

УДК 630*181.42: 574.4

**Дендрохронологические аспекты
реакции древостоев на абиотический стресс
как фактора популяционной динамики
в очагах массового размножения
насекомых-фитофагов**

Е.В. Колтунов*

*Ботанический сад Уральского отделения РАН,
Россия 620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202а¹*

Received 2.03.2012, received in revised form 9.03.2012, accepted 17.03.2012

Дендрохронологическими методами было установлено, что древостои значительно различаются по степени снижения радиального прироста в год засухи. Уровень снижения годичного радиального прироста хорошо коррелирует со степенью дефолиации насекомыми-фитофагами крон деревьев. Мы предполагаем, что наиболее значительное снижение радиального прироста инициирует наиболее низкую энтоморезистентность древостоев и наоборот. Предложена ранговая структура факторов популяционной динамики у насекомых с высоким биотическим потенциалом и механизмы популяционной динамики. Фактором первого ранга является абиотический стресс (весенне-летние засухи). Второй ранг представлен фитоценоотическим фактором, обусловленным стрессовой реакцией низкорезистентных древостоев, которая сопровождается значительным сдвигом физиолого-биохимических параметров кормового субстрата насекомых (листьев и хвои), повышающих его кормовую ценность. Фактор третьего ранга популяционно-генетический: наличие у вида насекомых-филлофагов генетически детерминированного высокого биотического (вспышечного) потенциала, который обеспечивает включение механизма быстрой адаптации к изменению параметров кормового субстрата.

Ключевые слова: абиотический стресс, дендрохронология, лесные насекомые-фитофаги, вспышки массового размножения.

Введение

Дендрохронологические методы в области популяционной экологии лесных на-

секомых к настоящему времени получили наибольшее распространение для дендрохронологической реконструкции вспышек массо-

* Corresponding author E-mail address: kev@uran.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

вого размножения насекомых (Агеев, 2006). Но потенциальные возможности этих методов в лесной энтомологии, по нашему мнению, значительно больше (Колтунов, 2003). Одним из таких направлений может быть исследование механизмов вспышек массового размножения, прогнозирование параметров потенциальной энтоморезистентности древостоев и возможностей эффективного картирования потенциально низкорезистентных участков леса.

Исследованию очагов массового размножения наиболее опасных насекомых-вредителей леса и факторам и экологическим механизмам популяционной динамики насекомых посвящено значительное число работ (Ильинский, Тропин, 1965; Викторов, 1967; Рафес, 1978; Исаев и др., 1984, 1988; Barbosa, Schultz, 1987; Berryman, 1988; Price, 1991; Walker, Jones, 2001; Berryman, 2002). Факторы, определяющие динамику численности насекомых и экологические механизмы, посредством которых эти факторы влияют на изменения численности насекомых, в течение многих лет были предметом широких обсуждений, а зачастую и острых дискуссий (Викторов, 1967). В конечном счете собранный большой эмпирический материал позволил сформулировать ряд концепций динамики численности насекомых. Ранее наибольшей популярностью пользовались так называемые монофакторные теории динамики, основанные на представлениях об одном, решающем факторе, определяющем изменения численности насекомых. Наиболее известные из них: трофическая, климатическая, паразитарная концепции и концепция абиотического стресса (Трейман, 1938; Ильинский, 1952; Тарануха, 1952; Кожанчиков, 1955; Руднев, 1962; Бенкевич, 1984; Bodenheimer, 1938; Anderwartha, Birch, 1954; 1958; Mattson, Naack, 1988). При этом каждый из факторов,

давших основу этим концепциям, был реальным фактором популяционной динамики на локальном уровне, но не обеспечивал полной реализации вспышки массового размножения в целом.

Позже была разработана синтетическая концепция, которая, в отличие от предыдущих, была полифакторной (Викторов, 1967). Но ни одна из них, несмотря на явную роль этих факторов, не могла объяснить механизма вспышек в целом и, в частности, ответить на следующие вопросы: почему не все виды насекомых обладают способностью давать вспышки массового размножения; почему не каждая засуха сопровождается вспышками массового размножения?

К сожалению, определенная умозрительность существующих концепций популяционной динамики насекомых, как монофакторных, так и полифакторных, исключает реальную возможность прогнозирования времени возникновения вспышки массового размножения. Кроме того, эти концепции не дают возможности точного прогнозирования ожидаемой пространственной структуры очагов, ожидаемого уровня энтоморезистентности древостоев, степени дефолиации крон, продолжительности периода вспышки и площади очагов. Вследствие этого прогнозирование развития вспышки массового размножения до настоящего времени затруднительно. Это приводит к необходимости проведения сплошных обработок очагов инсектицидами, несмотря на то, что часто реальная дефолиация крон вследствие высокого уровня энтоморезистентности древостоев значительно ниже, чем ожидаемая (Колтунов, 2006). Соответственно, это сопровождается значительными экономическими затратами на проведение мероприятий по обработке очагов, нанесением экологического ущерба биоценозам.

При этом экономические затраты не всегда целесообразны, так как слабая реальная дефолиация даже темнохвойных древостоев не сопровождается их отпадом, массовым усыханием и сильным ослаблением (Рожков и др., 1991; Колтунов, 1996; Колтунов и др., 1996a,b, 1997). Остается недостаточно изученной также ранговая структура факторов реализации вспышек массового размножения. До настоящего времени является предметом дискуссий и проблема механизмов и факторов затухания вспышек массового размножения лесных насекомых (Воронцов, 1963; Ханисламов, 1963; Коников, 1978; Исаев и др., 1984; Ильиных, 2002; Ильиных и др., 2009; Бахвалов и др., 2010).

