

Эффективность энтомофагов непарного шелкопряда в комплексных очагах насекомых-фитофагов в дубравах Приволжской возвышенности

*Н. Б. Панина, А. Н. Белов –
Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства
и механизации лесного хозяйства*

Приводятся данные об эффективности энтомофагов-паразитов в кульминационный период вспышки массового размножения непарного шелкопряда. Анализируется биологический механизм регулирования плотности популяции этого опасного вредителя лесов в условиях комплексного очага листогрызущих насекомых в дубовых насаждениях.

Ключевые слова: *массовые размножения листогрызущих насекомых, комплексные очаги насекомых-фитофагов, непарный шелкопряд, энтомофаги-паразиты, интегрированный метод защиты лесов.*

GYPSY MOTH ENTOMOPHAGE EFFICIENCY IN INTEGRATED OUTBREAKS OF INSECTS-PHYTOPHAGES IN VOLGA REGION HIGHLAND OAK WOODS

N. B. Panina, A. N. Belov – All -Russian Research Institute for Silviculture and Mechanization of Forestry

*The data on effectiveness of the insect parasites during the highest phase of the gypsy moth *Lymantria dispar* outbreak are given. The biological mechanism of regulating population density of this dangerous forest pest in the complex nidus of the leaf-eating insects in oak stands is analyzed.*

Key words: *leaf-eating insect mass outbreaks, integrated outbreaks of insect-phytophages, Gypsy moth, entomophage-parasites, integrated forest protection*

Непарный шелкопряд относится к наиболее распространенным видам лесных насекомых-фитофагов. Массовые размножения этого насекомого регулярно возникают в разных частях ареала и становятся одной из причин сильного физиологического ослабления насаждений, снижения прироста и гибели деревьев.

Принято выделять 4 фазы развития вспышки размножения [6; 10; 11]. Первой, начальной фазой, как правило, является год засухи, когда складываются благоприятные условия жизнедеятельности, способствующие повышению выживаемости насекомых-фитофагов и преодолению ими пресса сдерживающих факторов среды. Во второй (продромальной) фазе вспышки в течение 2–3 лет тенденция к росту численности сохраняется, но заметных повреждений насаждения в этот период не происходит. Переход в третью (эруптивную) фазу вспышки продолжительностью 2 года выражается в скачкообразном возрастании плотности популяции, следствием которого является сильное, а нередко сплошное, объедание листьев деревьев и кустарников. В этот период может возникнуть конкуренция за пищевые ресурсы, увеличивается доля особей в микростациях с неоптимальными гидротермическими условиями и условиями питания, многократно увеличивается смертность шелкопряда от быстро размножающихся паразитов и хищников, увеличивается число ослабленных особей, что содействует распространению инфекционных и неинфекционных болезней и т. д. В результате вспышка переходит в четвертую фазу (фазу кризиса), в течение которой численность насекомого падает до исходного низкого уровня.

В зависимости от конкретных условий описанная общая схема может иметь определенные особенности. Изучение этих особенностей позволяет более эффективно использовать биологические механизмы динамики численности насекомых-фитофагов при разработке стратегии и тактики регулирования плотности их популяций.

Методика. В данной работе анализируются материалы исследований в порослевых нагорных дубравах Базарно-Карабулакского лесничества

Саратовской обл. Большое разнообразие экологических условий, связанное с различиями в высоте расположения лесных участков на склонах разной крутизны и экспозиций, обуславливает значительное варьирование состава древесных пород, густоты древостоя и степени сомкнутости крон, физиологического состояния, состава и густоты подроста, подлеска и травянистой растительности.

Дубравы района исследований являются типичными комплексными очагами размножения насекомых-фитофагов. Помимо непарного шелкопряда, здесь практически ежегодно фиксируются зеленая дубовая листовертка, разные виды пядениц и совок, кольчатый шелкопряд и др. [8].

