2010	925	253	135	40

В северной части ареала непарного шелкопряда СЭТ развития до имагинальной стадии значительно ниже, чем в других его частях, что может быть обусловлено как прессом отбора, элиминирующего особей с длительным развитием, так и адаптационными характеристиками популяции. Можно сделать предположение, что небольшие СЭТ, полученные эмбрионами на северной границе ареала могут сказаться на показателях развития последующего поколения.

3.4 Влияние температурных условий в период эмбрионального развития на морфофизиологические показатели постэмбриональных стадий непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.)

Исходя из результатов, приведенных в предыдущей главе, наиболее уязвимая стадия по сумме эффективных температур (СЭТ) на северной границе ареала – раннеэмбриональная. В связи с этим, значительный интерес представляет

собой исследование по влиянию летне-осенней СЭТ, которую получают эмбрионы, на морфофизиологические показатели особей непарного шелкопряда популяций разного широтного происхождения в период постэмбрионального развития. Такое исследование позволит уточнить адаптационные механизмы выживания насекомых в зависимости от широтного градиента.

Согласно данным В.И. Пономарева (2012), существует статистически значимое влияние летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами, на рост и развитие гусениц в последующем сезоне. Анализ результатов показал, что в зависимости от величины летне-осенней СЭТ, происхождения популяции, года сбора кладок, влияние летне-осенних СЭТ на показатели роста и развития постэмбриональных стадий непарного шелкопряда имеет различия.

При анализе результатов лабораторных исследований, проведенных в лаборатории ЛЗЛиЛ Ботанического сада УрО РАН выявлено, что наиболее значительные различия в длительности развития гусениц до окукливания и массе куколок при групповом выращивании в зауральской популяции отмечены при существенной разнице в летне-осенней СЭТ (кладки 2012 г.) на каждом варианте ИПС (таблица 3.7). Наиболее устойчивые различия наблюдали в длительности развития, независимо от варианта питательной среды. Основные различия были связаны с длительностью развития в младших (I–II) возрастах. Различия, установленные между вариантами, получившими разную летне-осеннюю СЭТ по массе куколок, вероятно, связаны с влиянием длительности развития гусениц на массу куколок. По литературным данным (Пономарев и др., 2012) у зауральской популяции отмечена отрицательная ($-0,53$) корреляция средней длительности развития гусениц со средней массой куколок на ИПС в период депрессии численности непарного шелкопряда (с 1994 по 2003 г.). На косвенную связь массы куколок с СЭТ также указывает отсутствие отличий при выращивании гусениц на ИПС с содержанием сульфата железа (кладки 2012 г.), в котором, по сравнению с вариантом выращивания на ИПС без добавления сульфата железа скорость развития более высока. Анализ результатов выращивания гусениц в одиночном режиме в тех же вариантах (таблица 3.8) показал, что различия в

Таблица 3.7 – Показатели развития гусениц и масса куколок особей непарного шелкопряда из кладок, собранных в ареале зауральской популяции и получивших различные СЭТ в летне-осенний период (групповой режим)

Показатели	Кладки 2011 г.				Кладки 2012 г.			
	Питательная среда							
	ИПС		ИПС Fe ²		ИПС		ИПС Fe ²	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни							
	620	980	620	980	430	1230	430	1230
Н исходное, шт.	100	75	100	75	100	80	100	80
Длительность развития до 3 возраста, дни	20,3±0,5 a	22,3±0,6 b	12,2±0,3A	13,3±0,4b	20,2±0,6 a	25,6±0,8 b	15,3±0,5 a	21,8±0,7 b
Выживаемость до 3 возраста, %	62	57	96	99	73	60	78	75
Развитие до окукливания ♀, дни	55,5±1,5	52,8±2,4	36,5±0,7A	38,4±0,6b	48,3±1,2 a	54,4±1,2 b	41,6±1,0 a	49,1±1,0 b
Развитие до окукливания ♂, дни	50,5±2,0	55,4±2,9	31,7±0,5	31,9±0,6	44,1±0,8 a	53,7±3,5 b	39,5±1,0 a	46,1±1,3 b
Масса куколки ♀, мг	1061±77	981±51	1310±43	1334±59	1016±49 a	830±70 b	806±47	837±47
Масса куколки ♂, мг	391±83	327±21	526±16a	479±15b	432±14 a	342±25 b	376±15	386±33
Выживаемость до окукливания, %	34	31	89	97	65	47	77	70
Половой индекс ♀/(♀±♂)	0,59	0,39	0,55	0,60	0,57	0,46	0,55	0,66
Количество возрастов у гусениц, ♀	6,8±0,1	6,6±0,2	5,7±0,1	5,8±0,1	6,1±0,1	6,2±0,1	5,9±0,1	6,1±0,1
Количество возрастов у гусениц, ♂	5,9±0,2 a	6,5±0,1 b	5,1±0,1	5,0±0,1	5,8±0,1 a	6,2±0,1 b	5,4±0,1a	5,9±0,1B

Примечание: представлены средние арифметическое значение и стандартная ошибка; статистически значимые различия внутри варианта среды ($p < 0,05$) показаны разными буквами; статистически значимые различия по выживаемости и половому индексу отсутствуют

Таблица 3.8 – Длительность развития гусениц, их выживаемость особей непарного шелкопряда до 3-го возраста, из кладок, собранных в ареале зауральской популяции и получивших различные СЭТ в летне-осенний период (одиночный режим)

Показатели	Кладки 2011 г.				Кладки 2012 г.			
	Питательная среда							
	ИПС		ИПС Fe ²		ИПС		ИПС Fe ²	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни							
	620	980	620	980	430	1230	430	1230
Н исходное, шт.	40	40	40	40	50	40	50	40
Длительность развития до 3 возраста, дни*	20,4±0,5	20,2±0,6	11,7±0,3	11,4±0,3	16,6±0,6a	20,8±0,7B	12,9±0,4a	16,4±0,8b
Выживаемость до 3 возраста, %*	93	100	100	100	82	90	92	88

Примечание: представлены средние арифметическое значение и стандартная ошибка; статистически значимые различия внутри варианта среды ($p < 0,05$) показаны разными буквами; статистически значимые различия по выживаемости отсутствуют

длительности развития гусениц младших возрастов при существенной разнице в летне-осенней СЭТ, полученной на эмбриональной стадии, наблюдается и в этом случае. То есть различия, стабильны как при групповом, так и при одиночном выращивании.

Стоит отметить, что при незначительной разнице в летне-осенней СЭТ (кладки 2011 г.) в одиночном режиме выращивания на обоих вариантах ИПС различия отсутствуют, а в групповом режиме (таблица 3.7) различия по длительности развития гусениц до 3-го возраста в 1–2 дня статистически значимы. При существенном различии в летне-осенней СЭТ в одиночном режиме выращивания эта разница составляет 3,5–4 дня, а в групповом – 5–6 дней. Следовательно, в групповом режиме выращивания происходит более замедленное развитие в младших возрастах (по сравнению с одиночным режимом) гусениц, при получении на стадии эмбриона дополнительной летне-осенней СЭТ.

В целом, анализируя результаты проведенных выращиваний, можно прийти к выводу о том, что при существенном увеличении летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами, у гусениц зауральской популяции отмечено замедление развития. При этом, оно не зависит ни от состава корма, ни от режима выращивания. В первую очередь, оно связано с замедлением развития в младших возрастах.

В отличие от зауральской популяции, анализ развития гусениц нижеволжской популяции с разной летне-осенней СЭТ привело к менее однозначным результатам (таблица 3.9). При большой летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами и незначительной ее разнице между вариантами, различия морфофизиологических показателей гусениц и куколок отсутствуют вне зависимости от состава ИПС (кладки 2012 г.). Отсутствуют различия по длительности развития гусениц в младших возрастах и в одиночном режиме выращивания (таблицы 3.9, 3.10). В случае значительной разницы по летне-осенней СЭТ между вариантами (кладки 2013 г.) у самцов различие по

Таблица 3.9 – Показатели развития гусениц и масса куколок непарного шелкопряда из кладок, собранных в ареале нижеволжской популяции и получивших различные СЭТ в летне-осенний период (одиночный и групповой режим)

Показатели	Кладки 2012 г.				Кладки 2013 г.			
	Групповое выращивание				Групповое выращивание		Одиночное выращивание	
	Питательная среда							
	ИПС		ИПС Fe ²		ИПС		ИПС	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни							
	1500	1900	1500	1900	430	1230	430	1230
Н исходное, шт.	100	80	100	80	100	100	50	50
Развитие до 3 возраста	21,2±0,8	19,5±0,8	21,0±0,7	20,4±0,1	20,2±0,9	19,7±0,5	16,7±0,6	17,7±0,7
Выживаемость до 3 возраста, %	54	74	53	66	82	85	92	94
Развитие до окукливания, дни, ♀	62,8±4,0	65,3±3,7	50,6±1,5	47,1±1,3	62,3±1,4 a	69,1±1,7 b	61,8±1,7 a	67,9±2,3 b
Развитие до окукливания, дни ♂	54,0±2,3	49,0±3,6	47,1±1,4	45,1±1,4	58,0±1,5	60,1±1,0	57,4±2,4	63,4±2,5
Масса куколки ♀, мг	598±77	626±99	1109±80	1262±79	992±64	844±60	1418±109	1237±122
Масса куколки ♂, мг	254±11	343±49	435±25	421±23	377±22	335±18	432±29	398±30
Выживаемость до окукливания, %	9	20	47	52	64	69	82	82
Половой индекс ♀/(♀±♂)	0,57	0,63	0,43	0,49	0,55	0,49	0,49	0,49
Количество возрастов у гусениц, ♀	7,3±0,5	7,0±0,3	6,9±0,1	7,1±0,1	6,9±0,1	7,1±0,1	6,9±0,1	7,0±0,1
Количество возрастов у гусениц, ♂	6,0±0,0	6,2±0,3	6,3±0,1	6,3±0,1	6,3±0,1	6,3±0,1	6,3±0,1	6,5±0,1

Примечание: представлены средние арифметическое и стандартная ошибка; статистически значимые различия внутри варианта среды ($p < 0,05$) показаны разными буквами; статистически значимые различия по выживаемости отсутствуют

длительности развития недостоверно. Достоверное увеличение длительности развития отмечено только для самок из варианта с большой летне-осенней СЭТ как при групповом, так и при одиночном выращивании. Но такое увеличение происходит не за счет увеличения длительности развития гусениц в младших возрастах, как у зауральской популяции, а за счет увеличения длительности развития старших возрастов. Различие в массе куколок при разной летне-осенней СЭТ статистически не значимо. Таким образом, у особей нижеволжской популяции эффект влияния дополнительной летне-осенней СЭТ выражен значительно слабее, чем у особей зауральской популяции.

Таблица 3.10 – Показатели развития гусениц непарного шелкопряда до 3-го возраста (одиночный режим), из кладок нижеволжская популяция (2012 г.), получивших различные СЭТ в летне-осенний период

Показатели	Питательная среда			
	ИПС		ИПС Fe ²	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни			
	1500	1900	1500	1900
Н исходное, шт.	50	50	50	50
Длительность развития, дни	15,0±0,6	15,1±0,5	13,3±0,3	13,0±0,4
Выживаемость, %	96	92	98	90

Примечание: представлены средние арифметическое значение и стандартная ошибка

Возможные причины наблюдаемых различий следующие. Первое – различие популяций по фазам динамики численности: у зауральской популяции в 2011 году был последний год эруптивной фазы, в 2012 году – первый год кризиса; нижеволжская популяция оба года (2012 и 2013 гг.) находилась в эруптивной фазе. Существует вероятность, что данный факт мог повлиять на результат. В тоже время зауральская популяция в 2011 г. еще находилась в эруптивной фазе, и все же при выращивании гусениц в групповом режиме отдельные показатели указывают на эффект влияния дополнительной летне-осенней СЭТ на постэмбриональную стадию, однако у нижеволжской популяции (кладки 2012 г.) на личиночной стадии эффект отсутствовал.