По нашему мнению, наиболее близко к возможному объяснению причин неудач многих гипотез популяционной динамики лесных насекомых-фитофагов подошел W. Wallner (1987), который продемонстрировал, что насекомые, образующие периодические крупномасштабные вспышки, значительно отличаются от видов насекомых, не образующих вспышек. Они способны к быстрому отклику на изменения окружающей среды и качества кормового субстрата, обладают значительным потенциалом адаптации к этим изменениям, сильным полиморфизмом, высоким миграционным потенциалом (Wallner, 1987). Мы предположили, что эта группа насекомых отличается от остальных высоким вспышечным (биотическим) потенциалом. Именно способность к быстрой адаптации к изменению условий среды и генерирует быстрый рост биотического (вспышечного) потенциала (Колтунов, 2006). Но этот потенциал не является постоянным и стабильным. Он в различные фазы популяционной динамики колеблется, достигая максимума во вспышечный период и минимума в фазу депрессии (Колтунов, 2006). Именно по этой

причине невозможно возникновение вспышек массового размножения в период депрессии численности, хотя при благоприятных климатических условиях (локальных засухах) и наблюдается рост экологической плотности яйцекладок (непарного шелкопряда). Но наиболее часто высокая заселенность древостоев кладками не приводит к сильной дефолиации крон деревьев вследствие низкой выживаемости гусениц, которая генерируется как низкой кормовой ценностью, так и высокой антифидагной активностью субстрата (хвои, листвы).

Мы предположили, что возможность возникновения вспышек массового размножения лесных насекомых-фитофагов и характер пространственно-временной структуры очагов массового размножения лесных насекомых в значительной степени детерминированы уровнем временного снижения энтоморезистентности древостоев из-за воздействия фактора абиотического стресса (весенне-летних засух) и реакции древостоев, которая, в свою очередь, детерминирована параметрами эдафотопы и состоянием древостоев (Колтунов, 2006).

Следовательно, необходимость дальнейшего совершенствования гипотез возникновения, течения и затухания вспышек массового размножения остается актуальной. Для исследования факторов популяционной динамики насекомых-фитофагов мы использовали дендрохронологические методы и, в первую очередь, метод количественного анализа отклика древостоев на фактор абиотического стресса с помощью анализа степени снижения годового радиального прироста в год наступления засухи.

Материалы и методы

Изучена зауральская популяция непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в

березовых лесах Челябинской и Свердловской областей и популяция шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) в сосновых лесах этих же областей. Заселенность древостоев кладками непарного шелкопряда и шелкопряда-монашенки определялась методом подсчета количества кладок на стволах деревьев. Кладки непарного шелкопряда и шелкопряда-монашенки собирали и в лабораторных условиях подсчитывали среднее количество яиц в кладке. Учет проводили по трансекте через каждые 20 м. Степень дефолиации крон древостоев определяли визуально. Гидротермические условия характеризовали с помощью расчета гидротермического коэффициента (ГТК) Селянинова (Селянинов, 1928) с мая по август. Отбор кернов проводили приростным буром на высоте 1,5 м с учетом сторон горизонта по трансекте через каждые 20 м, без выбора объекта, случайным образом (Молчанов, 1970; Ловелиус, 1979). Затем керны высушивали при комнатной температуре, зачищали мелкой наждачной бумагой и проводили измерения радиального прироста. У хвойных древостоев измеряли отдельно годичный радиальный прирост ранней и поздней древесины, у березы – суммарный годичный прирост. Средние показатели радиального прироста получали на основе суммирования данных радиального прироста каждого года по 30–50 кернам для каждого варианта и подсчета среднего арифметического значения прироста, а также – среднего квадратичного отклонения. Влияние фактора абиотического стресса (весенне-летних засух) изучали с помощью количественной оценки уровня снижения годичного радиального прироста в год засухи по отношению к предыдущему году и рассчитывали по формуле R_n/R_{n+1} . Достоверность результатов оценивали по F-критерию Фишера (Рокицкий, 1973).

Результаты и обсуждение

Характеристика годичного радиального прироста древостоев в засуху перед возникновением очагов массового размножения непарного шелкопряда

Использование дендрохронологического подхода позволило установить, что древостои совершенно по-разному откликаются на фактор абиотического стресса (весенне-летние засухи) (Koltunov, Andreeva 1999; Колтунов, 2006). Эти различия заключались в разной степени снижения годичного радиального прироста древостоев в год засухи (табл. 1, 2).

Так, в древостое, позже дефолированном непарным шелкопрядом на 80–100 %, соотношение годичного радиального прироста перед засухой и в год наступления засухи снизилось в 2,8 раза, при 20–30 %-ной дефолиации – в 1,44 раза, при отсутствии дефолиации – в 1,15 раза (табл. 1). Было также важно установить, насколько дифференциация отклика на стресс характерна для других видов насекомых, обладающих высоким биотическим потенциалом. Результаты показали, что в системах береза-непарный шелкопряд, сосна-шелкопряд-монашенка эта закономерность носит общий характер (табл. 1, 2). Особенности воздействия фактора абиотического стресса (засухи) на изменение годичного радиального прироста в очагах массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) были изучены ранее (Колтунов, 1996).

Показано, что древостои с потенциально низкой энтоморезистентностью наиболее значительно снижали годичный радиальный прирост в год засухи. Поэтому после возникновения очагов массового размножения эти участки наиболее значительно дефолировались насекомыми-фитофагами (дефолиация

Таблица 1. Влияние уровня энтоморезистентности березы повислой на соотношение годовичного радиального прироста в год, предшествующий засухе, к приросту в год засухи (R_n / R_{n+1}) в древостоях, подвергшихся дефолиации, и в контроле. Значения F-критерия Фишера приведены для парного сравнения соотношений прироста вариантов, указанных в скобках

Наименование вариантов	R_n / R_{n+1}	F-критерий Фишера	Количество деревьев
1. Контроль, дефолиация 0 %	1,15±0,03	9,74 (1/2)	40
2. Дефолиация 20-30 %	1,45±0,09	59,75 (2/3)	40
3. Дефолиация 80-100 %	2,82±0,72	576,60 (1/3)	40

Таблица 2. Сравнительный анализ годовичного радиального прироста поздней древесины сосны в год засухи и в год, предшествующий засухе, в очагах массового размножения шелкопряда-монашенки и контроле (Свердловская область, Каменск-Уральский район)

Наименование вариантов	Радиальный прирост в год перед засухой (мм)	Радиальный прирост в год засухи (мм)	Изменение годовичного радиального прироста (%)	F-критерий Фишера
Засуха 1985-1986 гг.				
Контроль	0,902±0,124	1,02±0,141	--	--
Дефолиация 70 %	1,508±0,325	0,866±0,216	42,58	2,290
Дефолиация 100 %	0,841±0,126	0,366±0,074	56,5	2,880
Засуха 1975-1976 гг.				
Контроль	0,650±0,161	0,462±0,074	23,0	12,440
Дефолиация 70 %	0,600±0,152	0,187±0,056	68,7	7,700
Дефолиация 100 %	0,453±0,097	0,099±0,030	79,1	10,450

крон – 80–100 %), тогда как древостои с более высокой энтоморезистентностью слабее снижали годовичный радиальный прирост в год наступления засухи, позже дефолировались лишь на 10–30 %. Мы объясняем это различной степенью интенсивности отклика древостоев на абиотический стресс (засуху), которая тесно взаимосвязана с уровнем потенциальной энтоморезистентности древостоев.