В работе использованы данные 8 пробных площадей (ПП), заложенных на общей площади около 30 км² в чистых дубовых насаждениях 40–60 лет, III–IV классов бонитета при степени сомкнутости крон от 0,6 до 0,8. В ходе полевых исследований проводили систематические учеты численности листогрызущих насекомых, определяли фактическую плодовитость непарного шелкопряда, осуществляли оценку его смертности от паразитов, хищников и болезней, устанавливали степень повреждения листьев [3, 14]. Для характеристики метеорологических условий использованы данные гидрометеостанции пос. Свободный Базарно-Карабулакского района Саратовской обл.

Авторы выражают благодарность В. С. Знаменскому, Н. И. Лямцеву и Л. А. Поляковой, совместно с которыми разрабатывалась методика исследований и была проведена большая часть полевых работ.

Результаты и обсуждение. Началу вспышки массового размножения непарного шелкопряда предшествовала холодная малоснежная зима: средняя температура воздуха в январе оказалась на 6,5 °С ниже нормы при практически полном отсутствии осадков. Считается [5], что подобные крайние отклонения метеорологических факторов от нормы могут вывести популяцию вредителя из латентного состояния посредством изменения соотношения в развитии насекомого-фитофага с комплексом энтомофагов, а также обеспе-

чивая разрыв или усиливая совпадение в фенологии кормовых растений и личиночной фазы развития вредителя.

В год начала вспышки размножения погода в летние месяцы, т.е. в период развития гусениц и куколок непарного шелкопряда, была теплой и сухой: средняя температура воздуха в июне–июле была на 3 °С выше, а количество осадков на 48,7 мм ниже средних многолетних показателей. С одной стороны, это содействовало ускоренному развитию насекомых, а с другой – обусловило благоприятное для насекомого изменение биохимического состава листьев дуба.

В течение пяти последующих лет сочетания температуры воздуха и количества осадков в летние месяцы также были достаточно комфортными для жизнедеятельности гусениц непарного шелкопряда. Особенно благоприятные условия создались в год, предшествовавший резкому подъему численности непарного шелкопряда: в ключевой период развития гусениц (в июне) средняя температура воздуха превысила норму на 3,8 °С, а количество осадков было в 2,5 раза меньше обычного.

В разных частях района исследований подъем численности непарного шелкопряда происходил не синхронно. На основе территориальной близости были выделены 2 группы пробных площадей. В четырех насаждениях, расположенных в равнинной части нагорий, с меньшей сомкнутостью крон, редким подростом и подлеском (пробные площади 71Б, 56А, 71А и 82В), темпы роста плотности популяции непарного шелкопряда в основном соответствовали типичной схеме развития первичного очага размножения, и после трех лет продромальной фазы начался кульминационный период вспышки размноже-

ния насекомого. Во второй группе пробных площадей, расположенных на склоновых землях, где естественная лесная среда сохранилась в большей степени (пробные площади 67Б, 69А, 93А и 82А), развитие вспышки размножения происходило медленнее. Предкульминационный период вспышки в этих насаждениях продлился на один год больше, что позволяет охарактеризовать их как вторичные очаги размножения.

В год начала и в первый год продромальной фазы наблюдавшейся нами вспышки массового размножения непарного шелкопряда степень повреждения листьев составила около 50%. Однако основной причиной этого стала высокая численность других видов листогрызущих насекомых (в основном златогузки). Во второй год продромальной фазы вспышки непарного шелкопряда, когда численность златогузки резко снизилась, соответственно уменьшилась и степень повреждения листьев – до 10–15%.

В последующие годы непарный шелкопряд количественно доминировал в комплексе листогрызущих насекомых, хотя в третий год продромальной фазы наблюдался локальный подъем плотности популяций разных видов листоверток, каемчатой и пушистой пядениц, большой южной совки, кольчатого шелкопряда и др. В 2 последующих года доля этих видов снизилась соответственно до 5% и до 1%, за счет резко возросшей плотности популяции непарного шелкопряда.

Различия в динамике численности непарного шелкопряда в двух группах насаждений в кульминационные годы вспышки массового размножения иллюстрируют данные о степени повреждения листьев (табл. 1).