Летне-осенняя СЭТ в 2011 году, полученная эмбрионами зауральской популяции и в 2012 году – нижеволжской популяции значительно превысила минимально необходимую для эмбрионального развития. Следственно, такой фактор как влияние фаза плотности популяции требует более детального изучения. Второе – широта ареалов популяций. Зауральская популяция расположена на северной границе зоны вспышек массового размножения. В более северных районах за 50 лет наблюдений вспышек не фиксировали. Как было отмечено ранее, возможность получения летне-осенней СЭТ, которая необходима для формирования эмбриона, является основным фактором, лимитирующим северную границу ареала данного вида. Во время прохладных летних сезонов лёт имаго может начинаться довольно поздно (Пономарев и др., 2012). В отдельные годы массовая откладка яиц самками проходит в середине – конце августа. Сохранение летних сезонов с температурой ниже нормы в течение нескольких лет и не реагирование популяции на температурные режимы на эмбриональной стадии может привести к исчезновению непарного шелкопряда в данной части ареала. Увеличение скорости развития гусениц при получении на эмбриональной стадии небольшой летне-осенней СЭТ может являться реакцией на данный фактор. Адаптивный характер этой реакции заключается в минимизации риска недостатка летне-осенней СЭТ для формирования эмбриона. Таким образом, адаптивное значение реакции на разную летне-осеннюю СЭТ заключается не в замедлении развития гусениц при ее увеличении, а в ускорении развития при ее снижении до критических величин.

В связи с тем, что для южной популяции подобное развитие ситуации практически невероятно (таблица 3.6) адаптивная реакция особей этой популяции на снижение летне-осенней СЭТ может либо отсутствовать, либо быть очень незначительной.

Подвергнуть проверке эти предположения в естественных условиях крайне затруднительно по ряду многих причин: различие в норме реакции популяции филофага; в фенологии кормового растения в разные годы, с

которой связано различие в биохимии листвы; низкая прогнозируемость продолжительности развития гусениц как по СЭТ, так и по фенологическим датам (Ильинский, 1965; Мешкова, 2009). Вместе с тем, для возможности обнаружения влияния летне-осенней СЭТ на развитие гусениц в естественных условиях необходимо наличие собственно явления понижения летне-осенних СЭТ до критических значений, которые возможны только на северной границе ареала. В тоже время, для получения возможности контроля лёта имаго с помощью феромонных ловушек и сбора кладок, необходимых для изучения показателей гусениц в лабораторных условиях, необходим достаточный уровень плотности популяции. В настоящее время, имеющиеся в нашем распоряжении данные, полученные в ходе мониторинга непарного шелкопряда в насаждениях г.Екатеринбурга и его окрестностей в течении 2010–2015 гг., в достаточной степени соответствуют перечисленным требованиям.

Согласно результатам феромонного мониторинга лёта самцов непарного шелкопряда в течение шести лет получены следующие результаты уловов (Приложение 2, таблицы 3–4).

При анализе данных отлова отмечены различия между пиками лёта в городе и пригороде (исключение составляют 2012 и 2013 гг.). В 2010 году различия составляли (по медиане лета) 7 дней, в 2011 г.– 12 дней, в 2014 г.– 9 дней. При этом в 2014 году уловистость в городе была незначительной–8 самцов (Приложение 2, таблицы 3–4). На основании данных 2015 года проводить анализ различий в лёте затруднительно, в связи с тем, что отлов самцов и в городе, и в пригороде был крайне незначительным (3 и 5 самцов соответственно). Хорошо известно, что урбанизации оказывает влияние на температурный режим. Существование городских конгломератов вызывает тепловое загрязнение, происходит формирование повышенного температурного режима в природных сообществах, расположенных на территории городских конгломератов (лесопарки, пригородные лесные массивы). Происходит образование «тепловой шапки» – слоя теплого воздуха высотой до 200 м. Температура в городе по сравнению с пригородной зоной выше на 0,5–5,0 °С

(Сайт «Погода и климат»; Ландсберг, 1983; Musco, 2016). В условиях южной тайги фенологический сдвиг в крупном городе составляет у березы повислой, по сравнению с загородными насаждениями около 4–5 дней (Куклина, 2007). Данные сведения подтверждаются наблюдениями сотрудников лаборатории фенологии формирования листвы березы повислой в г. Екатеринбурге и его окрестностях.

Не учитывая адаптивные характеристики популяции филлофага, объяснить более поздний лет самцов в пригороде по сравнению с городом фенологическими различиями кормового растения можно только по результатам мониторинга 2010 и 2014 гг. (7 и 9 дней). В тоже время объяснить почти двухнедельный сдвиг в 2011 г. и отсутствие такового в 2012 г. и особенно в 2013 г. с фенологией кормового растения крайне затруднительно.

Согласно лабораторному журналу в 2011 году было проведено выращивание гусениц непарного шелкопряда до стадии имаго из кладок городской и лесной микропопуляций (кладки 2010г.) с целью выявления возможных морфофизиологических различий городской и лесной микропопуляций.

После холодовых стрессов в течение развития гусениц природной популяции в 2006–2008 гг. (в эти годы во время развития гусениц (май–июнь) среднесуточные температуры около двух недель не поднимались выше 10... 11°C) было отмечено снижение выживаемости на стандартной ИПС гусениц зауральской популяции и увеличение потребности во внешних активаторах свободнорадикальных процессов. При добавлении в ИПС сульфата железа – сильного катализатора окислительных процессов отмеченный синдром отсутствовал: было отмечено снижение смертности, увеличение массы куколок, увеличение скорости развития (Пономарев, 2009).

При анализе результатов выращивания (таблица 3.11) необходимо отметить более высокую выживаемость особей городской микропопуляции на двух вариантах ИПС (стандартной и с добавлением сульфата железа) в сравнении с особями лесной микропопуляции. Эти данные указывают на

отсутствии острой необходимости в экзогенных активаторах свободнорадикальных процессов у особей из городской микропопуляции, в то же время у особей лесной микропопуляции сохраняется необходимость в подобных компонентах корма. Согласно цели данного исследования, важно отметить, что гусеницы городской микропопуляции развивались на 3–5 дней быстрее, чем гусеницы лесной микропопуляции на обоих вариантах ИПС. Эти данные показывают, что двухнедельная разница в пиках лёта в 2011 г. может быть логично объяснена суммарным эффектом сдвига фенологии кормовых пород и более быстрым развитием городской микропопуляции.

Таблица 3.11 – Морфофизиологические показатели особей непарного шелкопряда (самцы и самки), выращенных на двух вариантах ИПС из городских и пригородных насаждений г. Екатеринбурга, кладки 2010 г. (групповой режим)

Показатели	Городская микропопуляция				Лесная микропопуляция			
	ИПС		ИПС Fe ²		ИПС		ИПС Fe ²	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Масса куколки, мг	441±15 А	1257±81 ab	477±16 А	1334±99 b	522±67 AB	1087±63 a	548±15 B	1794±72 c
Развитие гусениц, дни	36±0,9 А	40,7±1,3 a	30,9±0,8 B	33,7±1,4 b	42,1±0,8 C	45,9±0,9 c	33,9±0,8 А	36,5±0,9 b
Выживаемость, %	94		97		78		85	

Примечание: представлены средние арифметические и стандартная ошибка; статистически значимые различия значений в пределах одного показателя для каждого пола ($p < 0,01$) показаны разными буквами (самцы и самки заглавными и прописными соответственно)

Подсчет летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами в разные годы, и СЭТ весенне-летнего развития до стадии имаго проводили при пороге 7°C. Для весенне-летней стадии начало отсчета – устойчивый переход среднесуточных температур выше 7°C, конец отсчета – медиана лета самцов, для летне-осенней: начало – медиана лёта самцов, конец – устойчивый переход среднесуточных

температур ниже 7°C (таблица 3.12). В представленных данных крайне интересен факт, что СЭТ весенне-летнего развития в большинстве случаев существенно меньше классической (Кожанчиков, 1950; Ильинский 1965) – 930–990 градусо-дней. Возможно, это обусловлено адаптационными характеристиками популяции северной границы ареала вида.

Таблица 3.12 – Медиана лёта самцов непарного шелкопряда, СЭТ весенне-летнего развития до имагинальной стадии, плотность кладок в г. Екатеринбурге (городские и пригородные насаждения).

Год	Медиана дат лёта самцов непарного шелкопряда		СЭТ, развития до имагинальной стадии, градусо-дни		Летне-осенние СЭТ, градусо-дни		Плотность кладок, шт./дереву	
	город	пригород	город	пригород	город	пригород	город	пригород
2010	23 июля	30 июля	914	1022	626	518	0,04	0,01
2011	28 июля	9 августа	834	937	463	360	<0,008	0,01
2012	14 июля	17 июля	933	987	685	631	<0,008	0,005
2013	29 июля	29 июля	858	858	490	490	0,03	0,01
2014	9августа	18августа	855	952	287	190	0,008	0,005
2015	23 июля	2августа	770	876	412	306	<0,008	<0,005

После лет, когда летне-осенние СЭТ (Пантюхов, 1962) необходимые для развития эмбриона и перехода в диапаузу (2014 г. – город и пригород) достигали минимума, происходило значительное уменьшение СЭТ развития. В пригороде отмечены более значительные колебания СЭТ весенне-летнего развития (1 022–876 градусо-дней) и более существенные колебания СЭТ при формировании эмбриона (631–190 градусо-дней). Анализ корреляции летне-осенних СЭТ раннеэмбрионального развития и СЭТ развития на следующий сезон показал высокую и статистически значимую положительную связь ($r = 0,82$, $p < 0,05$), т.е. ускорение развития следующего поколения, при уменьшении летне-осенней СЭТ. Это может связано как с отбором особей по длительности развития, так и с прямым воздействием на длительность развития следующих стадий особей летнее - осенних СЭТ.

Отбор на длительность развития наиболее вероятен у поколения 2014 г. Лёт в городе завершился во второй декаде августа, в пригороде – в начале сентября. Очень вероятно, что эмбрионы большей части кладок не пережили зиму, особенно это касается пригородных популяций. В 2015 году и в городе, и в пригороде были отловлены единичные самцы. Кладки во время осеннего учета обнаружены не были. Корреляция летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами, и плотности кладок на следующий год крайне высока (для пригородной микропопуляции $r = 0,93$, $p < 0,05$).

Температурный режим в период раннеэмбрионального развития влияет не только на успешность прохождения зимнего периода эмбрионами непарного шелкопряда, но и на последующие этапы индивидуального развития особей данного вида. Установлено сокращение длительности развития гусениц двух географических популяций: нижневолжской (центральная часть ареала) и зауральской (северная граница ареала) при снижении летне-осенней СЭТ, которую получают эмбрионы. При сходных тенденциях в изменении показателей роста и развития гусениц, в зависимости от величины летне-осенней СЭТ, полученной на эмбриональной стадии, эти различия более значимы у особей зауральской популяции. Согласно полученным результатам, различия в реакции особей популяций на температурные условия в период раннеэмбрионального развития связаны с широтным происхождением. Более выраженная реакция гусениц зауральской популяции (северной) на снижение летне-осенней СЭТ, по-видимому, связана с тем, что на северной границе ареала непарного шелкопряда высока вероятность недополучения эмбрионами летне-осенней СЭТ, достаточной для их полного формирования. Это приводит к риску сокращения ареала. Результаты длительного мониторинга лёта самцов непарного шелкопряда на северной границе ареала могут быть непротиворечиво объяснены с этих позиций.

Эти исследования показывают, что снижение СЭТ, необходимой для прохождения полного цикла онтогенеза на северной границе ареала связано не

только с отбором по скорости развития гусениц, но и с изменением адаптационных характеристик.

В связи с этим возникает необходимость анализа модифицирующих факторов, влияющих на изменение плотности непарного шелкопряда на северной границе ареала.