Динамика годовичного радиального прироста древостоев в период засухи в продромальной фазе вспышки массового размножения

Учитывая, что подъему численности популяции и возникновению вспышки массо-

вого размножения обычно предшествует несколько засушливых лет (табл. 3), мы изучали особенности динамики годовичного радиального прироста у деревьев с низкой и высокой энтоморезистентностью в течение нескольких лет засухи, предшествующих вспышке массового размножения и в продромальной фазе вспышки (до сильной дефолиации крон).

Особенности динамики годовичного радиального прироста в период весенне-летних засух, предшествующих возникновению вспышки массового размножения, представлены на рис. 1. Засуха началась в 1986 г., а дефолиация – в 1989 г. Как видно из рис. 1, в 1986 г. наиболее значительное снижение годовичного радиального прироста наблюдалось

Таблица 3. Гидротермические условия в Челябинской области перед подъемом численности, в продромальной и эруптивной фазах вспышки массового размножения шелкопряда-монашенки (1970-1980 гг.)

Годы	Гидротермический коэффициент Селянинова			
	Май	Июнь	Июль	Август
1970	2,04	1,94	0,46	1,14
1971	1,60	0,49	1,50	1,20
1972	0,43	1,00	1,00	0,18
1973	0,72	0,93	1,65	0,54
1974	0,19	0,29	1,12	0,76
1975	0,20	0,15	1,05	0,30
1976*	0,60	0,10	0,87	0,30
1977*	0,34	1,20	0,40	1,90
1978*	0,36	1,90	0,90	0,37
1979*	0,60	2,46	0,60	0,92
1980*	0,25	0,95	0,68	1,70

Примечание. * – годы вспышки массового размножения шелкопряда-монашенки; жирным шрифтом выделены значения, характерные для засух.

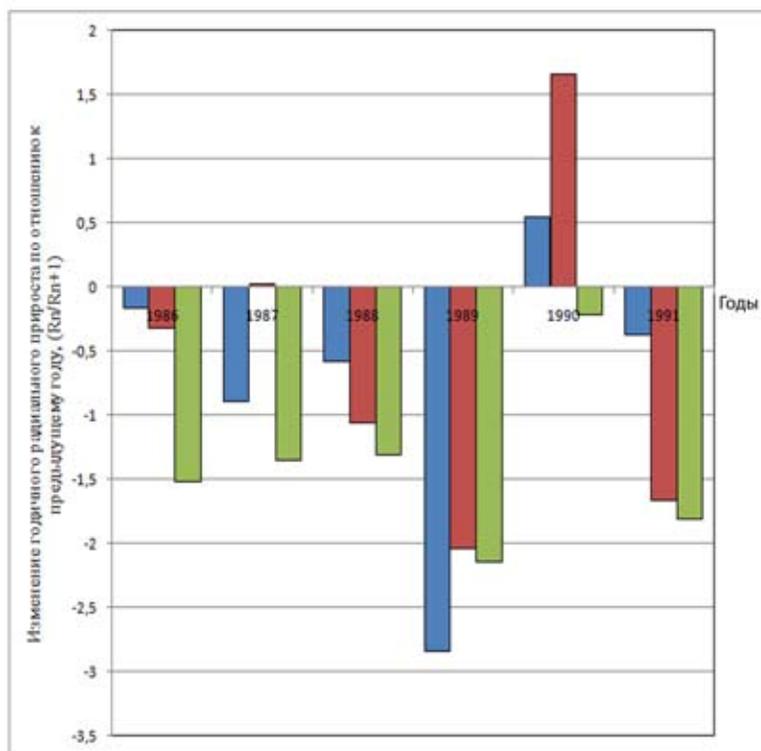


Рис. 1. Влияние гидротермических условий на изменение годичного радиального прироста березы повислой в зависимости от уровня энтоморезистентности, Челябинская обл., Еткульский р-н: синий цвет – контроль (без дефолиации); красный – дефолиация крон 30 %; зеленый – дефолиация крон 100 %

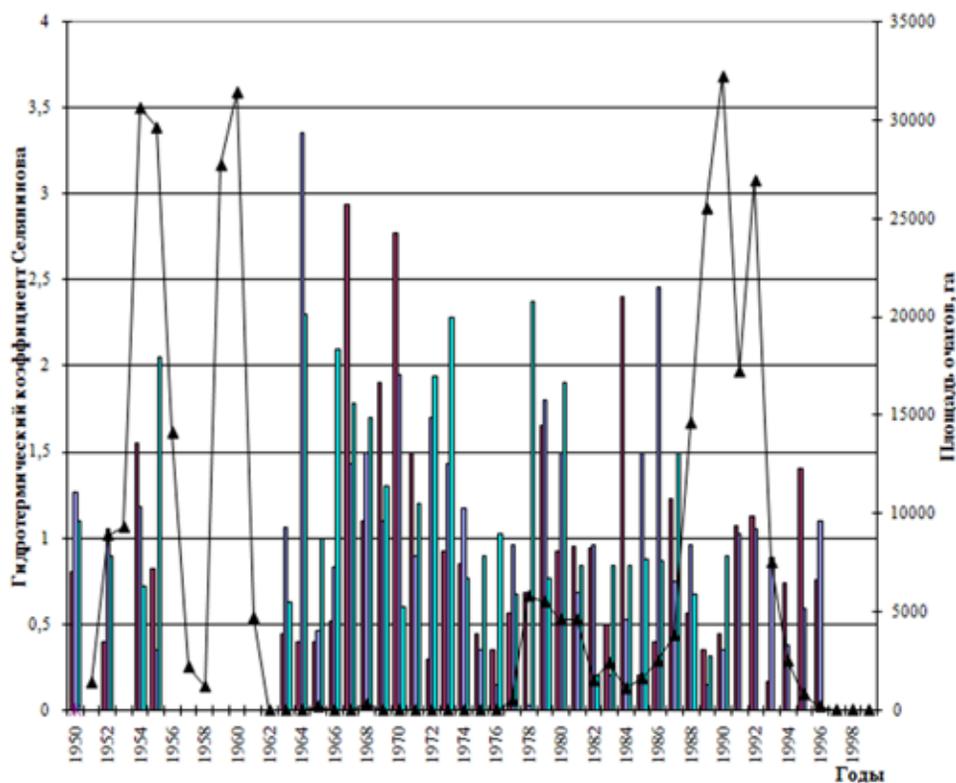


Рис. 2. Динамика гидротермического коэффициента Селянинова и площадей очагов массового размножения шелкопряда-монашенки в лесах Челябинской обл. Столбцы красного цвета – ГТК в мае, серого – ГТК в июне, светло-зеленого – ГТК в июле