В соответствии с теоретическими представлениями о развитии вспышек массового размно-

Таблица 1. Степень повреждения листьев на 8 пробных площадях в кульминационный период вспышки массового размножения непарного шелкопряда, %

Первичные очаги размножения					Вторичные очаги размножения				
Фаза вспышки размножения	Пробная площадь				Фаза вспышки размножения	Пробная площадь			
	56А	71Б	71А	82В		93А	82А	67Б	69А
Эруптивная, 1-й год	65	70	45	35	Продромальная, 4-й год	20	20	25	15
Эруптивная, 2-й год	35	30	40	55	Эруптивная, 1-й год	85	95	75	80
Кризис, 1-й год	20	15	20	25	Эруптивная, 2-й год	10	5	15	15

жения хвое- и листогрызущих насекомых во второй год эруптивной фазы следовало ожидать сплошное или близкое к сплошному объедание листьев. Однако этот прогноз частично реализовался лишь на ПП 82В, где повреждение листьев во второй год кульминации вспышки размножения заметно возросло и, в соответствии с Инструкцией по экспедиционному лесопатологическому обследованию лесов [12], может быть квалифицировано как сильное (но не сплошное). В остальных насаждениях степень повреждения листьев оказалась значительно меньше ожидаемой. Особенно сильное уменьшение степени повреждения листьев зафиксировано во вторичных очагах, где вспышка размножения после первого года эруптивной фазы фактически перешла в фазу кризиса.

Для выявления причин, обусловивших особенности динамики численности непарного шелкопряда в кульминационные годы вспышки размножения, использовали метод составления таблиц выживания, которые широко применяются в количественной экологии для регистрации изменений плотности популяции живых организмов в течение генерации. В таблицах фиксируется исходное количество особей насекомого в начале каждой фазы (стадии) развития и оценивается число особей, погибших в течение этой фазы (стадии) от тех или иных причин [4, 7, 15]. Таким образом, таблицы являются своеобразными годовыми бюджетами популяции, в которых содержатся сведения об основных источниках ее убыли и пополнения.

Одновременно с таблицами выживания, основанными на фактических данных, для всех пробных площадей составляли гипотетические таблицы, описывающие динамику численности непарного шелкопряда в соответствии с классическими представлениями о развитии вспышки массового размножения насекомых-фитофагов. Из схемы развития типичной вспышки [6, 9] видно, что в четвертый, предкульминационный, год вспышки коэффициент размножения насекомых должен быть близок к величине 8,0–8,5, в пятый, кульминационный, год – 1,25–1,50 и в шестой год с начала массового размножения –

0,060–0,085. На основе указанных коэффициентов были рассчитаны теоретически ожидаемые оценки плотности популяции непарного шелкопряда с учетом исходной плотности популяции и темпов развития вспышки размножения непарного шелкопряда в разных насаждениях.

Пик численности непарного шелкопряда можно было ожидать в начале второго года эруптивной фазы вспышки, причем на пробных площадях 56А, 71Б, 71А и 82В он должен был наступить одной генерацией ранее, чем в остальных насаждениях (табл. 2). Однако прогнозная и фактическая оценки плотности популяции весной второго года эруптивной фазы вспышки оказались относительно близки лишь для ПП 82В, причем фактический уровень численности (867 яиц/дерево) оказался лишь на 12,5% выше ожидаемого (771 яйцо/дерево).

В остальных насаждениях вместо роста плотности популяции в течение первого года эруптивной фазы вспышки произошел ее резкий спад. В группе первичных очагов размножения на ПП 56А плотность популяции снизилась с 1314 яиц/дерево в апреле до 289 яиц/дерево в сентябре (в 4,54 раза), на ПП 71Б – с 2722 до 811 яиц/дерево (в 3,36 раз), на ПП 71А – с 960 до 260 яиц/дерево (в 3,69 раз).

