

**На правах рукописи**

**Марков Владимир Алексеевич**

**ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ  
ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ**

**Специальности: 03.00.16. - Экология**

**03.00.09. - Энтомология**

**Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени доктора  
биологических наук**

**Москва 2004**

Работа выполнена в филиале ФГУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Рязанской области» и на кафедре ботаники, генетики и агробиологии Рязанского государственного педагогического университета им. С. А. Есенина

Научный консультант: доктор сельскохозяйственных наук, профессор, член-корреспондент Петровской академии наук и искусств  
Е.С. Иванов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор В.Б. Чернышев

доктор биологических наук, профессор С.С. Ижевский

доктор биологических наук, профессор А.В. Голубев

Ведущая организация: Воронежская государственная лесотехническая академия

Защита состоится «10 июня» 2004 г. в «14<sup>00</sup>» часов

На заседании диссертационного совета Д 212.203.17 при Российском университете дружбы народов по адресу: 113093 г. Москва, Подольское шоссе д 8/5 экологический факультет РУДН

Отзывы по автореферату в 2-х экземплярах с заверенными подписями направлять по вышеуказанному адресу.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Российского университета дружбы народов по адресу: 117923 г. Москва, ул. Миклухо-Маклая, д.6.

Автореферат разослан «    »    мая 2004 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

доктор биологических наук, профессор



Н.А. Черных

### Общая характеристика работ

**Актуальность работы** определяется проблемой широкого распространения - и большой вредоносностью массовых лесных насекомых: шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.), непарного шелкопряда [*Lymantria* (*Ocneria*) *dispar* L.] и дубовой зеленой листовертки (*Tomtrix viridana* L.), как на территориях Российской Федерации, так и лесах Рязанской области; недостаточной изученностью их экологической пластичности и полиморфизма. Это сопровождается неоправданно частыми и недостаточно эффективными химическими мерами борьбы с ними. Актуальность темы объясняется также решением острой проблемы между использованием загрязняющих экосистемы современных пестицидов и недостаточным теоретическим обоснованием их научного применения, в основе которого должно лежать углубленное исследование закономерностей онтогенеза вредных организмов, многолетней популяционной динамики численности на протяжении градационного цикла, и усовершенствование стратегии и технологических решений по выявлению и подавлению численности массовых лесных насекомых хвойных и лиственных пород.

**Цель и задачи исследования.** Цель исследований заключается в изучении на территории Рязанской и соседних областей экологических и биологических особенностей популяций трех наиболее распространенных и хозяйственно опасных в хвойно-широколиственных лесах Европейской России видов чешуекрылых насекомых на разных фазах их градационных циклов и дополнении представлений о закономерностях и механизмах динамики их численности и вспышках массового размножения. На этой основе разработать альтернативные экологичные стратегии управления их численностью с применением существующих, усовершенствованных и новых методов и средств.

Для достижения цели решались следующие основные задачи:

1. Исследовать особенности развития вспышек массового размножения наиболее распространенных и значимых видов чешуекрылых в лесах Рязанской области, изучить их популяционные показатели;
2. Экспериментально обосновать гетерогенность и полиморфизм популяций на протяжении жизненного и градационного циклов развития трех модельных видов насекомых;
3. Изучить роль миграций этих видов насекомых на разных этапах развития вспышек и размножения, определить перемещение и развитие их очагов и дать биоэкологические характеристики популяций;



4. Исследовать проявления многолетней эмбриональной факультативной диапаузы мольных видов и определить роль этого явления в динамике популяций;

5. Разработать альтернативную экологичную стратегию управления численностью популяций массовых лесных насекомых на основании создания модифицированной теоретической модели динамики численности, включая усовершенствование методов контроля численности с использованием половых аттрактантов и разработку новых способов прогноза динамики популяций и подавления численности насекомых.

Научная новизна. Установлена неоднородная (гетерогенная) структура популяций чешуекрылых насекомых, включающей в себя особей с «быстрым» и «медленным» типом развития. Обнаружено, что биология их развития за градационный цикл реализуется в адаптивно стратегическом континууме двух направлений отбора (жизненных  $r$  и  $K$  - стратегий). Показано изменение по фазам градационного цикла структуры и жизнеспособности популяций.

Установлены биоэкологические особенности развития популяций массовых видов насекомых: 1. - существование латентного периода их развития, за который они не способны увеличить свой биопотенциал до хозяйственно ощутимого ущерба; 2. - закономерности всплеск массового размножения в соответствии с филогенетическим законом (биосистемы последовательно проходят сменяющиеся фазы развития). Это положение служит теоретической основой для практики локального подавления численности вредных насекомых и ограничения малоэкологических широкомасштабных мер борьбы с ними.