только у древостоев с потенциально низкой энтоморезистентностью, которые позже были дефолированы на 100 %. На следующий год климатические условия были более засушливыми (рис. 2). В этих климатических условиях вновь наиболее значительное снижение годичного радиального прироста отмечалось у древостоев с наиболее низкой энтоморезистентностью (100 % дефолиация). В 1988 г. гидротермические коэффициенты мая–августа свидетельствуют о полной сильной засухе (рис. 2). Снижение годичного радиального прироста в контрольной группе (без дефолиации) было ниже, чем в предыдущем году (-0,579), тогда как в низкорезистентной – почти не изменилось (рис. 1). Таким образом, вновь имеет место дифференциация отклика на фактор абиотического стресса в зависимости

от уровня потенциальной энтоморезистентности древостоев. В 1989 г. (год дефолиации) низкорезистентные древостои демонстрируют по-существу (предположительно) как изменение годичного радиального прироста вследствие воздействия весенне-летней засухи, так и фактор дефолиации крон, тогда как высокорезистентные – только изменение радиального прироста вследствие воздействия засухи. Низкорезистентные древостои в этом году снизили радиальный прирост в 2,15 раза, а контрольные (высокорезистентные) – в 2,84 раза. По нашему мнению, это свидетельствует о существовании заметной тенденции к снижению скорости отклика древостоев с высокой энтоморезистентностью на фактор абиотического стресса. По нашему мнению, одной из причин столь замедленного откли-

ка на такой фактор абиотического стресса, как засуха, у высокорезистентных древостоев может быть изменение параметров эдафотопы под действием сильной засухи в течение 2-3 лет, предшествующих дефолиации. Главным образом, это постепенное снижение влажности почв и, возможно, снижение уровня грунтовых вод вследствие сильных весенне-летних засух. Известно, что весенне-летние засухи снижают уровень грунтовых вод (Мелехов, 2002).

Как видно из полученных данных, в степной и лесостепной зонах Челябинской области и у низкорезистентных, и у высокорезистентных древостоев снижение радиального прироста наблюдается в основном в год засухи. 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 (Колтунов, 2006).

Другими словами, степень снижения годовичного радиального прироста древостоев в год наступления засухи достаточно адекватно отражает возможность возникновения очагов в этих насаждениях. Как было показано нами ранее, основными причинами столь различной реакции на воздействие фактора абиотического стресса были параметры экотопов. В первую очередь это влажность почв, микро-рельеф и другие (Колтунов, 1993, 1996).

Связь степени снижения годовичного радиального прироста под действием фактора абиотического стресса (засух) с изменением биохимического состава кормового субстрата

Мы предполагаем, что степень снижения годовичного радиального прироста древостоев как отклик на воздействие фактора абиотиче-

ского стресса может быть тесно взаимосвязана со степенью изменения кормовой ценности листьев и хвои как важнейшего компонента стрессовой реакции древостоев. Имеется значительный объем экспериментальных исследований, которые пока не вполне однозначно, но подтверждают наличие изменений биохимического состава и кормовой ценности листьев и хвои в период развития очагов массового размножения лесных насекомых-филлофагов (Бахвалов и др., 2009, 2010; Feeny, 1970; Haukioja et al., 1985; Barbosa, Krischik, 1987; Lindroth et al., 2002). Мы также считаем, что на фитоценоотическом уровне это обусловлено разной степенью изменения кормовой ценности растительного субстрата (хвои и листьев) и, возможно, снижением уровня синтеза группы антифидантных соединений (Колтунов, 2002, 2006).

По нашему мнению, одной из основных причин получения неоднозначных результатов является то, что для полного воспроизведения реакции низкорезистентных древостоев на фактор абиотического стресса необходимо подобрать, во-первых, группу древостоев с потенциально низкой энтоморезистентностью, которые в период вспышек массового размножения постоянно подвергаются сильной дефолиации, во-вторых, соответствующие адекватные условия воздействия абиотического фактора, т.е. наличие сильной и полной весенне-летней засухи. Только соблюдение этих условий позволит в полной мере воспроизвести реальные биохимические изменения, вызванные воздействием фактора абиотического стресса на низкорезистентные древостои. Именно сильный отклик на воздействие фактора абиотического стресса (засуху) продуцировал наиболее значительные изменения биохимического состава растительного субстрата (в сторону возрастания кормовой ценности) и наоборот. При этом как

повышается содержание ценных химических соединений, так, возможно, и снижается содержание группы антифидантных соединений в хвое и листьях, препятствующих питанию ими филлофагов (Feeny, 1970; Naukioja et al., 1985; Barbosa, Krishchik, 1987; Lindroth et al., 2002).

Выше отмечалось, что в течение всего предвспышечного периода наблюдается дифференциация по степени снижения годового радиального прироста у потенциально низко- и высокорезистентных древостоев. Мы предполагаем, что это сопровождается быстрой адаптацией популяции к изменению трофических параметров кормового субстрата вследствие воздействия фактора абиотического стресса на потенциально низкорезистентные древостои в течение нескольких лет, предшествующих вспышке. И именно этот фактор инициирует быстрый рост биотического (вспышечного) потенциала у части популяции, питающейся листвой древостоев с потенциально низкой энтоморезистентностью и наиболее сильно откликающейся на абиотический стресс. Он проявляется в значительном росте выживаемости популяции и быстром подъеме численности (Колтунов, 1993, 1996).