В группе вторичных очагов размножения в последний год продромальной фазы вспышки в соответствии с прогнозом отмечен значительный рост плотности популяции непарного шелкопряда, причем темпы роста численности насекомого на ПП 93А и 82А были несколько меньше, а на ПП 67Б и 69А – больше ожидаемых. Фактическая средняя плотность популяции на пробных площадях этой группы (1280 яиц/дерево) оказалась лишь на 9,6% меньше теоретически ожидаемой (1416 яиц/дерево). В течение следующего, первого года эруптивной фазы вспышки во всех вторичных очагах размножения плотность популяции непарного шелкопряда снизилась, наиболее значительно на ПП 67Б – в 20 раз (вместо ожидаемого роста численности в 1,3 раза).

Данные табл. 3 позволяют понять некоторые из отмеченных выше особенностей динамики численности непарного шелкопряда на примере

Таблица 2. Фактические и теоретически ожидаемые изменения плотности популяции непарного шелкопряда в годы массового размножения на 8 ПП

Первичные очаги размножения					Вторичные очаги размножения				
Фаза вспышки размножения	Среднее число яиц на дерево (в числителе) и коэффициент размножения (в знаменателе)				Фаза вспышки размножения	Среднее число яиц на дерево (в числителе) и коэффициент размножения (в знаменателе)			
	56А	71Б	71А	82В		93А	82А	67Б	69А
<i>Фактические данные</i>									
Эруптивная, 1-й год, весна	1314	2722	960	592	Продромальная, 4-й год, весна	209	289	159	22
Эруптивная, 2-й год, весна	289 0,22	811 0,30	260 0,27	867 1,47	Эруптивная, 1-й год, весна	1348 6,46	1981 6,85	1437 9,03	355 16,28
Эруптивная, 2-й год, осень	953 3,29	655 0,81	77 0,30	88 0,10	Эруптивная, 2-й год, весна	867 0,64	113 0,06	71 0,05	114 0,32
<i>Теоретически ожидаемые оценки</i>									
Эруптивная, 2-й год, весна	1709 1,30	3538 1,30	1244 1,30	771 1,30	Эруптивная, 1-й год, весна	1738 8,33	2410 8,33	1326 8,33	189 8,33
Эруптивная, 2-й год, осень	132 0,077	271 0,077	97 0,077	59 0,077	Эруптивная, 2-й год, весна	2258 1,30	3132 1,30	1725 1,30	236 1,25

Таблица 3. Таблица выживания непарного шелкопряда. ПП 56А. Первый год эруптивной фазы массового размножения

Фаза (стадия) развития	Теоретически ожидаемые изменения численности				Фактические данные			
	InNm	FcDf	Dfn, шт./дер.	DfPt, %	InNm	FcDf	Dfn, шт./дер.	DfPt, %
Яйцо	1314,2	Все	193,2	14,7	1314,2	Все	193,2	14,7
Гусеницы 1–3 возрастов	1121,01	Хищники	109,9	9,8	1121,01	Хищники	109,9	9,8
		Болезни	35,9	3,2		Болезни	35,9	3,2
		Паразиты	503,3	44,9		Паразиты	503,3	44,9
		Прочие	32,5	2,9		Прочие	32,5	2,9
		Всего	681,6	60,8		Всего	681,6	60,8
Гусеницы 4–6 возрастов, всего	439,44	Пол особи (самцы)	219,72	50,0	439,44	Пол особи (самцы)	219,72	50,0
Гусеницы 4–6 возрастов, самки	219,72	Болезни	3,1	1,4	219,72	Болезни	3,1	1,4
		Хищники	10,8	4,9		Хищники	10,8	4,9
		Паразиты	128,1	58,3		Паразиты	164,6	74,9
		Прочие	11,2	5,1		Прочие	11,2	5,1
		Всего	153,1	69,7		Всего	189,6	86,3
Куколки-самки	66,57	Болезни	1,1	1,7	30,10	Болезни	0,5	1,7
		Хищники	2,1	3,1		Хищники	0,9	3,1
		Паразиты	41,3	62,1		Паразиты	24,1	80,2
		Прочие	1,5	2,3		Прочие	0,7	2,3
		Всего	46,1	69,2		Всего	26,3	87,3
Бабочки-самки	20,51	Все	11,3	55,2	3,82	Все	2,1	55,2
Кладки яиц	9,19				1,71			
Плодовитость	185,9				169,0			
Яйцо	1707,7				289,4			
Всего особей			1305,0				1312,5	
Всего, %			99,30				99,87	

