

# ФАКТОРЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ВСПЫШЕК МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА В ЛЕСОСТЕПИ ЗАУРАЛЬЯ

*Е.В. Колтунов, М.И. Хамидуллина, Ботанический сад Уральского отделения РАН*

Изучение механизмов и факторов возникновения периодических вспышек массового размножения — одно из наиболее актуальных направлений исследований в популяционной экологии насекомых. Несмотря на то, что к настоящему времени предложено много различных гипотез [1—4], ни одна из них не может адекватно объяснить механизмы возникновения и затухания вспышек. По сути, многие гипотезы являются факторными и не объясняют существа процессов, приводящих к возникновению вспышек. Наиболее близко к возможному объяснению причин неудач этих гипотез подошел Wallner [5], который продемонстрировал, что насекомые-филлофаги, образующие периодические крупномасштабные вспышки, значительно отличаются от видов насекомых, не способных к образованию вспышек. Филлофаги способны к быстрому отклику на изменения окружающей среды и качество кормового субстрата, обладают значительным потенциалом адаптации к этим изменениям, сильным полиморфизмом, высоким миграционным потенциалом [5]. Учитывая это, мы предположили, что эта группа насекомых отличается от остальных наличием высокого вспышечного (биотического) потенциала. Именно способность к быстрой адаптации к изменению условий среды и генерирует его быстрый рост [6]. Но этот потенциал не является постоянным и стабильным. Он, в различные фазы популяционной динамики, колеблется, достигая максимума во вспышечный период и минимума в фазе депрессии [6]. Как показано нами ранее [6], активация этого фактора происходит в результате воздействия фактора абиотического стресса (возникновение весенне-летних засух, обычно предшествующих вспышке, а часто и синхронизированных с ней). Третьим важным фактором, обеспечивающим возможность возникновения вспышки, является реакция части ценопопуляции древостоев на фактор абиотического стресса (весенне-летние засухи). Она идентифицируется по резкому снижению годового радиального прироста древостоев в год наступления засухи [6, 7]. Известно много данных, согласно которым в результате воздействия фактора абиотического стресса (засуха) биохимический состав кормового субстрата (листья, хвой) значительно изменяется в сторону улучшения кормовых свойств [8].

Мы анализировали вспышки массового размножения зауральской популяции непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в колковых березовых лесах Челябинской обл. (1988—1991 гг.) и березовых лесах Свердловской обл. (1987—1989 и 2005—2007 гг.). Данные по динамике вспышек массового размножения непарного шелкопряда в 1988—1991 и 2005—2007 гг. получены методом полевых экспедиционных работ. Заселенность древостоев кладками непарного шелкопряда и степень дефолиации крон определялась визуально. Основой данных послужил подсчет гидротермического коэффициента Селянинова [9]. Реакцию деревьев на фактор абиотического стресса (засуха) определяли по тренду радиального прироста ( $r_{x+1}/r_x$ ). Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью подсчета Т-критерия Стьюдента, F-критерия Фишера и доверительного интервала.

Анализ климатических условий, предшествующих возникновению вспышки массового размножения непарного шелкопряда в Еткульском р-не Челябинской обл., показал, что периодический климатический цикл колебаний гид-

ротермических условий синхронизирован с фазой максимума вспышки (рис.). В этот период фаза максимума вспышки совпала с фазой минимумов гидротермических коэффициентов. Следовательно, пик развития вспышки совпал с наступлением особенно сильных и интенсивных весенне-летних засух. Начало же фазы подъема численности популяции синхронизировано с фазой постепенного снижения гидротермических коэффициентов.

Тем не менее, как показали результаты анализа трендов годового радиального прироста березы, группы с очень низкой энтоморезистентностью (дефолиация в 1989 г. — 100%) резко снизили годичный прирост, тогда как радиальный прирост контрольной группы (дефолиация — 0—5%) почти не изменился, а прирост древостоев со средней энтоморезистентностью (дефолиация — 30%) снизился также очень незначительно. Очевидно, что в 1986 г. сильная стрессовая реакция наблюдается только в группе с потенциально очень низкой энтоморезистентностью.