Особенности весенне-летних засух в условиях Зауралья как фактора инициирования вспышек массового размножения у лесных насекомых-фитофагов

До настоящего времени оставалось непонятным, почему не каждая засуха заканчивается вспышками массового размножения у популяций лесных насекомых-филлофагов с высоким биотическим потенциалом. Для этого нами были изучены особенности характера протекания засух в Зауралье за последние 50 лет, их интенсивности и наличия факто-

ров прерывания засух временным возвратом влажных условий (рис. 2, табл. 3).

Обнаружено, что на эффективность инициирования вспышек массового размножения огромное влияние оказывает характер весенне-летних засух (их интенсивность, продолжительность и сезонная стабильность). Учитывая, что такой параметр, как гидротермический коэффициент Селянинова, достаточно адекватно отражает климатические условия, целесообразно для сравнительного анализа типов засух и влияния их на развитие очагов проанализировать его более детально (рис. 2, табл. 3).

На рис. 2 видно, что всем вспышкам массового размножения у шелкопряда-монашенки предшествовали сильные весенние засухи (майские), а отсутствие вспышек массового размножения в 1964–1974 гг. объясняется неблагоприятными климатическими условиями (высокими ГТК). Как показали результаты, наиболее эффективно инициируют вспышку сильные (с низкими ГТК) и полные (без прерывания) весенние и раннелетние (майские и июньские) засухи (табл. 3). Так, период, непосредственно предшествующий вспышке массового размножения 1977–1982 гг., характеризовался, в первую очередь, резкой сменой высоких показателей ГТК мая–июня на низкие (до 0,19). При этом сильные июньские засухи наблюдались лишь в 1974–1976 гг., июльские – непосредственно в период вспышки массового размножения.

Как показали результаты, чем ранее наступают 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 (Колтунов, 2006).

Сравнительный анализ интенсивности, продолжительности и характера весенне-

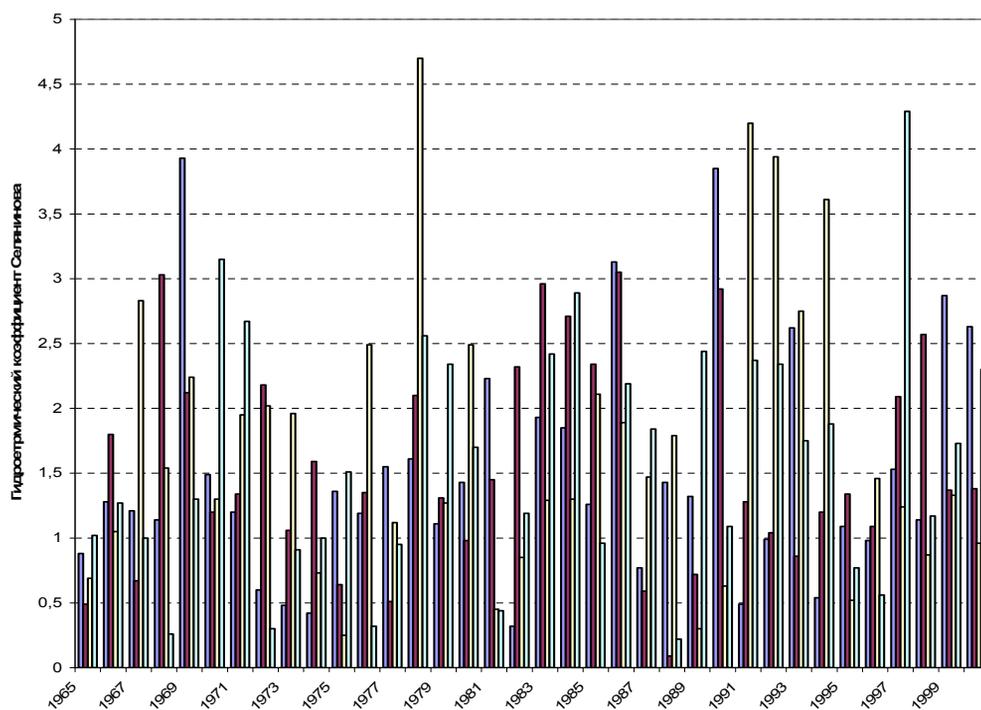


Рис. 3. Гидротермические условия (ГТК Селянинова) в Каменск-Уральском р-не Свердловской обл. с 1965 по 2000 гг. Столбцы голубого цвета – ГТК в мае, красного – ГТК в июне, светло-желтого – ГТК в июле, светло-зеленого – ГТК в августе

летних засух в условиях Челябинской (с более интенсивными и продолжительными засухами) и Свердловской (с менее интенсивными и более кратковременными засухами) областей однозначно показал резкие различия по этим параметрам. Для сравнения рассмотрим ГТК в Свердловской и Челябинской областях. Как видно из рис. 3, эти различия очень значительны. В Челябинской области значительно выше интенсивность засух (более низкие значения ГТК), реже наблюдается прерывание засух и выше их продолжительность (рис. 2, табл. 3). Сплошные засухи на территории Свердловской области практически отсутствовали. Засухи быстро прерывались дождливыми периодами. Следовательно, рост биотического (вспышечного) потенциала, несмотря на адаптацию свердловской географической популяции непарного шелкопряда к менее благоприятным климатическим условиям, был

слабее. Отсюда и площадь очагов в Свердловской области несопоставима с таковой в лесах Челябинской области (рис. 4). В Челябинской области она достигает почти 300 тыс. га, в то время как в Свердловской – лишь 15 тыс. га.