Примечания: InNm – исходное количество особей в пересчете на 1 дерево; FcDf – фактор смертности непарного шелкопряда; Dfn – количество погибших особей в пересчете на 1 дерево; DfPt – доля погибших особей (% от исходной численности в начале фазы).

ПП 56А. В правой части таблицы приведены фактические данные, полученные в результате регулярных учетов численности непарного шелкопряда и его смертности от различных факторов в течение генерации первого года эруптивной фа-

зы вспышки. Оценки эффективности факторов смертности в левой части таблицы определены итеративным способом с учетом имеющихся сведений об особенностях динамики численности непарного шелкопряда, исходя из рассчитанных

ранее теоретически ожидаемых значений плотности популяции в начале и конце генерации.

В обеих частях таблицы выживания, начиная с возрастной стадии «гусеницы 4–6 возрастов», учитывали динамику численности только репродуктивной части популяции, т.е. особей-самок.

При анализе таблицы выживания видно, что гипотетическая и фактическая части различаются всего лишь несколькими параметрами, а именно: показателями эффективности энтомофагов-паразитов гусениц и куколок непарного шелкопряда. В оба указанных периода онтогенеза фактические оценки смертности непарного шелкопряда (в относительном выражении) существенно превышали ожидаемые значения. При теоретически ожидаемой смертности гусениц старших возрастов (4–6 возрасты) и куколок от энтомофагов-паразитов, равной 58,3 и 62,1%, в действительности погибло 74,9 и 80,2% соответственно исходного числа особей в начале соответствующих стадий онтогенеза.

При исходной численности, равной 219,72 особи/дерево, от энтомофагов-паразитов погибло 74,9 особи/дерево, или на 36,5% больше, чем ожидалось. В то же время из-за более низкой исходной численности куколок (30,10 вместо 66,67 особей/дерево), несмотря на более высокий относительный показатель фактической смертности непарного шелкопряда (%) в этой фазе развития, общее количество погибших куколок оказалось меньше ожидаемого на 19,8 особи/дерево. Аналогичным образом при одном и том же отно-

сительном показателе смертности (55,2%) количество погибших имаго-самок оказалось на 9,2 особи/дерево меньше, чем ожидалось.

Таким образом, в общей сложности в течение фаз гусеницы (4–6 возрасты), куколки и имаго фактическое число погибших особей непарного шелкопряда превысило теоретический показатель всего лишь на 7,5 особи/дерево, а общее количество бабочек, отложивших яйца, оказалось лишь на 0,57% меньше ожидаемого значения. Тем не менее, вместо ожидаемого увеличения плотности популяции с 1314 до 1708 яиц/дерево, т.е. на 30%, фактически на ПП 56А произошел спад численности до 289 яиц/дерево, т.е. на 78%.

Сводка фактических и ожидаемых показателей эффективности энтомофагов-паразитов гусениц старших возрастов и куколок непарного шелкопряда на всех участках исследования приведена в табл. 4.

Во вторичных очагах в последний год продромальной фазы вспышки при относительно низкой плотности популяции непарного шелкопряда ожидаемые и фактические оценки смертности гусениц старших возрастов и куколок были весьма близки. Исключением является лишь ПП 69А, выделявшаяся наиболее низкой численностью насекомого и изолированным положением (насаждение расположено в верхней части нагорья и окружено липово-кленовыми древостоями). По-видимому, эти два фактора и обусловили низкую фактическую эффективность энтомофагов-паразитов.