3.5 Возможное влияние летне-осенних сумм эффективных температур на динамику плотности популяции непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) на северной границе ареала

В 2016 г. в Зауралье (Челябинская, Свердловская области) (зауральская популяция, последняя вспышка затухла в 2012 г.) и в Западной Сибири (Тюменская область) (западносибирская популяция, эруптивная фаза началась в 2012 г.) на северной границе ареала непарного шелкопряда было отмечено образование очагов с угрозой средней, сильной и сплошной дефолиации. Многие очаги сформировались севернее границы ареала, где ранее наблюдались регулярные вспышки массового размножения. Столь синхронное появления новых очагов непарного шелкопряда на значительной территории дает основание полагать, что все они вызваны одним модифицирующим фактором. В связи с этим, целью данного исследования являлось выявление возможных ведущих факторов, которые спровоцировали формирование очагов этого вредителя на данной территории.

Для начала, требовалось установить, мог ли в этом случае оказать влияние на численность популяций основной, по мнению большого количества ученых, модифицирующий фактор – засуха в весенне-летний период, предшествующий вспышке (Ильинский, 1965; Бенкевич, 1983; White, 1984; Speight, 1986; Mattson, Naak, 1987; Лямцев, 2013). В таблице 3.13 представлена информация по осадкам за шесть лет (2011–2016 гг.) весенне-летний (май–июнь) и летний (июль–август) периоды в Екатеринбурге и Тюмени, по трансекте возникновения очагов.

Таблица 3.13 – Количество осадков в вегетационные сезоны 2011–2016 гг. по данным метеостанций г. Тюмени и Екатеринбурга.

Метеостанция	Период	Количество осадков в разные годы											
		2011		2012		2013		2014		2015		2016	
		мм	%*	мм	%	мм	%	мм	%	мм	%	мм	%
Тюмень	май-июнь	137	137	52	52	98	98	87	87	135	135	64	64
	июль-август	88	59	46	31	165	111	160	107	147	99	87	56
Екатеринбург	май-июнь	132	106	84	67	108	86	148	118	153	122	52	42
	июль-август	111	68	86	53	83	51	186	114	236	145	55	34

Примечание: проценты – от средней многолетней (согласно данным метеостанции) нормы осадков

Согласно имеющимся данным, последний раз перед образованием очагов засушливые условия в вегетационный сезон здесь зафиксированы в 2012 г. Уровень осадков в 2014 и 2015 гг. был в пределах или выше нормы. Следующий вегетационный сезон с засушливыми условиями наблюдали в 2016 г., в тоже время, сложно назвать эту засуху основной причиной появления очагов, во всяком случае, по отношению к восточной части трансекты (западносибирская популяция), в связи с тем, что небольшие очаги, в которых в 2016 г. была 100%-я дефолиация, были обнаружены в этом месте уже в 2015 г. Вместе с тем, согласно исследованиям, приведенным выше, период с засушливыми условиями должен предшествовать вспышке.

Кроме вышеуказанных очагов в 2016 г. значительно увеличилась плотность популяции непарного шелкопряда в березовых насаждениях Свердловской области (Каменск-Уральский район), где вспышка затухла в 2012 г., и в городских насаждениях Екатеринбурга.

Согласно данным мониторинга плотности популяции на эмбриональной стадии (учет плотности кладок на березе – кормовой породе) установлены значительные различия в плотности кладок в разных частях города. Плотность кладок в центре города составила 1,5 - 3 кладки на дерево березы (на отдельных

деревьях - 10 кладок). Столь высокой плотности непарного шелкопряда в г. Екатеринбурге не было зафиксировано за все годы наблюдения. Плотность популяции на окраине города на стадии эмбрионального развития составила от 0.2 до 0.8 кладок на одно дерево березы, а в примыкающих к городу лесных насаждениях – 0,1 - 0,03 кладки на одно дерево. Размер кладок составлял 150 – 400 яиц. В 2015 году при осмотре лесных насаждениях в городе и за городом кладок не обнаружено при осмотре 500 деревьев и более в каждом варианте (таблица 3.14).

Таблица 3.14 – Динамика плотности популяции на эмбриональной стадии развития непарного шелкопряда в г. Екатеринбурге, его окрестностях и на постоянных пробных площадях в Каменск-Уральском районе.

Год учета	Плотность популяции на эмбриональной стадии развития кладок, шт./дер.		
	Каменск-Уральский р-н*	Екатеринбург**	Пригород г. Екатеринбурга***
2011	6,57±1,30	<0,008	0,01
2012	0,11±0,04	<0,008	0,005
2013	0,13±0,02	0,03	0,01
2014	0,03±0,01	0,008	0,005
2015	0,03±0,01	<0,008	<0,005
2016	0,46±0,06	0,73	0,04
2017	0,07±0,01	0,04	0,02

Примечание: * Усредненные данные со стандартной ошибкой по семи постоянным пробным площадям (ППП) (около 800 деревьев).

** Данные по мониторингу парка им. 50-летия ВЛКСМ (периферия г. Екатеринбурга, около 250 деревьев березы).

*** – Сосново-березовые насаждения (15 км к юго-западу от города).

Столь значимые различия по плотности популяции в городских и загородных насаждениях дают возможность определить вероятный ведущий модифицирующий фактор при анализе метеоданных г. Екатеринбурга и результатов мониторинга плотности городской и загородной популяций непарного шелкопряда. В тоже время, предварительно нужно дать оценку

вероятности того, что высокая плотность непарного шелкопряда в городе – следствие миграционного характера очага.

Образование миграционного очага возможно при соблюдении минимум трех условий: 1) массовый и короткий по времени лет имаго; 2) относительно недалеко от миграционного очага (в пределах 100 км) должен быть мощный первичный очаг; 3) устойчивые воздушные потоки должны быть со стороны очага.

Согласно данным феромонного мониторинга, проведенного летом 2016 г., лёт самцов в городе был действительно очень короткий (19 - 23 июля) и активный (700-900 самцов на ловушку, из которых около 97 % влетело в ловушки за 2 дня (21–22 июля)). Можно сказать, что первое условие соблюдено.

Первичные очаги, из которых могли мигрировать имаго в этом году с образование миграционных очагов в районе г. Екатеринбурга располагались на расстоянии 250–300 км от города (Талицкий район), вторичные – 75–100 км от города (Богдановический район). Расположение и первичных и вторичных очагов – юго-восток-восток от района исследования. Расстояние от Екатеринбурга до первичных очагов, которые могли быть источниками большого количества имаго, очень далеко. Частичное соблюдение условия 2.

Согласно архиву погоды (Сайт «Погода и климат») в период, предшествующий лету самцов, с 12 июля по 18 июля отмечен устойчивый западный, северо-западный ветер, 1–2 м/с, с порывами до 10–14 м/с. Данные характеристики ветра должны были препятствовать перемещению имаго непарного шелкопряда на значительные расстояния со стороны очагов. Третье условие соблюдено не было.

Проведенные анализ показывает, что предположение о значительном увеличении плотности популяции данного вредителя в городе в следствие миграционного происхождения очага маловероятно. Следовательно, возможны другие факторы, повлиявшие на значительные различия в плотности городской и загородной популяций непарного шелкопряда в 2016 г.

Возможный фактор – разная плотность популяции в городе и пригороде осенью 2015 г. Согласно данным таблицы 3.14, плотность кладок осенью 2015 г. была крайне низкой в городе и в пригороде. По данным феромонного мониторинга в 2015 г. отмечена крайне низкая уловистость ловушек как в городе (0–3 самца на ловушку), так и за городом (5–6 самцов на ловушку).

Еще один возможный фактор – тепловая весенняя провокация. Весна 2016 г. была очень ранняя – среднесуточная температура второй половины апреля – выше 10 °С. Но с 23 апреля по 3 мая зафиксировано похолодание (до 5–7 °С). Могло быть преждевременное отрождение гусениц из кладок, приведшее к их массовой гибели из-за отсутствия распутившейся листвы. Наибольшую опасность преждевременное отрождение представляет в пригородных условиях, где распускание листвы происходит на несколько дней позже (Куклина, 2007), что связано с различием в тепловом режиме городских и пригородных насаждений, особенность которого рассмотрена в пункте 3.4. Отрождение гусениц в Екатеринбурге из-за с крайне низкой плотности, отследить было невозможно, однако, мониторинг отрождения гусениц на ППП в Каменск-Уральском районе (75 км юго-восточнее Екатеринбурга) показал, что на 3 мая гусеницы, отродившиеся примерно из половины кладок сидели в «зеркальцах» (Кожанчиков, 1950) - скопления свежеотродившихся гусениц. Из остальных кладок гусеницы отродились после 3 мая. По данным метеоархива Екатеринбурга (Сайт «Погода и климат»), после 3 мая заморозки зафиксированы не были, более двух дней средняя температура ниже 10 °С не отмечена, т. е. преждевременное отрождение гусениц в следствие тепловой провокации не могло быть причиной наблюдаемых различий.

Следующий возможный фактор – массовая гибель эмбрионов во время зимовки в пригородных насаждениях. Анализ данных по СЭТ, приведенные в таблице 3.15, показывает, что вегетационные сезоны 2014 и 2015 гг. отмечены наименьшей теплообеспеченностью. В 2014 г. учитывая возможность получения минимальной СЭТ, которая необходима для завершения раннеэмбрионального развития, в городе пережить зимний период имели

возможность пережить эмбрионы из менее половины отложенных кладок (подсчет СЭТ проведен по медиане лёта, к этому времени прошел лет около 50 % имаго), в пригороде – существенно меньшая их часть; в 2015 г. в городе – почти все эмбрионы имели шанс пережить зимний период, в пригороде – до 50 %. По-видимому, именно с этим связано значительное снижение плотности кладок и крайне низкая уловистость ловушек в 2015 г., также, как и значительные различия плотности кладок в городе и пригороде в 2016 г.

Таблица 3.15 – Медиана лёта самцов непарного шелкопряда и СЭТ развития особей до имагинальной стадии в весенне-летний сезон и эмбрионов в вегетационный сезон в городских и пригородных насаждениях г. Екатеринбурга (при пороге развития 7 °С)

Год учета	Медиана лёта самцов непарного шелкопряда		СЭТ развития особей до имагинальной стадии, град.-дн.		Летне-осенние СЭТ, град.-дн.		СЭТ сезона
	Город	Пригород	Город	Пригород	Город	Пригород	
2011	28 июля	9августа	834	937	463	360	1297
2012	14 июля	17 июля	933	987	685	631	1618
2013	29 июля	29 июля	858	858	490	490	1348
2014	9 августа	18 августа	855	952	287	190	1142
2015	23 июля	2 августа	770	876	412	306	1182
2016	21 июля	21 июля	864	864	734	734	1598

Эти же данные указывают на то, что засуха 2016 г. не является достаточным условием увеличения численности зауральской популяции (западная часть трансекты Екатеринбург – Тюмень), так же, как и западносибирской популяции (восточной часть трансекты). Условия 2012 г. и по осадкам, и по СЭТ были похожи на условия 2016 г. (таблицы 1,3), но в 2012 г. численность популяции в городе и пригороде не увеличилась (таблица 3.10). Только в 2013 г. было отмечено незначительное увеличение плотности как в городских, так и пригородных насаждениях.

Динамику плотности популяции в Каменск-Уральском районе в данном случае мы рассматривать не можем, в связи с тем, что в 2012 г. произошел кризис вспышки массового размножения, проходившей здесь с 2005 г. Значительное увеличение плотности популяции в Екатеринбурге и его окрестностях произошло после двух вегетационных сезонов с температурой ниже нормы. Температурные условия вегетационных сезонов 2014 – 2016 гг. в Тюмени незначительно отличаются от таковых в Екатеринбурге (таблица 3.16) – комфортные температурные условия в период развития гусениц младших и средних возрастов и низкие температуры в период формирования эмбрионов.