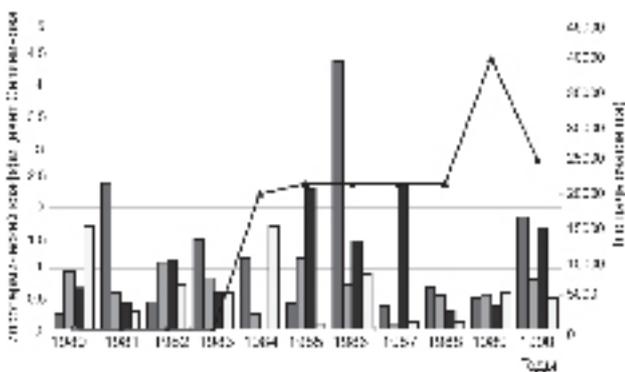
На следующий год погодные условия были более засушливыми. В мае наблюдалась сильная засуха, а июньская и августовская были еще более интенсивными. Но ГТК июля был высоким. В этих погодных условиях вновь наиболее значительная реакция на абиотический стресс наблюдалась у древостоев с наиболее низкой энтоморезистентностью (дефолиация — 100%). Годичный радиальный прирост у этой группы вновь снизился значительно больше, чем у древостоев с высокой и средней энтоморезистентностью. Следовательно, вновь наблюдается различная реакция на абиотический стресс. В подгруппе древостоев с наиболее низкой энтоморезистентностью снижение радиального прироста заметно интенсивнее, чем в контрольной.

В 1988 г. гидротермические коэффициенты мая-августа свидетельствуют о полной сильной засухе (рис.). Сравнительный анализ реакции на засуху разных по энтоморезистентности подгрупп древостоев показал, что, несмотря на сильную, полную весенне-летнюю засуху, уровень реакции древостоев был относительно ниже теоретически ожидаемого. Тем не менее, вновь его различия между вариантами с низкой и высокой энтоморезистентностью составили в среднем в 2,26 раза. Следовательно, вновь имеет место дифференциация реакций в зависимости от уровня потенциальной энтоморезистентности древостоев.

По нашему мнению, различия в уровне реакции на фактор абиотического стресса, по крайней мере, частично, могли быть обусловлены тем, что потенциально высокорезистентные древостои больше реагировали на отклонения климатических условий в сторону возрастания увлажнения. Поскольку на текущий годичный прирост оказывают влияние и условия позднелетних месяцев предыдущего года [10], ясно, что отсутствие реакции на засуху в высокорезистентной подгруппе древостоев в 1986 г. обусловлено как более низким уровнем реакции на фактор абиотического стресса вообще, так и более сильным положительным откликом на высокую влажность в июле 1985 г. и переувлажнение в мае 1986 г. В 1988 г. отсутствие адекватной реакции на полную засуху, очевидно, было обусловлено сильным положительным откликом на июльское сильное переувлажнение в 1987 г. Кроме того, по реакции в следующем году (1989) отчетливо видно, что уровень снижения радиального

прироста в контрольных древостоях настолько значителен, что превышает суммарную реакцию низкорезистентных древостоев (дефолиация — 100%) и на фактор засухи, и на фактор дефолиации. Незначительно (по уровню реакции) отличался и тренд радиального прироста у подгруппы древостоев со средним уровнем энтоморезистентности (дефолиация — 30%). По нашему мнению, это свидетельствует о существовании заметной тенденции к снижению скорости реакции на фактор абиотического стресса у древостоев с высокой энтоморезистентностью. Как видно из полученных данных, в степной и лесостепной зонах Челябинской обл. и у низкорезистентных и у высокорезистентных древостоев реакция на фактор абиотического стресса наблюдается, в основном, в том же году. Интересно отметить также, что и в южной, и в северной лесостепи древостои при одновременном воздействии и засухи, и фактора дефолиации в год дефолиации снижают прирост в большей степени от фактора сильной засухи, в меньшей — от фактора дефолиации.