Таблица 4. Ожидаемые (числитель) и фактические (знаменатель) показатели смертности непарного шелкопряда от энтомофагов-паразитов в кульминационный период вспышки массового размножения

Первичные очаги размножения					Вторичные очаги размножения				
Фаза (стадия) развития	Оценки смертности, %, на пробных площадях				Фаза (стадия) развития	Оценки смертности, %, на пробных площадях			
	56А	71Б	71А	82В		93А	82А	67Б	69А
<i>Эруптивная фаза, 1-й год</i>					<i>Продромальная фаза, 4-й год</i>				
Гусеницы 4-6 возрастов	58,3 74,9	65,8 76,9	65,3 76,1	66,8 63,1	Гусеницы 4-6 возрастов	41,4 45,7	36,8 39,5	36,8 38,2	45,6 28,5
Куколки	62,1 80,2	69,1 81,2	69,1 80,2	68,6 67,1	Куколки	44,1 47,1	40,5 43,0	40,5 41,9	50,7 30,4
<i>Эруптивная фаза, 2-й год</i>					<i>Эруптивная фаза, 1-й год</i>				
Гусеницы 4-6 возрастов	76,8 31,2	77,8 64,4	76,0 68,8	79,3 75,6	Гусеницы 4-6 возрастов	64,4 81,7	61,3 80,8	57,9 83,1	66,2 75,3
Куколки	85,2 35,6	87,9 67,3	85,9 73,9	84,1 82,6	Куколки	69,5 90,5	66,8 88,5	63,7 85,2	70,4 82,3

В первый год эруптивной фазы вспышки размножения близость фактических и ожидаемых показателей смертности непарного шелкопряда зафиксирована лишь на ПП 82В, где, как отмечено ранее, ход вспышки его размножения соответствовал теоретическим представлениям. В 7 из 8-ми насаждений фактическая смертность гусениц и куколок в этот год заметно превысила ожидаемый уровень. Во второй год эруптивной фазы вспышки в первичных очагах выявлено обратное соотношение.

Отмеченные особенности примечательны тем, что в разные календарные годы высокие уровни смертности непарного шелкопряда от энтомофагов-паразитов были приурочены к разным территориям, а именно: к насаждениям с высокой плотностью насекомого-хозяина. Соответственно в один и тот же календарный год в разных группах насаждений наблюдались кардинально разные соотношения фактической и ожидаемой эффективности энтомофагов-паразитов.

Как показал анализ, высокий уровень смертности непарного шелкопряда в начале эруптивной фазы вспышки массового размножения обусловлен особенностями комплексных очагов насекомых-фитофагов. В отличие от классической схемы, согласно которой в латентный период вспышки непарного шелкопряда наиболее эффективные энтомофаги-паразиты практически исчезают, в комплексных очагах сохраняется определенный запас паразитических организмов – прежде всего полифагов и олигофагов, существующих за счет альтернативных видов насекомого-хозяев, в частности, златогузки [13]. В связи с этим при подъеме численности непарного шелкопряда энтомофаги имеют возможность существенно более быстро наращивать свою численность и достигать высокого уровня эффективности, обеспечивающего затухание вспышки размножения этого насекомого-фитофага в более ранние сроки. Тем самым предотвращается сильное (сплошное) объедание листьев в одних и тех же насаждениях в течение двух-трех лет подряд, которое может привести к массовому усыханию древостоев. Однократное объедание листьев на-

носит существенно меньший ущерб насаждениям и обычно приводит к незначительной интенсификации деревьев худших категорий состояния и временному ослаблению остальной части древостоя [1, 2].

Ранее сходные нарушения в развитии вспышек массового размножения насекомых-фитофагов отмечены в смешанных очагах сосновой совки и хвойной пяденицы, а также сосновой и вересковой пядениц [11].