Таблица 3.16 – Температура в вегетационные сезоны 2013–2016 гг. (по данным метеостанций г. Тюмени и Екатеринбурга)

Метеостанция	Месяцы	Годы							
		2013		2014		2015		2016	
		°С	Δ*	°С	Δ	°С	Δ	°С	Δ
г. Тюмень	май	11,6	0,3	14,6	3,3	13,3	2,0	13,5	2,2
	июнь	18,6	1,5	16,3	-0,8	19,7	2,6	17,5	0,4
	июль	19,7	0,7	14,4	-4,6	15,4	-3,6	20,2	1,2
	август	17,6	1,7	17,2	1,3	13,3	-2,6	23,0	7,1
г. Екатеринбург	май	9,6	-1,5	12,5	1,6	13,4	2,1	12,2	0,9
	июнь	17,3	0,8	16,6	-0,5	20,0	2,9	17,2	0,1
	июль	19,4	0,4	14,6	-4,2	16,4	-2,4	19,8	1,0
	август	17,1	1,3	18,1	2,3	13,1	-2,7	21,8	5,4

Примечание: * – отклонение от средней многолетней нормы согласно данным метеостанций)

Возникает вопрос: каким образом такие условия могли повлиять на популяционные характеристики?

Основываясь на выводе пункта 3.4, более значительная реакция гусениц зауральской популяции на снижение летне-осенней СЭТ может быть связана с риском недополучения летне-осенней СЭТ для полного формирования эмбрионов на северной границе ареала непарного шелкопряда, что может привести к сокращению ареала. Наиболее логичный механизм предотвращения

данного риска – ускорении развития личиночной стадии, в связи с тем, что другие активные стадии (раннеэмбриональное и куколочное развитие) менее лабильны в СЭТ необходимой для их прохождения. Данный вывод нашел подтверждение и в результатах феромонного мониторинга.

Анализа, полученных данных позволяет предполагать, что ведущий модифицирующий фактор, который мог спровоцировать появление значительных очагов вспышки массового размножения непарного шелкопряда на северной границе ареала в 2016 г. – низкие температуры в июле-августе 2014 – 2015 гг., которые привели как к гибели потомства особей популяции с большой длительностью развития, так и к уменьшению длительности развития выживших особей. Снижение длительности развития гусениц, в свою очередь, могло привести к снижению воздействия на популяцию таких регулирующих факторов, как, например, пресс паразитов и хищников. В мировой литературе отмечена важная роль хищников в поддержании низкой плотности вспышечных видов листогрызущих насекомых (Elkinton et al., 2004), паразитоиды могут быть причиной высокой смертности не только в годы депрессии, но и в годы вспышки (Bogenshultz et al., 1989). Согласно данным американских исследователей (Liebhold, Elkinton, 1989) увеличение длительности развития особей непарного шелкопряда приводит к росту смертности на старших личиночных возрастах и на стадии куколки от паразитоидов (*Cotesia melanoscela* Ratzeburg, сем. Braconidae и *Compsilura concinnata* Meigen сем. Tachinida. У *C. melanoscela* задержка в развитии гусениц непарного шелкопряда приводит к возможности успешного заселения второй генерации паразитоида. Согласно проведенному анализу данных лабораторного журнала аналогичная ситуация высокой смертности гусениц в старших возрастах и куколок наблюдалась в год кризиса последней вспышки массового размножения в зауральской популяции (2005–2012 гг.). В 2012 г. при быстром развитии гусениц в младших возрастах (в первой декаде июня основная часть гусениц была в четвертом возрасте, а часть уже в пятом) была отмечена задержка развития гусениц старшего возраста. В конце июня был проведен

сбор гусениц пятого-шестого возрастов и при дальнейшем их выращивании до окукливания в лабораторных условиях на листе зафиксирован высокий уровень гибели от паразитоидов и болезней – 76 и 23 % от начального количества соответственно (Пономарев и др., 2016).

Подтверждение рассматриваемой гипотезы требует дополнительных исследований, в частности необходимо проведение мониторинга развития ситуации в сформировавшихся очагах. Однако предлагаемая гипотеза позволяет адекватно объяснить не только образование очагов на значительных площадях после двух вегетационных сезонов с температурой ниже нормы, но и алогичное, с позиции классических подходов к причинам вспышек массового размножения насекомых, образование очагов в горнолесной зоне Челябинской области в годы с низкими температурами вегетационного сезона (рисунок 3.5).

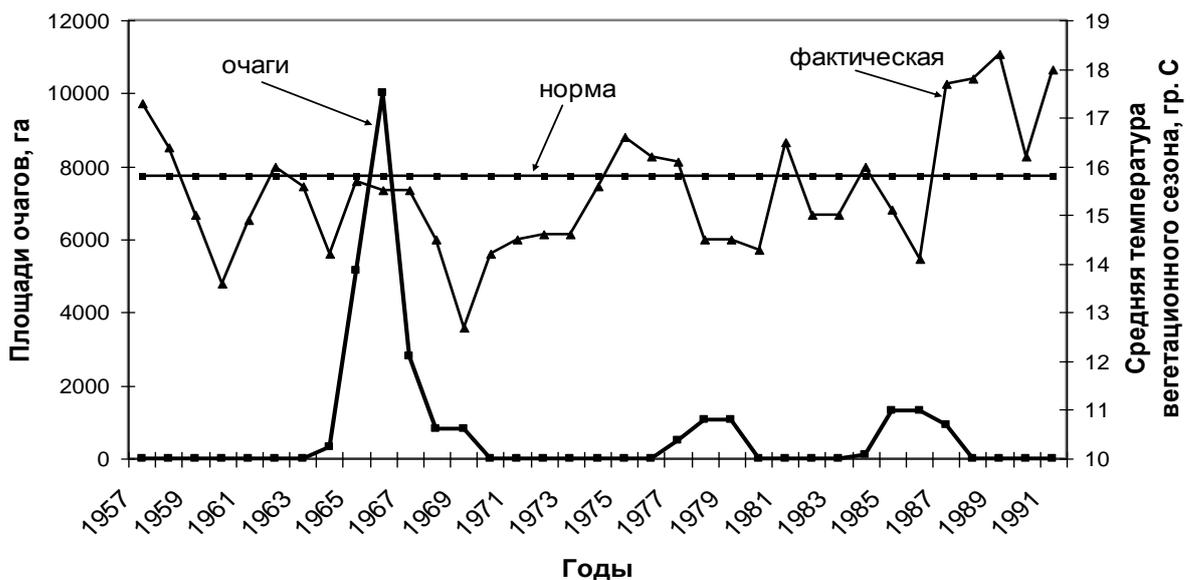


Рисунок 3.5 – Вспышки массового размножения непарного шелкопряда в горнолесной зоне Челябинской области (Использованы данные метеостанции г. Челябинска)

Снижение температур в вегетационный период (которые в горнолесной зоне ниже, чем в лесостепной) могло привести к риску недополучения эмбрионами СЭТ, которая необходима для успешной зимовки. Объяснить причину возникновения очагов, не принимая во внимание роль низких

температур в снижение длительности развития особей популяции, в таких условиях затруднительно.

Если наша гипотеза подтвердится, из приведенных данных будет следовать, что популяция, которая находится в фазе вспышки, реагирует на фактор низких температур более активно, чем популяция, находящаяся в фазе кризиса. Этот вывод следует из того, что небольшие очаги в юго-восточной части Свердловской области (ареал западносибирской популяции, которая находится в фазе вспышки) возникли уже в 2015 г. после первого вегетационного сезона с низкими температурами (2014 г.) во второй его половине.

Анализ метеоданных показал, что засуха не является модифицирующим фактором, спровоцировавшим образование очагов непарного шелкопряда на значительных площадях лесных насаждений в Свердловской и Тюменской областях в 2016 г.

Наиболее высока вероятность, что ведущий модифицирующий фактор, спровоцировавший резкое увеличение численности непарного шелкопряда – низкие температуры во второй половине вегетационных сезонов 2014–2015 гг., которые привели как к элиминации потомства особей популяции с большой длительностью развития, так и к сокращению длительности развития последующего поколения. Рассматриваемая гипотеза при ее подтверждении позволит адекватно объяснить ряд явлений, алогичных с классической точки зрения о причинах вспышек массового размножения непарного шелкопряда, в том числе характер протекания длительной эруптивной (2005–2011 гг.) фазы в зауральской популяции.

Полученные результаты показывают, что спектр модифицирующих факторов, провоцирующих вспышки, значительно шире ранее предполагавшегося и не ограничивается засухой, а также подтверждают вывод о том, что популяция с более узкой нормой реакции реагирует на модифицирующие факторы более активно, чем популяция, находящаяся в фазе кризиса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ метеоданных на северной границе ареала непарного шелкопряда показал, что теплообеспеченность вегетационного сезона находится на границе или ниже необходимых (по литературным данным) для сохранения присутствия вида в этих регионах градусо-дней, однако это не препятствует ни сохранению ареала на этих территориях, ни возникновению вспышек массового размножения.

Дефолиация непарным шелкопрядом насаждений в период вспышки массового размножения на северной границе ареала приводит к значительному ослаблению насаждений, что требует проведения мероприятий по предотвращению дефолиации. Такие мероприятия проводят на основании прогнозов, которые включают в себя и анализ влияния абиотических факторов на популяционные показатели филлофага.

На основе анализа феромонного мониторинга непарного шелкопряда в популяциях различного широтного происхождения обнаружено, что на северной границе ареала непарного шелкопряда СЭТ, которая необходима для достижения стадии взрослой особи значительно ниже, чем в других его частях.

Влияние температуры в течение раннеэмбрионального развития заключено не только в воздействии на «зимовку» эмбрионов непарного шелкопряда, но и на последующие этапы онтогенеза особей данного вида. Установлено, что снижение летне-осенней СЭТ, которую получают эмбрионы, приводит к сокращению длительности развития гусениц двух географических популяций: нижневолжской (центральная часть ареала) и зауральской (северная граница ареала). При схожих тенденциях в различии показателей роста и развития гусениц, в зависимости от полученных эмбрионами летне-осенних СЭТ, выраженность этих различий значительно выше в зауральской популяции. В большей мере выраженная реакция гусениц зауральской популяции при снижении летне-осенней СЭТ возможно вызвана тем, что на северной границе ареала непарного шелкопряда высока вероятность получения эмбрионами

летне-осенней СЭТ, недостаточной для их полного формирования, что приводит к риску сокращения ареала.

Снижение СЭТ, необходимой для прохождения полного цикла онтогенеза на северной границе ареала связано не только с отбором по скорости развития гусениц, но и с изменением адаптационных характеристик.

В результате проведенного анализа динамики плотности непарного шелкопряда и погодных условий засуха не является модифицирующим фактором, спровоцировавшим образование значительных площадей очагов непарного шелкопряда в Свердловской и Тюменской областях в 2016 г.

Ведущим модифицирующим фактором, повлиявшим на изменение численности непарного шелкопряда, могли быть низкие температуры во второй половине вегетационных сезонов 2014–2015 гг., которые привели как к элиминации особей популяции с большой длительностью развития, так и к сокращению длительности развития выживших особей. Рассматриваемая гипотеза в случае подтверждения позволяет дать адекватное объяснение ряду явлений, алогичных с позиции классических подходов к причинам вспышек массового размножения непарного шелкопряда, в том числе и характеру протекания длительной эруптивной (2005–2011 гг.) фазы в зауральской популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алисов, Б.П. Климатические условия района плодовых лесов Южной Киргизии / Б.П. Алисов, И.С. Лупинович // Плодовые леса Южной Киргизии и их использование. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – С. 49-58.

Ашимов, К.С. Биология, экология и динамика численности непарного шелкопряда в орехово-плодовых лесах Южной Киргизии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Ашимов, Камиль Сатарович. – Воронеж, 1989. – 18 с.

Ашимов, К.С. Дендрофильные насекомые орехово-плодовых лесов Юго-Западного Тянь-Шаня / К.С. Ашимов. – Бишкек, 2005. – 253 с.

Белоглазов, В.А. Организация лесозащиты в Свердловской области / В.А. Белоглазов // Лесопатологическая обстановка в лесном фонде Уральского региона. – Екатеринбург: Академкнига, 2001. – С. 34-40.