Таким образом, наличие значительной дифференциации древостоев по степени снижения годового радиального прироста в ответ на воздействие фактора абиотического стресса (весенне-летних засух), обусловленное разным уровнем энтоморезистентности, дает возможность прогнозирования ожидаемого уровня дефолиации крон древостоев. Но остается невыясненным вопрос, сохраняются ли различия в реакции на стресс в период предыдущих засух. Это обеспечило бы возможности более раннего прогнозирования участков леса по ожидаемой дефолиации. Как показали результаты исследований, действительно, высокий уровень реакции на абиоти-

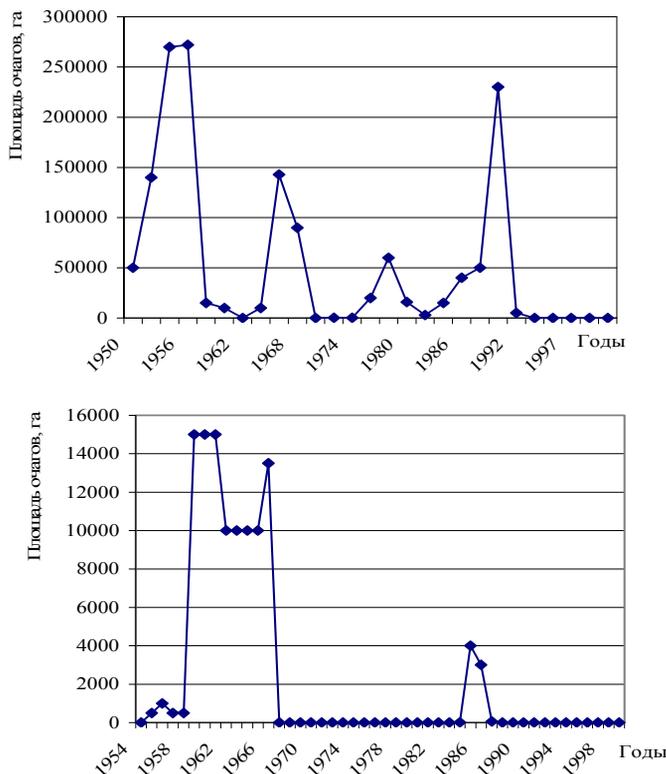


Рис. 4. Сравнительная динамика вспышек массового размножения непарного шелкопряда в лесах Челябинской (вверху) и Свердловской (внизу) областей за 50 лет

ческий стресс в период предыдущих засух в древостоях с низкой энтоморезистентностью в целом оставался прежним, хотя и колебался вследствие различной интенсивности засух (табл. 4). Тем не менее, значительные различия по уровню стрессовой реакции в древостоях с потенциально низкой и высокой энтоморезистентностью сохраняются (табл. 2).

Полученные нами результаты дают возможность разработки относительно точного метода картирования лесов по уровню ожидаемой энтоморезистентности. Это позволило бы перейти от технологии сплошных обработок очагов к методу локальных обработок отдельных участков с потенциально низким уровнем энтоморезистентности. Это, в свою очередь, дало бы возможность в несколько раз сократить площади обработок очагов

массового размножения опасных вредителей леса и тем самым значительно снизить уровень эколого-экономического ущерба лесам.

Ранговая структура факторов, иницирующих вспышки массового размножения у лесных насекомых-фитофагов с высоким биотическим потенциалом, и основные механизмы реализации вспышек

Как показали полученные нами результаты, в целом возможный механизм возникновения вспышек массового размножения у непарного шелкопряда и группы лесных насекомых с высоким биотическим потенциалом (Колтунов, 2006) имеет комплексный характер. Общая ранговая структура фак-

Таблица 4. Влияние весенне-летних засух на годичный радиальный прирост сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в зоне южной предлесостепи (Челябинская обл.). РД – ранняя древесина, ПД – поздняя древесина. Значения F-критерия Фишера приведены для парного сравнения отношений прироста в периоды, указанные в скобках (например, 1/3 – сравнение значений в 1954–1957 и 19975–1977 годах).

Годы засух	Отношение годичного радиального прироста РД+ПД в год, предшествующий засухе, к таковому в год засухи	F-критерий Фишера	Отношение годичного радиального прироста РД в год, предшествующий засухе, к таковому в год засухи	F-критерий Фишера	Отношение годичного радиального прироста ПД в год, предшествующий засухе, к таковому в год засухи	F-критерий Фишера	Отношение годичного радиального прироста РД к приросту ПД в год засухи	Продолжительность периода минимального радиального прироста в течение засухи (лет)
1. 1954-1957	3,80±0,35	14,18 (1/2) 3,99 (1/3) 2,05 (1/4)	1,92±0,39	3,98 (1/2) 5,19 (1/3) 2,82 (1/4)	9,62±1,72	2,34 (1/2) 10,91 (1/3) 16,96 (1/4)	8,00±1,32	4,0
2. 1965	1,93±0,09	2,81 (2/3)	1,591±0,20	1,30 (2/3)	4,23±1,13	4,70 (2/3)	2,67±0,63	2,0
3. 1975-1977	1,69±0,18	1,94 (3/4)	0,82±0,17	1,84 (3/4)	2,68±0,52	1,55 (3/4)	2,16±0,42	2,0
4. 1986-1989	2,56±0,24	6,88 (2/4)	1,68±0,23	1,41 (2/4)	3,31±0,42	7,31 (2/4)	3,30±0,66	3,0



Рис. 5. Общая схема механизмов вспышки массового размножения у лесных насекомых-филлофагов с высоким биотическим потенциалом

торов вспышек, по нашему мнению, такова: фактором первого ранга, несомненно, является абиотический (весенне-летние засухи) (рис. 5). Он служит одним из ключевых факторов реализации механизма вспышек. Механизм действия этого фактора обусловлен стрессовым воздействием на потенциально низкорезистентную часть древостоев. Если же засуха слабая и прерывается в этом же сезоне дождливыми периодами, то и уровень стрессового воздействия на древостои также очень незначителен. Поэтому инициирования вспышки массового размножения не происходит.

Фактор второго ранга фитоценотический: он обусловлен стрессовой реакцией потенциально низкорезистентных древостоев, которая сопровождается как резким падением годичного радиального прироста, так и,

вероятно, значительным сдвигом физиолого-биохимических параметров кормового субстрата насекомых (листьев и хвои), повышающих его кормовую ценность и снижающих содержание антифидантных соединений (рис. 5).

Фактор третьего ранга популяционно-генетический: наличие у вида насекомых-филлофагов, как уже указывалось, генетически детерминированного высокого биотического (вспышечного) потенциала, который обеспечивает включение механизма быстрой адаптации к изменению параметров кормового субстрата. Именно включение этого фактора (быстрой адаптации) и приводит, по нашему мнению, к очень быстрому возрастанию биотического (вспышечного) потенциала популяции в насаждениях, которые подверглись воздействию фактора абиотического

стресса (засухи), и древостои отреагировали на этот фактор. Улучшение климатических условий в этот период оказывает положительное воздействие на популяцию фитофага. Уровень вспышечного потенциала не постоянен. Например, в фазе депрессии вспышечный потенциал, наоборот, очень низок (Колтунов, 2006). Рост вспышечного потенциала приводит к значительному возрастанию выживаемости популяции, быстрому возрастанию численности популяции.