На непарном шелкопряде паразитирует большое количество видов насекомых. В период нашего исследования в качестве энтомофагов-паразитов гусениц 4–6 возрастов и куколок непарного шелкопряда отмечена группа видов из отряда двукрылых (Diptera) и перепончатокрылых (Hymenoptera). Наиболее высокая смертность непарного шелкопряда зафиксирована от 2-х видов лесных мух из семейства Tachinidae (*Parasetigena silvestris* R.-D. и *Blepharipoda scutellata* R.-D.) и 3-х видов из семейства Sarcophagidae (*Pseudosarcophaga affinis* F., *Parasarcophaga harpax* Pand. и *Parasarcophaga uliginosa* K.). Все эти виды отличаются высокой плодовитостью и хорошими лётными качествами. Ориентируясь на запах сока из листьев, поврежденных гусеницами листогрызущих насекомых, паразитические мухи в массе мигрируют в места с более сильным запахом, концентрируясь в насаждениях с наиболее высокой численностью гусениц.

Указанные биологические особенности энтомофагов-паразитов объясняют отмеченную выше приуроченность высокой степени смертности непарного шелкопряда от этого фактора к разным группам насаждений и динамику оценок смертности в отдельных насаждениях по годам.

Наглядной иллюстрацией значения энтомофагов-паразитов в динамике численности непарного шелкопряда служат данные о плотности его популяции (см. табл. 2) и смертности гусениц и куколок (см. табл. 4) на ПП 56А. Весной первого года эруптивной фазы средняя численность непарного шелкопряда в этом насаждении достигла высокого уровня (1314 яиц/дерево). В течение генерации этот показатель снизился в 4,55 раза – до 289 яиц/дерево, во многом благодаря

высокой эффективности энтомофагов-паразитов гусениц старших возрастов (74,9%) и куколок (80,2%). Во второй год эруптивной фазы вспышки, когда энтомофаги из отряда двукрылых в большом количестве мигрировали во вторичные очаги размножения непарного шелкопряда, смертность его гусениц и куколок от этого фактора на ПП 56А снизилась соответственно до 31,2 и 35,6%. В результате этого произошел подъем численности насекомого-фитофага в 3,29 раз – до уровня 953 яйца/дерево, т.е. до уровня, угрожающего сильным повреждением листьев. Однако фактическая степень объедания составила всего лишь 20% вследствие вновь возросшей смертности непарного шелкопряда от энтомофагов-паразитов, мигрировавших из вторичных очагов с резко снизившейся плотностью популяции насекомого-хозяина, а также наступившего в июне похолодания с большим количеством осадков. Совокупность этих факторов способствовала снижению плотности популяции непарного шелкопряда до фонового уровня, сопоставимого с плотностью популяций других видов насекомых-фитофагов.

При обсуждении материалов исследования необходимо также отметить следующие особенности. Во-первых, в целом, т. е. в масштабе всей совокупности насаждений, охваченных вспышкой размножения непарного шелкопряда, происходит постепенное увеличение эффективности энтомофагов-паразитов. Однако массовые миграции мух-тахин и саркофагид в участки леса с повышенной численностью насекомого-хозяина ведут к тому, что в отдельно взятых древостоях происходит чередование лет с высокой и низкой смертностью непарного шелкопряда от этого фактора. В результате показатели эффективности энтомофагов-паразитов в два смежных года характеризуются отрицательной статистической зависимостью: коэффициент корреляции $r = -0,647 \pm 0,288$ и $-0,678 \pm 0,278$ соответственно для энтомофагов-паразитов гусениц старших возрастов и куколок непарного шелкопряда.

Во-вторых, обращает на себя внимание низкий уровень смертности гусениц 4–6 возрастов и

куколок от болезней: от этого фактора погибло не более 5% особей насекомого-хозяина. Примечательно, что все особи, судя по внешним признакам, погибли от неинфекционных болезней (микозов). Для сравнения отметим, что на более ранней стадии жизненного цикла, в период развития гусениц 1–3 возрастов, болезни были причиной гибели от 30 до 40% особей. Причина столь большой разницы, на наш взгляд, является следствием высокой эффективности энтомофагов-паразитов гусениц старших возрастов и куколок, которые содействуют быстрому снижению численности непарного шелкопряда и тем самым препятствуют распространению инфекционных заболеваний.