Бенкевич, В.И. Массовые появления непарного шелкопряда в Европейской части СССР / В.И. Бенкевич. – М.: Наука, 1984. – 140 с.

Березина, В.М. Вредители и болезни ползающих лесных насаждений и меры борьбы с ними / В.М. Березина, Н.А. Иванова, А.В. Ликвентов. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1951. – 324 с.

Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред М.С. Гиляров; Редкол.: А. А. Баев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. - 2-е изд., исправл. – М.; Сов. энциклопедия, 1989. – 864 с.

Букварева, Е.Н. Принцип оптимального разнообразия биосистем / Е.Н. Букварева, Г.М. Алещенко. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 522 с.

Воронцов, А.И. Биологические основы защиты леса / А.И. Воронцов. – М.; Высшая школа, 1960. – 342 с.

Воронцов, А.И. Биологические основы защиты леса / А.И. Воронцов. – М.; Высш. школа, 1963. – 320 с.

Воронцов, А.И. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе / А.И. Воронцов, Е.Н. Иерусалимов, Е.Г. Мозолевская // Журн. общей биологии. 1967. - Т. 28. - № 2. - С. 172-187.

Воронцов, А.И. Биологические основы защиты леса: справочное пособие / А.И. Воронцов. – М.: Агропромиздат, 1968. – 159 с.

Воронцов, А.И. Некоторые итоги изучения непарного шелкопряда / А.И. Воронцов // Насекомые вредители лесов Башкирии. – Уфа: БФ АН СССР, 1977. – С. 3-25.

Воронцов, А.И. Лесная энтомология / А.И. Воронцов. – М.: Высшая школа, 1982. – 384 с.

Гацура, В.В. Кардиопротекторные свойства некоторых синтетических антиоксидантов / В.В. Гацура, Л.Д. Смирнов // Химико-фармацевтический журн. – 1992. – Т.26. – № 11-12. – С. 10-15.

Гниненко, Ю.И. Очаги массового размножения листогрызущих насекомых в березовых лесах Зауралья / Ю.И. Гниненко // Экология. – 1974. – № 5. – С. 98-101.

Гниненко, Ю.И. Вспышки массового размножения лесных насекомых в Сибири и на Дальнем Востоке в последней четверти XX в. / Ю.И. Гниненко // Лесохозяйственная информация. – 2003а. – № 1. – С. 46-57.

Гниненко, Ю.И. Географические формы непарного шелкопряда в Северной и Центральной Азии / Ю.И. Гниненко // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2003б. – №2. – С. 166-175.

Гольдшмидт, Р. Механизм и физиология определения пола / Р. Гольдшмидт. - М.; П.: Гос. Изд-во, 1923. - 300 с.

Гречкин, В.П. Вредители и болезни тополей и меры борьбы с ними / В.П. Гречкин, А.И. Воронцов. - М.: Гослесбумиздат, 1962. - 149 с.

Грибанов, Л.Н. Леса Казахстана / Л.Н. Грибанов, И.А. Лагов, П.С. Чабан // Леса СССР. - М.: Наука, 1970. - Т. 5. - С. 5-77.

Гримальский, В.И. Причины устойчивости сосновых насаждений к хвоегрызущим вредителям / В.И. Гримальский // Зоол. журнал. – 1961. – №40 (11). – С. 156-164.

Гримальский, В.И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей / В.И. Гримальский. - М., 1971. - 136 с.

Знаменский, В.С. Влияние плотности популяции на качественные показатели динамики численности непарного шелкопряда / В.С. Знаменский, Н.И. Лямцев // Защита леса от вредителей и болезней. - 1980. - С. 21-39.

Ибрагимова, К.К. Словарь-справочник терминов по экологии и охране природы: учебное пособие / К.К. Ибрагимова, И.И. Рахимов, А.И. Зиятдинова. - Казань: «Отечество», 2012. – 148 с.

Иерусалимов, Е.Н. Нарушение физиологических процессов у деревьев, по-врежденных насекомыми-дефолиаторами / Е.Н. Иерусалимов // Лесоведение. - 1979. – № 2. – С. 62-73.

Иерусалимов, Е.Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество / Е.Н. Иерусалимов. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 263 с.

Ильинский, А.И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое - и листогрызущих насекомых в лесах СССР / А.И. Ильинский. – М.: Лес. пром-ть, 1965. – 525 с.

Ильиных, А.В. Оптимизированная искусственная питательная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Osneria dispar* L.) / А.В. Ильиных // Биотехнология. - 1996. – № 1. – С. 42-43.

Ильиных, А.В. Результаты феромонного анализа мониторинга непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera, Lymantriidae) на Юго-востоке Западной Сибири / А.В. Ильиных, С.А. Кривец // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. - 2011. – Вып. 196. – С. 45-53.

Интеграционный проект: Лесные насаждения в крупном промышленном городе: механизмы трансформации, средообразующие функции, устойчивость: научный отчет / Ботанический сад, ИЭРЖ УрО РАН; рук. Шавнин С.А. (БС УрО РАН), исполн.: Воробейчик Е.Л. [и др.]. – Екатеринбург, 2009. – 16 с.

Исаев, А.С. Популяционная динамика лесных насекомых / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов. - М.: Наука, 2001. – 374 с.

Келус, О.Г. О роли кормовых растений в развитии непарного шелкопряда / О.Г. Келус // Зоологический журнал. - 1939. - Т. XVIII. - Вып. 6. - С. 1010-1080.

Кожанчиков, И.В. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Волнянки (Orgyidae). - М.; Л., 1950. – Том XII. – 550 с.

Козлов, Ю.П. Свободные радикалы и их роль в нормальных и патологических процессах / Ю.П. Козлов // – М.; Изд-во МГУ, 1973. – 174 с.

Колесников, Б.П. Леса Свердловской области / Б.П. Колесников // Леса СССР. - М.: Наука, 1969. - Т. 4. - С. 64-124

Кондаков, Ю.П. Непарный шелкопряд (*Ochetia dispar* L.) в лесах Красноярского края / Ю.П. Кондаков // Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей. - М.: АН СССР, 1963. - С. 30-71.

Коников, А.С. Регуляторы численности лесных насекомых / А.С. Коников. – Новосибирск: Наука, 1978 – 96 с.

Косминский, П.А. Наследование рисунка и окраски у гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) / П.А. Косминский // Рус. Зоол. Журн. - 1929. - Т. IX. - Вып. 1. – С. 1-57.

Куклина, Т.Э. Весеннее развитие березы повислой и березы пушистой в озеленении города Томска и пригороде / Т.Э. Куклина // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири: материалы III Междунар. интернет-семинара (Томск, 1-31 мая 2007 г.). – Томск: ТГУ, 2007. – С. 168-186.

Ландсберг Г.Е. Климат города / Г.Е. Ландсберг. - Л.: Гидрометеиздат, 1983. - 248 с.

Лесной план Астраханской области [Электронный ресурс]. - URL: [https://nat.astrobl.ru/sites/nat.astrobl.ru/files/utverzhdennyu_v_2015_lesnoy_plan_astrahanskoj_obl.pdf] (дата обращения 07.03.2018).

Лесохозяйственный регламент Талицкого лесничества [Электронный ресурс]. - URL: [<https://forest.midural.ru/uploads/document/573/obedenennyj.pdf>] (дата обращения 06.09.2018).

Лесохозяйственный регламент Тугулымского лесничества [Электронный ресурс]. - URL: [<https://forest.midural.ru/uploads/document/574/lesohozyajstvennyj-reglament-tugulymского-lesnichestva.pdf>] (дата обращения 06.09.2018).

Лямцев, Н.И. Влияние солнечной активности на изменение численности непарного шелкопряда / Н.И. Лямцев, И.В. Дмитриева // Биофизика. – 1998. - Т. 43. – Вып. 4. – С. 603-609.

Лямцев, Н.И. Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в Европейской России / Н.И. Лямцев, А.С. Исаев, Н.В. Зукерт // Лесоведение. - 2000. - № 1. - С. 62-67.

Лямцев, Н.И. Динамика численности непарного шелкопряда в лесостепных дубравах Европейской России / Н.И. Лямцев// Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. – 98 с.

Лямцев, Н.И. Угроза возникновения очагов непарного шелкопряда и их распространение в лесах России // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. - 2015. - Вып. 211. - С. 46-58.

Методы мониторинга вредителей и болезней леса: Справочник [Болезни и вредители в лесах России. Том 3.]. / Под общ. ред. В.К. Тузова. - М.; ВНИИЛМ, 2004. - 200 с.

Мешкова, В.Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых / В.Л. Мешкова. – Харьков: Планета-принт, 2009. - 396 с.

Николаевская, Н.Г. Хозяйственное значение непарного шелкопряда в фисташковых насаждениях Киргизии / Н.Г. Николаевская, К.С. Ашимов // Защита агролесомелиоративных и насаждений степных лесов от вредителей и болезней. - 1987. - С. 39-41.

Пальникова, Е.Н. Влияние модифицирующих факторов на динамику численности лесных насекомых и развитие вспышек массового размножения /

Е.Н. Пальникова, М.К. Метелева, В.Г. Суховольский // Лесоведение. - 2006. - № 5. - С. 29-35.

Пономарев, В. И. Закономерности взаимоотношений в системе: "деревонасекомое" и морфофизиологические особенности популяций непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.): автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.01.11 / Пономарев Василий Иванович. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2004. - 40 с.

Пономарев, В.И. Непарный шелкопряд Южного Кыргызстана: экология, динамика плотности, популяционные характеристики / В.И. Пономарев, А.А. Орозумбеков, Е.М. Андреева, А.М. Мамытов. - Екатеринбург: УрО РАН. - 2008. - 124 с.

Пономарев, В.И. Уровень эффективности эндогенных активаторов перекисного окисления липидов мембран у разных возрастов гусениц непарного шелкопряда / В.И. Пономарев, Е.М. Андреева, Н.В. Шаталин, Г.И. Клобуков, Т.М. Стрельская // Известия Самарского научного центра РАН. - 2009. - Т. 11. - № 1(2). - С. 129-131.

Пономарев, В. И. Критерии целесообразности защиты от насекомых-филлофагов березняков Зауралья / В. И. Пономарев, А. В. Ильиных, С. Л. Соколов // Лесоведение. - 2011. - № 2. - С.13-18.

Пономарев, В. И. Влияние дефолиации березовых древостоев непарным шелкопрядом *Lymantria dispar* (L.) на проявление индуцированной резистентности / В.И. Пономарев // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. - 2011. - Вып. 196. - С. 85 - 94.

Пономарев, В.И. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири / В.И. Пономаерев, А.В. Ильиных, Ю.И. Гниненко, Г.И. Соколов, Е.М. Андреева. - Екатеринбург, 2012. - 321 с.

Пономарев, В.И. Длительность диапаузы у непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae): влияние абиотических и популяционных факторов / В.И. Пономарев // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. - 2012. - Вып. 200. - С. 61 - 72.

Пономарев, В.И. Влияние урбанизированной среды на динамику плотности лесных насекомых-филлофагов / В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков // Известия Санкт-Петербургского ГЛТУ. - 2013. - Вып. 205. - С. 42-53.

Пономарев, В.И. Связь дефолиации березовых древостоев с непарным шелкопрядом (*Lymantria dispar* L.) с заболеваемостью бактериальной водянкой / В.И. Пономарев, О.В. Толкач, Г.И. Клобуков // Известия Санкт-Петербургского ГЛТУ. - 2013. - Вып. 202- С. 74-85.

Пономарев, В. И. Влияние теплового стресса на морфофизиологические показатели и биохимические параметры стресс-реакции гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria Dispar* L.) / В.И. Пономарев, Г.В. Беньковская, Г.И. Клобуков // Экология. - 2014. - №4. - С. 271

Пономарев, В. И. Динамика площадей очагов непарного шелкопряда в Волгоградской области / В.И. Пономарев, Г.А. Серый, М.Н. Белицкая, И.Р. Грибуст // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. - 2015. - Вып. 211. - С. 92-104

Пономарев, В.И. Динамика плотности зауральской популяции непарного шелкопряда в 2003–2013 гг. / В.И. Пономарев, Г.И. Соколов, Г.И. Клобуков // Лесоведение. - 2016. - № 3. - С. 223-235.