Как известно, причины и механизмы затухания вспышек массового размножения до настоящего времени служат предметом дискуссий (Ханисламов и др., 1958; Воронцов, 1963; Бенкевич, 1984; Исаев и др., 1984; Ильиных и др., 2009; Бахвалов и др., 2010; Price, 1991; Bergman, 2002). Одними из наиболее важных факторов затухания вспышек многие авторы считают воздействие паразитов и хищников, вирусных эпизоотий. По нашему мнению, все эти факторы в определенной степени, несомненно, оказывают влияние на затухание вспышек, но это влияние для видов насекомых с высоким биотическим потенциалом не является значительным. Затухание вспышки происходит, главным образом, вследствие феномена популяционно-го кризиса адаптации. Из-за цикличности климатических условий период засухи в Зауралье очень короткий и быстро сменяется дождливым периодом. Это происходит часто уже во второй половине фазы вспышки (рис. 2). Мы предполагаем, что по этой причине наступает кризис адаптации у популяции насекомых-филлофагов. По нашему мнению, биохимическая адаптация популяции к определенному составу кормового субстрата вследствие резкого изменения климатических условий (переход от засухи к условиям сильного увлажнения) уже неэффективна из-за резкого сдвига биохимического состава

листьев. Поэтому популяция непарного шелкопряда резко изменяет 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.

Рассматривая общую структуру механизма вспышек массового размножения у этой группы лесных насекомых-филлофагов, мы понимаем, почему ни одна монофакторная гипотеза вспышек не может объяснить механизма вспышки в целом. Только последовательное включение всей рассмотренной нами ранговой структуры позволяет инициировать периодические крупномасштабные вспышки массового размножения. Исключение любого звена приводит к отсутствию реализации вспышек массового размножения у этой группы насекомых.

Но изложенный нами механизм вспышек массового размножения не является универсальным и относится только к группе лесных насекомых-филлофагов со сходной жизненной стратегией (сибирский шелкопряд, непарный шелкопряд, шелкопряд-монашенка и некоторые другие виды). Виды насекомых с другими жизненными стратегиями могут иметь совершенно другие механизмы популяционной динамики. Например, у тли механизм быстрого возрастания численности популяции обусловлен способностью к чередованию половых и бесполовых поколений, благодаря чему они в течение года способны давать до 15 поколений (Ивановская, Купянская, 1979). Есть также много фактов, свидетельствующих о том, что ключевым фактором популяционной

динамики у черного пихтового усача (и других видов со сходной жизненной стратегией) служит достаточное количество пригодного кормового ресурса (ослабленные деревья) (Исаев и др., 1988). Следовательно, существует достаточное количество видов насекомых, имеющих различную жизненную стратегию и различные механизмы популяционной динамики.

Таким образом, дендрохронологические методы анализа позволили установить, что древостои значительно различаются по уров-

ню ожидаемой энтоморезистентности, которая обусловлена разным уровнем реакции на фактор абиотического стресса. Это дало возможность с новой позиции проанализировать факторы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов, образующих периодические крупномасштабные вспышки массового размножения, проанализировать ранговую структуру этих факторов, роль каждого из них в реализации механизмов вспышек массового размножения и рассмотреть механизм вспышек в целом.

Список литературы

Агеев А.А. (2006) Периодичность вспышек массового размножения сибирского шелкопряда и их влияние на формирование лесов Чулымо-Кетского междуречья. Автореф. ... дисс. канд. с/х наук. Красноярск, 24 с.

Бахвалов С.А., Мартемьянов В.В., Кукушкина Т.А., Высочина Г.И. (2009) Динамика фенольных соединений и растворимых сахаров в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth) после дефолиации и их значение в энтоморезистентности растения. Известия РАН. Серия биологическая 5: 536–542.

Бахвалов С.А., Колтунов Е.В., Мартемьянов В.В. (2010) Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск: Издательство СО РАН, 358 с.

Бенкевич В.И. (1984) Массовые появления непарного шелкопряда в европейской части СССР. М.: Наука, 140 с.

Викторов Г.А. (1967) Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука, 271 с.

Воронцов А.И. (1963) Биологические основы защиты леса. М.: Высш. шк., 320 с.

Ивановская О.И., Купянская А.Н. (1979) Тли (Homoptera, Aphidinea), повреждающие лиственные деревья и кустарники в Приморском крае. Экология и биология членистоногих юга Дальнего Востока. Владивосток: Изд. АН СССР, с. 44.

Ильинский А.И., Тропин И.В. (ред.). (1965) Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесная промышленность, 526 с.

Ильиных А.В. (2002) Анализ причин затухания вспышки массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на территории Новосибирской области. Сибирский экологический журнал 6: 697–702.

Ильиных А.В., Куренщиков Д.К., Бабуринов А.А., Имранова Е.Л. (2009) К причинам затухания вспышек массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на территории Дальнего Востока. Изв. С-ПбЛТА. 187: 131–139.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В. (1984) Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 246 с.