Заключение. Развитие вспышек массового размножения непарного шелкопряда в условиях видовой разнообразия сопутствующих видов листогрызущих насекомых (златогузка, кольчатый шелкопряд, разные виды совок, пядениц, листоверток) характеризуется особенностями, позволяющими говорить о комплексных очагах насекомых-фитофагов как об экологических системах с наличием действенных элементов саморегуляции. Основным биологическим механизмом регуляции плотности популяции непарного шелкопряда являются энтомофаги-паразиты гусениц старших возрастов и куколок из группы полифагов и олигофагов. Наличие альтернативных насекомых-хозяев обеспечивает определенный запас энтомофагов-паразитов в начальный период массового размножения непарного шелкопряда и их высокую эффективность в кульминационной фазе вспышки, предотвращая повторное сильное (сплошное) объедание листьев и интенсивное усыхание насаждений.

Особенности развития вспышки массового размножения непарного шелкопряда в комплексных очагах Приволжской возвышенности указывают на возможность эффективного применения методов интегрированной защиты леса от вредных насекомых на основе сочетания использования естественных биологических механизмов регуляции численности насекомых-фитофагов с минимально необходимыми объемами истребительных мер борьбы с ними.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белов, А. Н. Влияние массового размножения непарного шелкопряда на состояние дубовых древостоев / А. Н. Белов // Известия ТСХА. – 1985. – Вып. 5. – С. 183–185.
2. Белов, А. Н. Оценка состояния дубовых древостоев в очагах размножения насекомых фитофагов / А. Н. Белов // Экология и рац. природопольз. на рубеже веков. Матер. конф. 14–17.03.2000 г. Томск. – 2000. – Т. 2. – С. 19–20.
3. Белов, А. Н. Динамика показателей размножения непарного шелкопряда в дубравах Саратовской обл. / А. Н. Белов, А. А. Белов // Лесн. хоз-во. – 2003. – № 3. – С. 41–43.
4. Воронцов, А. И. Математика в защите леса от вредителей и болезней / А. И. Воронцов // Лесн. хоз-во. – 1967. – № 12. – С. 31–35.
5. Воронцов, А.И. Патология леса / А.И. Воронцов. - М. : Лесн. пром-сть, 1978. – 271 с.
6. Воронцов, А.И. Лесная энтомология / А.И. Воронцов. – М.: Высшая школа, 1982. – 384 с.
7. Захваткин, Ю.А. Курс общей энтомологии / Ю.А. Захваткин. – М.: Колос, 2001. – 376 с.
8. Знаменский, В.С. Особенности динамики численности непарного шелкопряда в комплексных очагах листогрызущих насекомых / В.С. Знаменский, Н.И. Лямцев // Защита леса от вредных насекомых и болезней. – М., 1990. – С. 11–21.
9. Ильинский, А.И. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений: Наставление / А.И. Ильинский. – М.: ГЛБИ, 1952. – 144 с.
10. Ильинский, А.И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним / А.И. Ильинский. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1959. – 63 с.
11. Ильинский, А.И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / Под ред. И.В. Тропина, А.И. Ильинского. – М.: Лесн. пром-сть, 1965. – 526 с.
12. Инструкция по экспедиционному лесопатологическому обследованию лесов СССР. – М., 1983. – 181 с.
13. Котенко, А.Г. Энтомофаги непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) на юге Украины и их роль в регуляции численности вредителя: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / А.Г. Котенко. – Киев, 1977. – 24 с.
14. Панина, Н.Б. Распределение и динамика численности энтомофагов непарного шелкопряда в дубравах юго-востока Европейской части СССР: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. (03.00.09) / Н.Б. Панина. – Пушкино, 1985. – 22 с.
15. Morris, R.F. The development of life tables for the spruce budworm / R.F. Morris, C.A. Miller // Canad. J. Zool. – 1954. – Vol. 32. – P. 283–301.