Прехт, Г. Обзор экспериментальных данных по адаптивным изменениям устойчивости / Г. Прехт // Клетка и температура среды. М.: "Наука", 1964. - 213 с.

Распопов, П.М. Особенности динамики численности непарного шелкопряда в лесах Курганской, Челябинской и Свердловской областей / П.М. Распопов // Леса Урала и хозяйство в них. - 1970. - Вып. 5. - С. 117-120.

Романенко, К.Е. Вредители фисташки в Киргизии и борьба с ними / К.Е. Романенко. - Фрунзе; Гылым, 1984. - 124 с.

Рубцов, В.В. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом / В.В. Рубцов, Н.Н. Рубцова. М.: Наука, 1984. - 184 с.

Руднев, Д.Ф. Влияние качества пищи на плодовитость непарного шелкопряда *Portheria dispar* L. / Д.Ф. Руднев // Збірник праць відділу екології наземних тварин. - Київ, 1936. - №3. - С. 47-49.

Руднев, Д.Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса / Д.Ф. Руднев // Зоол. журн. - 1962. - Т. 41.- № 3. - С. 313-329.

Руководство по планированию, организации и ведению лесопатологического мониторинга. - М., 2007. - 114 с.

Сайт «Погода и климат». Метеостанции Волгограда и Екатеринбурга. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru>. (дата обращения 16.04.2018).

Соколов, Г.И. Чешуекрылые вредители березы из летне-осенней экологической группы в Челябинской области / Г.И. Соколов. - Екатеринбург, 2002. - 75 с.

Сорокина И.В. Роль фенольных антиоксидантов в повышении устойчивости органических систем к свободно-радикальному окислению: анализ. обзор, 1997 / И.В. Сорокина, А.П. Крысин, Т.Б. Хлебникова, В.С. Кобрин, Л.Н. Попова. Новосибирск, 1997. - 68 с.

Стадницкий Г.В. Терминология в лесозащите / Г.В. Стадницкий // Лесное хозяйство. - 1976. - №1. - С. 92- 93.

Стадницкий, Г.В. Динамика компонентов лесного биогеоценоза в зависимости от их места и роли в пищевой цепи / Г.В. Стадницкий, А.Г. Рябинин // Роль взаимоотношений растение – насекомое в динамике численности лесных вредителей. - 1983. - С. 33-47

Суховольский, В.Г. Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* L. на Южном Урале: особенности популяционной динамики и моделирование / В.Г. Суховольский, В.И. Пономарев, Г.И. Соколов, О.В. Тарасов, П.А. Красноперова // Журнал общей биологии. - 2015. - Т. 76. - С. 179-194.

Федоренко, С.И. Толерантность березовых древостоев северной лесостепи Зауралья к абиотическому и биотическому стрессу / С.И. Федоренко // Экология. - 2001. - № 6. - С. 466-470.

Фрейберг, И.А. Эколого-биологическое обоснование создания лесных культур в лесостепи Зауралья / И.А. Фрейберг, О.В. Толкач. - Екатеринбург: УрО РАН, 2009. - 135 с.

Хамдам-Зада, Т. К. Непарный шелкопряд в абрикосовых садах северо-восточных районов Средней Азии и меры борьбы с ними: автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Ташкент, 1972. - 24 с.

Ханисламов, М.Г. Физиологические особенности деревьев дуба, поражающихся вторичными вредителями / М.Г. Ханисламов // Исследование очагов вредителей леса в Башкирии. - Уфа: БФ АН СССР, 1958. С. 69-82.

Ханисламов, М.Г. Массовые размножения энтомовредителей леса и физиологическое состояние деревьев / М.Г. Ханисламов // Науч. конф. по вопросам морфофизиол. периодичности и зимостойкости древесных растений: Тез. докл. - Уфа, 1959. - С. 37-38

Чернов, Ю.Н. Патологические изменения клеточных мембран при ишемической болезни сердца и возможные пути фармакологической коррекции / Ю.Н. Чернов, М.В. Васин, Г.А. Батищева // Экспериментальная и клиническая фармакология. - 1992. - Т. 57. - N 4. - С. 67 - 72.

Чернышев, В.Б. Экология насекомых / В.Б. Чернышев. - М.: Изд-во МГУ, 1996. - 304 с.

Шаталин, Н. В. Микропопуляционные различия непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в начальный период вспышки массового размножения: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.01.11 / Николай Владимирович Шаталин - Екатеринбург, 2007. - 19 с.

Шелухо, В.П. Бактериальная водянка березы и эффективность мероприятий по борьбе с ней в насаждениях зон смешанных и широколиственных лесов / В.П. Шелухо, В.А. Сидоров. - Брянск: БГИТА, 2009. - 117 с.

Экологический энциклопедический словарь / И.И. Дедю. - Кишинев: Главная редакция Молдавской советской энциклопедии, 1989. - 408 с.

Юрченко, Г.И., Турова Г.И. Временные рекомендации по надзору за непарным шелкопрядом на Дальнем Востоке / Г.И. Юрченко, Г.И. Турова. – Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1988. - 19 с.

Ясюкевич, В.В. Изменения границ ареалов непарного шелкопряда и шелкопряда-монашенки (*lymantria dispar* и *lymantria monacha*, *lymantriidae*, *lepidoptera*), обусловленные глобальным потеплением: модельный подход / В.В. Ясюкевич, С.Н. Титкина, Е.А. Давидович, Н.В. Ясюкевич // Зоологический журнал. - 2013. - Т. 92. - № 11. - С. 1377-1382.

Abdullaev, E.N. Entomophages of the gypsy moth (*Porthetria dispar* L.) in Uzbekistan: Ph.D.thesis / E.N. Abdullaev. – Samarkand: Samarkand State University, 1966. – 20 p.

Barbosa, P. Suitability, digestibility and assimilation of various host plants of the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) / P. Barbosa, J. Greenblatt // *Oecologia*. - 1979. - № 43. – P. 111–119

Bogenschutz, H. Gypsy moth outbreak and control in southwest Germany, 1984–1986 / H. Bogenschutz, K. Maier, C. Trzebitzky // *Proceedings: Lymantriidae: a comparison of features of new and old world tussock moths* (June 26 – July 1, New Heaven, Connecticut 1988). – Broomall, PA.: US Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, 1989. - P. 89-99.

Degtyareva, V.I. The gypsy moth (*Lepidoptera*) / V.I. Degtyareva. – Tajikistan: Academy of Science, 1964. – 194 p.

Elkinton, J.S. Effects of alternate prey on predation by small mammals on gypsy moth pupae / J.S. Elkinton, A.M. Liebhold, R.M. Muzika // *Population Ecology*. – 2004. – № 46. – P. 171-178.

Encyclopeida of Entomology / Editor John L. Capinera. – 2nd Edition. – Springer Science+Business Media B.V, 2008. – Vol.4. – 3995 p.

Feeny, P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring-feeding by winter moth caterpillars / P. Feeny // *Ecology*. – 1970. – 51(4). P. 915-925.

Gershun, M.S. Forest pests in Uzbekistan / M.S. Gershun. – Moscow: Uzbek Forest Research Institute, 1951. - 64 p.

Giese, R.L. Cartographic comparisons of Eurasian gypsy moth distribution (*Lymantria dispar* L. Lepidoptera: Lymantriidae) / R.L. Giese, M.L. Schneider // Ent. new. – 1979. – № 90(1). – P. 1–16.

Gninenko, Y.I. Elements of monitoring of the gypsy moth populations in Kazakhstan / Y.I. Gninenko // J. For. – 1986. № 4. - P. 45–49.

Gninenko, Y. I. Outbreaks of *Lymantria dispar*. Russian forests during the 1990s / Y.I. Gninenko, A.D. Orlinskii // OEPP/EPPO. – 2003. № 33. – P. 325–329.

Grechkin, V.P. Some of main representatives of insect pests in the mountain forests of Tajikistan / V.P. Grechkin // J. Zool. – 1958. - № 35. P. 37–40.

Grijpma, P. Overview of research of Lymantriids in eastern and western Europe. In Proceedings, Lymantriidae: a comparison of features of New and Old World tussock moths / P. Grijpma // U.S. Dept. Agric. For. Serv. NE For. Exp. Stn. Genl. Tech. Rep. – 1989. № 123. – P. 21–49.

Hamdam-Zade, T.K. Gypsy moth and its control in peach gardens in northeast of Central Asia: Ph.D. thesis / T.K. Hamdam-Zade. – Tashkent: State University, 1972. – 18 p.

Haukioja, E. Retarded growth of a geometrid larva after mechanical damage to leaves of its host tree / E. Haukioja, P. Niemela // Ann. Zool.Fenn. - 1978. - № 14. - P. 48-62.

Hoch, G. The natural enemy complex of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lep.: Lymantriidae) in different phases of its population dynamics in eastern Austria and Slovakia: a comparative study / G. Hoch, M. Zubrik, J. Novotny, A. Schopf. J. Appl // Entomol. – 2001. - № 125. P. 217–227.

Keena, M.A. Effects of laboratory rearing on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) / M.A. Keena, T.M. O Dell // USDA. Gener. Technic. Report. - 1994. - № 181. P. 1-23.

Kim, C.H. Illustrated flora and fauna of Korea / C.H Kim, S.H. Nam, S.M. Lee // Insecta. – 1982. - № 26(8). P. 588–615.

Kostin, I.A. Gypsy moth outbreak in East Kazakhstan in 1953–1955 / I.A. Kostin. - Alma-Ata: Institute of Zoology, Academy of Science of Kazakh. – 1958.

Kuznetsov, V.I. Manuscript of fauna and ecology of lepidopterans (Lepidoptera) of western Kopet-Dag / V.I. Kuznetsov. – Leningrad: Zoological Institute, Turkmenistan Academy of Science, 1960.

Lafontaine, J.D. Revised higher classification of the Noctuidae (Lepidoptera) / J.D. Lafontaine, M. Fibiger // Can. Entomol. – 2006. - № 138. P. 610–635

Lechowicz, M.J. Estimating the susceptibility of tree species to attack by the gypsy moth, *Lymantria dispar* / M.J. Lechowicz, L. Jobin // Ecol. Entomol. – 1983. - № 8. P. 171–183.

Lee, J.H. Gypsy moth parasite complex, Mt Halla National Park, Cheju Island, Korea / J.H. Lee, H.P. Lee, P.W. Schaefer, R.W. Fuester, J.D. Park, B.Y. Lee, and C.H. Shin // Entomol News. – 2002. - № 113. P. 103–112.

Liebhold, A.M. Elevated parasitism in artificially augmented populations of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) / A.M. Liebhold, J.S. Elkinton // Environmental Entomology. - 1989. - № 18. - P. 986–995.

Liebhold, A.M., K.W. Gotschalk, R.M. Muzika, M.E. Montgomery, R. Young, K. O’Day, and B. Kelley. Suitability of North American tree species to the gypsy moth: A summary of field and laboratory tests / A.M. Liebhold, K.W. Gotschalk, R.M. Muzika, M.E. Montgomery, R. Young, K. O’Day, B. Kelley. - U.S. Dept. Agric. For. Serv. Gen. Tech. Rep., 1995. – 211 p.

Limbu, S. Effects of temperature on development of *Lymantria dispar asiatica* and *Lymantria dispar japonica* (Lepidoptera: Erebidae) / S. Limbu, M. Keena, F. Chen, G. Cook, H. Nadel, K. Hoover // Environmental Entomology. - 2017. - №46(4). P. 1012-1023.

Makhnovsky, I.K. Pest of mountain forests and their control / I.K. Makhnovsky. – M: Forest Product Press, 1966.