- Исаев А.С., Рожков А.С., Киселев В.В. (1988) Черный пихтовый усач. Новосибирск: Наука, 168 с.
- Кожанчиков И.В. (1955) Отряд чешуекрылые или бабочки. Вредители леса. Справочник. М.-Л.: Изд-во АН СССР, т. 1. С. 35–285
- Колтунов Е.В. (1993) Насекомые-фитофаги лесных биогеоценозов в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: Наука, 137 с.
- Колтунов Е.В. (1996 а) Проблемы устойчивости темнохвойных лесов Зауралья и Западной Сибири к дефолиации сибирским шелкопрядом. Вклад ученых и специалистов в развитие химико-лесного комплекса. Екатеринбург: УрО РАН, с. 97–98
- Колтунов Е.В. (1996 б) Закономерности развития очагов хвое-листогрызущих насекомых лесов Зауралья в условиях антропогенного воздействия и научное обоснование мер борьбы с ними. Автореф. дис... докт. биол. наук, Екатеринбург, 48 с.
- Колтунов Е.В., Федоренко С.И., Охлупин О.В. (1996) Проблемы устойчивости темнохвойных лесов Зауралья и Западной Сибири к дефолиации сибирским шелкопрядом. Вклад ученых и специалистов в развитие химико-лесного комплекса. Екатеринбург: УрО РАН, с. 97–98
- Колтунов Е.В., Федоренко С.И., Охлупин О.В. (1997) Сибирский шелкопряд в темнохвойных равнинных лесах Зауралья. Лесное хозяйство. 2: 51–52
- Колтунов Е.В. (2002) Роль абиотического стресса в системе взаимоотношений: «дерево – насекомые-фитофаги» в условиях глобального антропогенного воздействия. Средообразующая роль бореальных лесов. Красноярск, с. 64.
- Колтунов Е.В. (2003) Дендрохронологические аспекты реализации вспышек массового размножения хвое-листогрызущих насекомых-фитофагов. Дендрохронология: достижения и перспективы, Красноярск, с. 38-39
- Колтунов Е.В. (2006) Экология непарного шелкопряда в лесах Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 260 с.
- Конигов А.С. (1978) Регуляторы численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 96 с.
- Ловелиус Н.В. (1979) Изменчивость прироста деревьев. Л.: Наука, 230 с.
- Мелехов И.С. (2007) Лесоведение. М.: МГУЛ, 398 с.
- Молчанов А.А. (1976) Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М.: Наука, 168 с.
- Рафес П.М. (1978) Биогеоэкологическая теория динамики популяций растительных лесных насекомых. В: Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, С. 34-51.
- Рожков А.С., Хлиманкова Е.С., Степанчук Е.С. (1991) Восстановительные процессы у хвойных при дефолиации. Новосибирск: Наука, 88 с.
- Рокицкий П.Ф. (1973) Биологическая статистика. Минск: Высшая школа, 320 с.
- Руднев Д. Ф. (1962) Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса. Зоол. журн. 41(6): 313–329
- Селянинов Г.Т. (1928) О сельскохозяйственной оценке климата. Труды по сельскохозяйственной метеорологии, вып. 20., с. 28–34
- Тарануха М.Д. (1952) Роль химизма кормовых растений в связи с развитием и плодовитостью непарного шелкопряда. Наукові праці інституту ентомології та фітопатології АН УССР: 3: 27–32.

Трейман С.Ф. (1938) Численность гусениц, вылупливающих из яиц непарного шелкопряда и выживание их в молодых возрастах в зависимости от условий питания материнского поколения. Сборник праць віддіму екології, № 5. С. 65–73.

Ханисламов М.Г. (1963) 0 ведущих условиях начала вспышек хвое-листогрызущих вредителей. Вопросы лесозащиты. М., Т. 2, с. 150–157.

Ханисламов М. Г., Гирфанова Л. Н., Яфаева З. Ш., Степанова Р.К. (1958) Массовые размножения непарного шелкопряда в Башкирии. Исследования очагов вредителей леса в Башкирии. Уфа, с. 54–82.

Barbosa P., Schultz J. C. (1987) Insect outbreaks. London: Acad. Press, Inc.. 578 p.

Barbosa P., Krischik V.A. (1987) Influence of alkaloids on feeding preference of eastern deciduous forest trees by the gypsy moth (*Lymantria dispar*). American Naturalist 130: 53–69

Berryman A.A. (1988) Dynamics of forest insect populations. N.-Y.: Plenum Press. 603 p.

Berryman A.A. (2002) Population cycles: Causes and analysis. In: Berryman A.A. (ed.) Population cycles: The case for trophic interactions. Oxford (United Kingdom): Oxford University Press, P. 3–28.

Bodenheimer F.S. (1938) Problems of animal biology. Oxford (United Kingdom): Oxford University Press, 280 p.

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

Haukioja E., Niemela E.P., Siren S. (1985) Foliage phenols and nitrogen in relation to growth, insect damage, and ability to recover after defoliation, in the mountain birch *Betula pubescens ssp tortuosa*. Oecologia 65: 214–222.

Koltunov E.V., Andreeva E.M. (1999) The abiotic stress as a factor responsible for gypsy moth outbreaks. J. Appl. Entomol. 123(10): 633–636.

Lindroth R.L., Osier T.L., Barnhill H.R.H., Wood S.A. (2002) Effects of genotype and nutrient availability on phytochemistry of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) during leaf senescence. Biochemical Systematics and Ecology 30: 297–307

Mattson W.J., Haack R.A. (1988) Drought stress and outbreaks of the spruce budworm: implications for integrated pest management. Proc. 18th International Congress of Entomology. Vancouver, P. 420.

Price P.W. (1991) Insect herbivore population dynamics: is a new paradigm available? Insects-Phants 89: Proc. 7th Int. Symp. Insect-Plant relationships, Budapest, July 3-8, 1989. Budapest, P. 177–190.

Wallner W.E. (1987) Factors affecting insect population dynamics: differences between outbreak and non-outbreak species. Ann. Rev. Entomol. 32: 317–340.

Walker M., Jones T. H. (2001) Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant-insect herbivore-natural enemy systems. Oikos 93(2): 177–187.

Dendrochronological Aspects of Stands Reaction on the Abiotic Stress as the Populations Dynamics Factor at the Insects-Phytophagous Outbreaks

Evgeny V. Koltunov

*Botanical Garden of Ural Branch of RAS,
8 March St., 202a, Ekaterinburg, 620144 Russia*

The mechanisms of forest insect population dynamics, forming the periodic outbreaks are studied with dendrochronological methods. It has been established that forest stands considerably differ on level of reaction to the abiotic stress factor (drought). We presented the different reaction on the abiotic stress produced and different level of the temporary entomoresistance decreasing. The most intensive stress reaction initiated the lowest trees entomoresistance. It's accompanied with intensive defoliation and vice versa. The population dynamics factors rank structure was suggested and the mechanisms of population dynamics were discussed. The first rank factor presented abiotic factor (spring-summer drought). It provided the stress effect on the trees. The second rank factor was phytocenotic and it provided low resistance trees stress reaction. It's accompanied by considerable changes of leaves and needle biochemical characteristics. These changes improved their forage value. The third rank factor was presented by population factor, i.e. a genetically determinate high biotic (flash) potential of the phytophagous insects. This potential provides a fast adaptation mechanism to the biochemical characteristics changes of leaves and needles.

Keywords: abiotic stress, dendrochronology, forest, phytophagous insects, outbreaks.