Сходным образом реагировали на фактор абиотического стресса (засуху) и древостои березы перед вспышкой массового размножения в условиях Свердловской обл. (Каменск-Уральский р-н). Различия заключались в меньшей интенсивности и продолжительности засух. Но различия в интенсивности реакции на стресс-фактор также хорошо выражены в зависимости от потенциальной энтоморезистентности древостоев. Мы предполагаем, что популяция на северной границе ареала адаптировалась к менее благоприятным климатическим условиям.



#### **Гидротермические условия в Каменск-Уральском р-не Свердловской обл. в различные фазы популяционной динамики непарного шелкопряда**

Как показали результаты анализа характера весенне-летних засух, этот параметр имеет исключительно важное значение для успешного возникновения вспышки. Наиболее эффективно инициируют вспышку сильные и полные (без прерывания) весенние и раннелетние (майские и июньские) засухи [6]. Чем более ранние весенние засухи, тем более чувствительны к ним гусеницы младшего возраста, и наоборот. Поэтому прерывание засух к концу онтогенеза гусениц или для гусениц старших возрастов не сопровождается затуханием вспышек.

В течение всего предвспышечного периода наблюдается дифференциация по реакции на стресс-фактор у потенциально низко- и высокорезистентных древостоев.

Это сопровождается быстрой адаптацией популяции к изменению трофических параметров кормового субстрата вследствие ежегодного воздействия фактора абиотического стресса на потенциально низкорезистентные древостои в течение нескольких лет, предшествующих вспышке. И именно этот фактор инициирует быстрый рост биотического потенциала у части популяции, питающейся лиственной древостоев с потенциально низкой энтоморезистентностью и наиболее сильно откликающихся на абиотический стресс. Он проявляется в значительном росте выживаемости популяции и быстром подъеме численности.

Таким образом, предложенный нами возможный механизм возникновения вспышек массового размножения у непарного шелкопряда, имеет комплексный характер. Он обусловлен определенной последовательностью включения факторов: абиотического стрессора (весенне-летних засух), механизм воздействия которого обусловлен стрессовым воздействием на часть древостоев, их стрессовой реакцией, которая сопровождается как резким падением годовичного радиального прироста, так и, вероятно, значительным сдвигом физиолого-биохимических параметров кормового субстрата насекомых (листьев и хвои), повышающих его кормовую ценность. Это, в свою очередь, активизирует у популяции непарного шелкопряда включение механизма быстрой адаптации к изменению параметров кормового субстрата. Именно включение этого фактора (быстрой адаптации) и приводит, по нашему мнению, к исключительно быстрому возрастанию биотического (вспышечного) потенциала популяции в местообитаниях, которые подверглись воздействию фактора абиотического стрессора (засухи) и древостои отреагировали на этот фактор. Одновременно оказывает положительное воздействие на популяцию фитофага и улучшение климатических условий в этот период. Рост вспышечного потенциала приводит к значительному росту выживаемости популяции, быстрому возрастанию численности и экологической плотности и сопровождается сильной и полной дефолиацией крон деревьев. Затухание вспышки происходит, главным образом, вследствие феномена популяционного кризиса адаптации. Из-за цикличности климатических условий период засухи (оптимальных условий) в Зауралье очень короткий и быстро сменяется дождливым периодом. Это происходит часто уже во второй половине фазы вспышки. Мы предполагаем, что по этой причине наступает кризис адаптации у популяции насекомых-филлофагов. Биохимическая адаптация популяции к определенному составу кормового субстрата вследствие быстрого изменения погодных условий (переход от засухи к сильному увлажнению) уже неэффективна вследствие резкого сдвига биохимического состава листьев. Поэтому популяция непарного шелкопряда вынуждена резко изменить направление адаптации. Это сопровождается снижением выживаемости популяции, быстрым снижением ее вспышечного потенциала. Все другие биотические факторы возникновения и затухания вспышек для насекомых с высоким биотическим потенциалом (паразиты и хищники, инфекционные болезни) менее значимы по сравнению с фактором абиотического стресса и огромным биотическим (вспышечным) потенциалом. ■