Matsuki, M. Potential risk of accidental introduction of Asian gypsy moth (*Lymantria dispar*) to Australasia: effects of climatic conditions and suitability of

native plants / M. Matsuki, M. Kay, J. Serin, R. Floyd, J.K. Scott // *Agricultural and Forest Entomology*. - 2001. - № 3(4). - P. 305–320.

Musco, F. *Counteracting Urban Heat Island Effects in a Global Climate Change Scenario* / F. Musco. - New York: Springer, 2016. 396 p.

Odell, T.M. Production of the gypsy moth, *Lymantria dispar*, for research and biological control / T.M. Odell, R.A. Bell, V.C. Mastro, J.A. Tanner, L.F. Kennedy // *Advances and challenges in insect rearing*. - 1984. – P. 156-166.

Orozumbekov, A.A. *The Natural enemies and diseases of the Gypsy moth in the habitat of the walnut–Fruit Forests of southern Kyrgyzstan: Ph.D. Thesis* / A.A. Orozumbekov. – Bishkek, 2001. – 18 p.

Mason, C.J. Larval dispersal of the Gypsy moth / C.J. Mason, M.L. McManus // *The Gypsy Moth: Research Toward Integrated Pest Management*. - 1981.- № 1584.- P. 161-202

Orozumbekov, A.A. Population ecology of gypsy moth in Kyrgyzstan / A.A. Orozumbekov, V.I. Ponomarev, A. Mamytov, E.M. Andreeva, A.M. Liebhold // *Dept. Agric. For. Serv. Gen. Tech. Rep.* – 2003. - P. 49–50.

Orozumbekov A.A. Gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) in Central Asia / A.A. Orozumbekov, Liebhold A.M., Ponomarev V.I., Tobin P.C. // *American entologist*. – 2009. - V. 55. - № 4. - P. 258–264.

Ponomarev V.I. Ecology of the gypsy moth in the southern Kyrgyzstan / V.I. Ponomarev, A.A. Orozumbekov, B.A Toktoraliev // *Vestnik MGUL*. – 2002. - № 318. P. 138–145.

Régnière, J. Phenology of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), male flight and the effect of moth dispersal in heterogeneous landscapes / J. Régnière, A. Sharov // *International Journal of Biometeorology*. - 1998. - № 41. P. 161-168

Romanenko, K.Y. Pistachio pests in Kyrgyzstan and their control / K.Y. Romanenko. - Ilim, 1984.

Schaefer, P.W. Gypsy moth, *Lymantria (Ocneria) dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) in the People's Republic of China / P.W. Schaefer, R.M. Weseloh, X.L. Sun, W.E. Walner, J.J. Yan // *Environ. Entomol.* – 1984. - № 13. P. 1535-1539.

Schaefer, P.W. Gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) and its natural enemies in the Far East (especially Japan). Annotated bibliography and guide to the literature through 1986 and host plants list for Japan / P.W. Schaefer, K. Ikebe, Y. Higashuira. - 1988. – 176 p.

Schaefer P.W. Asian gypsy moth (AGM) bioecology: comparisons with North American gypsy moth and other species of *Lymantria* / P.W. Schaefer, W.E. Wallner // *Proceedings USDA*. - 1992. - P. 42-43.

Schaefer, P.W. The Asian gypsy moth situation in Mongolia / P.W. Schaefer, B.A. Tuulaikhuu, C.E. Goulden, T. Kira // *Proceedings, U.S. Department of Agriculture interagency research forum on gypsy moth and other invasive species 2003. – 2004*. P. 32-72.

Sheehan, K.A. User's Guide for GMPHEN: Gypsy Moth Phenology Model. General Technical Report NE-158/ K.A. Sheehan. - Washington, DC, Forest Service, USDA. – 1992.

Sultanov, R.A. Gypsy moth monitoring by pheromone traps in the walnut–fruit forests in Uzbekistan / R.A. Sultanov. - Tashkent, 2005.

Thompson, L.M. Variation in growth and developmental responses to supraoptimal temperatures near latitudinal range limits of gypsy moth *Lymantria dispar* (L.), an expanding invasive species / L.M. Thompson, T.M. Faske, N. Banahene, D. Grim, S.J. Agosta, D. Parry, P.C. Tobin, D.M. Johnson, K.L. Grayson // *Physiological Entomology*. 2017. № 42(2). P. 181-190.

Toktoraliyev, B.A. Insects – Xylophagous of the forests of Kyrgyzstan: Ph.D. thesis / Toktoraliyev B.A. – Moscow, 1993.

Tuzkov, I.V. Natural enemies of gypsy moth / I.V. Tuzkov, V.I. Kharitonova // *J. Plant Protection of Pests and Diseases*. – 1964. № 11. P. 37.

Van Nieuwerkerken, E. J. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758 / E.J. Van Nieuwerkerken, L. Kaila, I.J. Kitching, N.P. Kristensen, D.C. Lees, J. Minet, C. Mitter, M. Mutanen, J.C. Regier, T.J. Simonsen, N. Wahlberg, S. Yen, R. Zahiri, D. Adamski, J. Baixeras, D. Bartsch, B.Å. Bengtsson, J.W. Brown, S.R. Bucheli, D.R. Davis, J. De Prins, W. De Prins, M.E. Epstein, P. Gentili-Poole, C. Gielis, P.

Hättenschwiler, A. Hausmann, J.D. Holloway, A. Kallies, O. Karsholt, A.Y. Kawahara, S. (J.C.) Koster, M.V. Kozlov, J.D. Lafontaine, G. Lamas, J.-F. Landry, S. Lee, M. Nuss, K.-T. Park, C. Penz, J. Rota, A. Schintlmeister, B.C. Schmidt, J.-C. Sohn, M.A. Solis, G.M. Tarmann, A.D. Warren, S. Weller, R.V. Yakovlev, V.V. Zolotuhin, A. Zwick. // In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. - 2011. - T. 3148. - C. 212-221.

Vanhanen, H. Climate change and range shifts in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth – a model study / H. Vanhanen, T.O. Veteli, S. Päävinen, S. Kellomäki, P. Niemelä // *Silva Fennica*. - 2007. - Vol. 41. - № 4. - P. 621–638.

Wulf, A. Schwammspinner–Massenvermehrung 1993. Resümee und Ausblick. In A. Wulf and K.-H. Berendes [Eds.]. SchwammspinnerKalamität im Forst. Mitt. Biol. Bundesanst. Land–Forstwirtschaft / A Wulf. - BerlinDahlem, 1993. 293 p.

Zahiri, R. Molecular phylogenetics of Erebidae (Lepidoptera, Noctuoidea) / R. Zahiri, J.D. Holloway, I.J. Kitching, J.D. Lafontaine, M. Mutanen, N. Wahlberg // *Systematic Entomology*. – 2012. - № 37. P. 102–124.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение 1

Таблица 1. Положение пробных площадей и таксационная характеристика древостоев в Покровском лесничестве (Свердловское лесничество, Покровский мастерский участок) Свердловской области (Интеграционный проект, 2009)

№№ пп	Географические координаты		Состав древостоя	Класс бонитета	Класс возраста	Полнота	Средние*		Тип почвы	Тип увлажнения
	с.ш.	в.д.					диаметр, см	высота, м		
2	56°31'	61°33'	10 Б, ед. С	II	VII	0,8	22,7	20	серая лесная	свежий, периодически влажный (II)
3	56° 28'	61° 36'	10 Б	II	VII	0,8	25,1	20	темно-серая лесная	устойчиво свежий (I)
4	56° 28'	61° 36'	10 Б	II	VII	0,8	24,5	20	темно-серая лесная	устойчиво свежий (I)
5	56° 28'	61° 36'	10 Б	II	VII	0,8	27,3	20	темно-серая лесная	устойчиво свежий (I)
6	56° 28'	61° 36'	10 Б	II	VII	0,8	24,1	20	темно-серая лесная	устойчиво свежий (I)
7	57°48'	62°07'	10 Б, ед. С	II	VII	0,8	20,6	20	слабо-подзолистая	сухой периодически свежий (III)
8	57°48'	62°07'	10 Б, ед. С	II	VII	0,8	23,1	20	слабо-подзолистая	сухой периодически свежий (III)

Примечание: * – характеристики относятся только к основному компоненту древостоя.

Приложение 1

Таблица 2. Положение пробных площадей (ПП) и таксационная характеристика древостоев в г. Екатеринбурге

№№ ППП	Географические координаты		Высота над уровнем моря, м	Состав древостоя	Класс бонитета	Число стволов на 1 га*, шт.	Сумма площадей сечений*, м ² /га	Средние*			Запас*, м ³ /га
	с.ш.	в.д.						диаметр, см	высота, м	возраст, лет	
1	56°47′	60°35′	240	10С	II	313	38,5	39,6	30,6	140	514
2	56°47′	60°34′	301	10С, ед. Б	II	285	40,4	42,5	26,8	139	434
3	56°47′	60°34′	316	10С, ед. Б, Ос	II	226	36,6	45,4	26,8	140	441
4	56°47′	60°36′	261	10С, ед. Б	III	215	38,1	47,5	26,5	152	354
5	56°47′	60°35′	246	10С, ед. Б	III	339	42,9	40,1	24,1	148	429
6	56°47′	60°36′	247	10С, ед. Б	III	298	42,9	42,8	24,8	122	514
7	56°48′	60°19′	306	10С, ед. Б	II	331	38,9	38,7	27,5	123	448
8	56°48′	60°19′	309	10С, ед. Б	II	357	42,5	38,9	26,0	122	551
9	56°48′	60°19′	313	10С, ед. Б	II	448	45,5	36,0	26,4	122	521
10	56°45′	60°18′	312	9С1Б, ед.Ос	II	188	35,3	48,9	27,3	138	434
11	56°45′	60°18′	300	10С, ед. Б, Ос	II	190	30,8	45,5	26,4	102	365
12	56°45′	60°18′	318	10С, ед. Б, Ос	II	233	38,6	46,0	26,4	134	454

Примечание: * – характеристики относятся только к сосновому компоненту древостоя.

Приложение 2

Таблица 3. - Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в г.Екатеринбурге, 2010-2016 гг.

Даты учета	Год/Пункт учета (Б.- ул.Белореченская, Я. – ул.Ясная)										
	2010/ Б.	2011/ Б.	2012/ Б.	2013/ Б.	2013/ Я.	2014/ Б.	2014/ Я.	2015/ Б.	2015/ Я.	2016/ Б.	2016/ Я.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2.07								0			
3.07	12	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
4.07	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
5.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8.07	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
9.07	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
10.07	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
11.07	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
12.07	9	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1
13.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14.07	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3
15.07	8	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
16.07	9	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
17.07	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18.07	9	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0
19.07	1	2	0	0	0	0	0	0	0	16	18
20.07	5	0	0	0	0	0	0	0	0	512	279
21.07	9	0	0	0	0	0	0	0	0	116	194
22.07	18	1	0	0	0	0	0	1	0	3	5
23.07	23	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
24.07	12	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25.07	24	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
26.07	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27.07	3	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0
28.07	3	8	0	229	377	0	0	0	0	0	0
29.07	9	8	0	174	337	0	0	0	0	0	0
30.07	8	3	0	38	24	0	0	0	0	0	0
31.07	3	0	0	22	21	0	1	0	0	0	1
1.08	5	0	0	106	96	0	0	0	0	0	0
2.08	3	0	0	49	38	1	0	0	0	0	0
3.08	4	0	0	36	33	0	0	0	0	0	0
4.08	3	0	0	7	7	1	0	0	0	0	0
5.08	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
6.08	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7.08	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8.08	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0
9.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10.08	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0

Окончание таблицы 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
11.08	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12.08	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
13.08	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
14.08	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
15.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17.08	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
18.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19.08	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Таблица 4. Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в пригороде г. Екатеринбурга, 2010-2016 гг.

Даты учета	Сад Запад (56°49'14.1"N 60°28'51.7"E)						
	Годы						
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
1	2	3	4	5	6	7	8
2.07							
3.07	0	0	0	0	0	0	0
4.07	6	0	0	0	0	0	0
5.07	-	0	0	0	0	0	0
6.07	-	0	0	0	0	0	0
7.07	2	0	0	0	0	0	0
8.07	0	0	0	0	0	0	0
9.07	0	0	0	0	0	0	0
10.07	0	0	0	0	0	0	0
11.07	0	0	0	0	0	0	0
12.07	0	0	1	0	0	0	0
13.07	0	0	2	0	0	0	0
14.07	0	0	6	0	0	0	1
15.07	0	0	3	0	0	0	1
16.07	0	0	8	0	0	0	0
17.07	3	0	6	0	0	0	0
18.07	2	0	4	0	0	0	1
19.07	-	0	7	0	0	0	0
20.07	-	0	3	0	0	0	10
21.07	1	0	1	0	0	0	63
22.07	-	0	2	0	0	0	44
23.07	23	0	1	0	0	0	13
24.07	-	1	0	0	0	0	3
25.07	-	1	0	1	0	0	0
26.07	39	1	1	1	0	0	0
27.07	-	4	0	1	0	1	0
28.07	-	11	0	246	0	0	0
29.07	-	15	1	208	0	0	0

Окончание таблицы 4

1	2	3	4	5	6	7	8
30.07	52	11	0	36	0	0	0
31.07	32	2	0	4	0	0	0
1.08	14		0	71	0	0	0
2.08	-	11	0	103	0	2	0
3.08	23	0	0	58	0	0	0
4.08	-	4	0	32	0	0	0
5.08	26		0	9	0	0	0
6.08	1	3	0	13	0	0	0
7.08	6	3	0	1	0	0	0
8.08	1	2	0	0	1	0	0
9.08	-	19	0	1	0	0	0
10.08	4	13	0	0	0	10	0
11.08	0	26	0	1	0	0	1
12.08	0	15	0	5	0	0	0
13.08	1	12	0	1	0	0	0
14.08	1	11	0	0	0	0	0
15.08	0	3	0	1	0	0	0
16.08	0	1	0	2	0	0	0
17.08	0	0	0	1	4	0	0
18.08	0	0	0	3	3	1	0
19.08	0	0	0	0	5	0	0
20.08	0	0	0	1	0	0	0
21.08	0	0	0	0	3	0	0
22.08	0	0	0	0	4	0	0
23.08	0	0	0	0	0	0	0
24.08	0	0	0	0	0	0	0
25.08	0	0	0	0	1	0	0
26.08	0	0	0	0	1	0	0
27.08	0	0	0	0	0	0	0
28.08	0	0	0	0	0	0	0
29.08	0	0	0	0	1	0	0
30.08	0	0	0	0	3	0	0
31.08	0	0	0	0	1	0	0

Таблица 5. Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в Новосибирской области, 2008-2010 гг (Ильиных, Кривец, 2011)

№ ловушки. Пункт учета	2008 год									
	Даты учета									
	16.07	20.07	24.07	30.07	04.08	08.08	12.08	16.08	Σ	
1. Кольцово	0	1	2	2	2	2	1	0	10	
2. Кольцово	0	0	2	3	8	2	0	0	15	
3. Кольцово	0	0	3	5	2	0	0	0	10	
2009 год										
Даты учета										
	23.07	26.07	29.07	02.08	09.08	06.09	23.09		Σ	
1. Кольцово	0	0	1	1	1	0	0		3	
2. Кольцово	0	0	0	0	2	2	0		4	
3. Кольцово	0	0	0	1	0	1	0		2	
2010 год										
Даты учета										
	02.08	05.08	09.08	15.08	20.08	27.08	02.09	05.09	Σ	
1. Кольцово	1	1	0	3	2	2	0	0	9	
2. Кольцово	0	1	1	1	0	1	1	0	5	
3. Кольцово	0	1	0	2	1	2	0	0	6	

Таблица 6. Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в Томской области, 2009-2010 гг (Ильиных, Кривец, 2011)

Пункт учета	2009 год									
	Даты учета									
1	2									
	13.07	20.07	27.07	06.08	11.08	16.08	24.08	31.08	Σ	
Томск: Сибирский Ботанический сад	0	0	0	2	4	0	0	0	6	

Окончание таблицы 6

1	2									
Томск: Академгородок	0	0	0	0	4	3	1			8
2010 год										
	Даты учета									
	23.07	30.07	09.08	16.08	23.08	28.08	01.09	03.09	06.09	Σ
Томск: Сибирский Ботанический сад	0	0	3	0	1	0	0	0	0	4
Томск: Академгородок	0	0	4	1	0	0	3	1	0	9

Таблица 7. Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в Волгоградской области, 2010-2012 гг (данные предоставлены начальником отдела защиты леса и лесопатологического мониторинга филиала ФБУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Волгоградской области» Г.А. Серым)

№ УПН*, № ловушки	2010 год											
	Пункт учета: Среднеаухтубинское лесничество, Сахарное участковое лесничество											
	Даты учета											
1	2											
	02.07	06.07	13.07	16.07	22.07	31.07	02.08					Σ
№ 3, № 6	2	7	3	3	1	1	0					17
№ 4, № 7	0	6	2	2	1	0	0					11
2011 год												
Пункт учета: Лещевское лесничество, Лещевское участковое лесничество												
	Даты учета											
	01.07	04.07	08.07	11.07	13.07	15.07	18.07	22.07	25.07	28.07	31.07	Σ
№ УПН 1	-	-	1	5	4	8	4	6	3	4	-	35
Пункт учета: Лещевское лесничество, Каршевитское участковое лесничество												
	Даты учета											
	01.07	03.07	07.07	10.07	15.07	18.07	22.07	25.07	28.07	31.07		Σ
№ УПН 1		2	5	8	12	7	9	7	3	4		57
2012												
Пункт учета: Лещевское лесничество, Каршевитское участковое лесничество												
	Даты учета											
	07.06	09.06	13.06	15.06	18.06	21.06	22.06	25.06	27.06			Σ
№ УПН 1, № 1	-	11	10	8	21	11	5	13	1			80
№ УПН 1, № 2	-	5	14	11	33	3	4	4	-			74
№ УПН 1, № 3	-	7	11	9	87	15	3	-	-			132
№ УПН 1, № 4	3	8	13	12	-	3	-	-	-			39

Окончание таблицы 7

1	2										
Пункт учета: Лещевское лесничество, Лещевское участковое лесничество											
Даты учета											
	31.05	04.06	09.06	11.06	14.06	18.06	22.06	26.06	27.06		Σ
№ УПН 1, № 1	-	2	15	25	77	68	78	15	2		282
№ УПН 2, № 4	-	5	21	38	64	71	36	-	-		235
№ УПН 3, № 7	-	1	32	47	72	58	18	-	-		228

Примечание: * - участок постоянных наблюдений

Таблица 8. Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в Волгоградской области, 2014 г (данные предоставлены начальником отдела защиты леса и лесопатологического мониторинга филиала ФБУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Волгоградской области» Г.А. Серым)

Даты учета	Пункт учета				
	Среднеахтубинское лесничество Сахарное участковое лесничество			Среднеахтубинское лесничество Среднеахтубинское участковое лесничество	
1	2	3	4	5	6
	Д	кв 35, выд 20	кв 35, выд 26	кв 53, выд 14	кв 22, выд 10
19.06	0	1			
20.06	1	4	10	67	
21.06	4				
22.06	9				
23.06		52	35		
24.06		6		117	
25.06	1			37	18
26.06					27
27.06	7	57	54	51	25
28.06	10				54
29.06	15				
30.06	3				43
01.07	29	10	43		61
02.07	25	27	84	147	89
03.07	40				118

Окончание таблицы 8

1	2	3	4	5	6
04.07	11	87	118	131	83
05.07	29				117
06.07	30	43	73		123
07.07	15	14	79		133
08.07				121	79
09.07				145	54
10.07				36	56
11.07		33	52		41
12.07					23
13.07					15
14.07					8
15.07				21	23
16.07					10
17.07				7	5
18.07					
19.07					
20.07					
21.07					8
22.07					1
23.07	15	7	42		3

Таблица 9. Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в Астраханской области, 2011-2014 гг (данные предоставлены начальником отдела защиты леса и лесопатологического мониторинга филиала ФБУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Волгоградской области» Г.А. Серым)

№ ловушки, квартал, выдел	2011 год										
	Пункт учета: Западно-дельтовское лесничество, Икрянинское участковое лесничество										
	Даты учета										
1	2										
	28.06	02.07	04.07	06.07	09.07	18.07	22.07	27.07	01.08	05.08	∑
№ 1, кв 55 выд 1	25	192	99	98	255	301	100	100	35	4	1209
№ 2, кв 38 выд 2	4	12	56	56	120	128	40		2		418
2012 год											
Пункт учета: Западно-дельтовское лесничество, Икрянинское участковое лесничество											
Даты учета											
	25.06	01.07	08.07	15.07	22.07	29.07	06.08				∑
№ 1, кв 55 выд 1	0	0	12	15	15	7	0				49
№ 2, кв 38 выд 2	0	4	12	25	21	20	0				82
№ 3, кв 31 выд 7	0	18	42	40	12	10	0				122
2013											
Пункт учета: Западно-дельтовское лесничество, Икрянинское участковое лесничество											
Даты учета											
	14.06	17.06	24.06	01.07	08.07	15.07	22.07	29.07			∑
№ 1, кв 31 выд 6		22	45	123	259	59	23	2			477
№ 2, кв 31 выд 7		15	40	150	142	51	28	0			426
№ 3, кв 55 выд 1	3	18	35	114	180	64	22	0			436
№ 4, кв 55 выд 1	2	15	28	97	163	43	12	0			360

Окончание таблицы 9

1	2											
2014												
Пункт учета: Западно-дельтовское лесничество, Икрянинское участковое лесничество												
Даты учета												
	18.06	21.06	24.06	27.06	30.06	04.07	07.07	11.07	14.07	17.07	20.07	Σ
№ 1, кв 31 выд 6	42	46	56	62	79	80	93	53	35	12	4	562
№ 2, кв 31 выд 7	36	48	52	52	64	83	56	39	18	6	0	454
№ 3, 55 выд 1	18	22	36	43	49	78	80	41	31	18	3	419

Таблица 10. Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в Бишкеке, 2009 г, 2012 - 2013 гг (данные предоставлены кандидатом биологических наук Кыргызского национального аграрного университета им. Скрябина А.А. Орозумбековым)

2009 г		2012		2013	
Первомайский район		Ботанический сад		Ботанический сад	
Даты учета	Количество, шт	Даты учета	Количество, шт	Даты учета	Количество, шт
03.07.2009	2	25.06.2012	84	24.06.2013	18
06.07.2009	6	28.06.2012	131	28.06.2013	24
09.07.2009	11	03.07.2012	434	01.07.2013	32
12.07.2009	17	06.07.2012	317	05.07.2013	25
15.07.2009	23	10.07.2012	665	08.07.2013	17
18.07.2009	44	13.07.2012	289	12.07.2013	48
21.07.2009	68	17.07.2012	443	15.07.2013	45
24.07.2009	113	21.07.2012	343	22.07.2013	52
27.07.2009	70	25.07.2012	162	26.07.2013	40
30.07.2009	30	31.07.2012	97	29.07.2013	44
02.08.2009	15			02.07.2013	14
05.08.2009	7			05.08.2013	8
08.08.2009	3			09.08.2013	0
Σ	409	Σ	2965	Σ	367

Таблица 11. Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в Алма-Ата, 2007 г. (данные получены научным руководителем В.И. Пономаревым)

Пункт учета	2007 год								
	Даты учета								
	03.07	06.07	09.07	12.07	17.07	24.07	27.07	03.08	Σ
точка 1*	15	32	23	28	25	48	9	17	197
точка 2*	30	27	13	24	26	19	4	0	143

Примечание: * точка 1 - высота над уровнем моря 1065 м; точка 2 - высота над уровнем моря 1000 м