Показано, что широкомасштабные (экзогенные) миграции носят случайный характер. Для непарного шелкопряда и шелкопряда-монашенки впервые определены минимальная площадь местообитания и радиус репродуктивной активности.

В местах длительного экспонирования аттрактанта диспарлюра, предназначенного для отлова самцов, установлено индуцирование этологических особенностей насекомых. В участках длительного экспонирования полового аттрактанта и интенсивного выделения афродизиаков самцов происходит агрегация самок.

У трех модельных видов насекомых открыто явление длительной эмбриональной факультативной диапаузы, что служит основой для пересмотра существующих представлений о развитии насекомых, зимующих с почти полностью сформировавшейся личинкой. Длительная диапауза в фазе яйца таких видов считалась невозможной из-за ограниченности резервов для эндогенного питания эмбрионов в течение очень продолжительного времени. Моновольгин -

ный тип развития признавался единственно возможным. Доказана возможность отбора полициклического типа развития из моноциклических форм.

Предложена модифицированная теоретическая модель регуляции численности насекомых, основанная на выявленных закономерностях и нетрадиционных факторах популяционной динамики.

**На защиту выносятся следующие положения:** 1. Экспериментальные и теоретические доказательства ранее неизвестного у шелкопряда-монашенки, непарного шелкопряда и дубовой зеленой листовёртки явления длительной эмбриональной факультативной диапаузы; 2. Экологическая поливалентность в форме гетерогенности и полиморфизма популяции в пределах генерационного и градиационного циклов развития моновольтирных чешуекрылых насекомых с эруптивным типом динамики численности; 3. Экспериментальные и теоретические доказательства роли эндогенных и экзогенных миграций в динамике их численности; 4. Модифицированная теоретическая модель регулирования динамики численности массовых лесных насекомых; 5. Новые способы определения заселенности насаждений, состояния популяций и экологически безопасные способы подавления численности массовых лесных насекомых.

**Практическая ценность работы.** На основе установленных биоэкологических особенностей и закономерностей развития вспышек массового размножения лесных насекомых предотвращены химические обработки лесов Рязанской области в 1979, 1983, 1988 и 1998 гг. Результаты исследований вошли в «Рекомендации по применению феромонов для надзора за хвое- и листогрызущими насекомыми» Федеральной службы лесного хозяйства России (1993), и послужили основой для изобретений: «Способ определения заселенности насаждений шелкопрядом-монашенкой» № 1428333, «Способ определения состояния популяции шелкопряда-монашенки» № 1892447, «Способ защиты растений от непарного шелкопряда» № 18113390 и «Способ определения заселенности насаждений непарным шелкопрядом» № 2070796. На территории Рязанской области выявлены насаждения, где за последние 50 лет отмечены вспышки массового размножения непарного шелкопряда, шелкопряда-монашенки и дубовой зеленой листовёртки.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации, результаты и практические рекомендации обсуждались на Всесоюзной научно-технической конференции «Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней» (Москва, 1987), «Непарный шелкопряд: итоги и перспективы исследований» Проект 2 Советской национальной программы «Человек и биосфера» (МАЕ) (Красноярск, 1988), научно-технических конференциях Мос-

ковского государственного университета леса (Москва, 1989, 1997), всесоюзной научно-практической конференции «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов» (Москва, 1994), X и XI симпозиумах "Муравьи и защита леса" (Пешки, Московская область, 1998, Пермь, 2001), симпозиуме «Использование феромонов и других биологически активных веществ в защите и карантине растений» (Анапа, 1999), республиканской научной конференции «Экология и социально-гигиенические аспекты окружающей человека среды» (Рязань, 2001), международной научной конференции «Биологические ресурсы и устойчивое развитие» (Пушино, Московской области, 2001), международной научно-технической конференции «Лес-2002» (Брянск, 2002), на межвузовской научно-практической конференции «Ботаника, экология, сельское хозяйство» 27-28 февраля 2003 г. (Рязань, 2003).

**Внедрение.** Из четырех изобретений одно внедрено в производство. Результаты исследований послужили основой для организации сети участков производственного лесозащитно-мониторинга за шелкопрядом-монашенкой, зеленой дубовой листоверткой и непарным шелкопрядом. Разработанные методики определения заселенности насаждений, состояния популяций непарного шелкопряда, шелкопряда-монашенки, зеленой дубовой листовертки и технологии подавления численности непарного шелкопряда использованы в лесохозяйственном производстве Рязанской области в 1979, 1986, 1987, 1989, 1998 гг., что позволило отказаться от авиационных (наземных) обработок лесов инсектицидами на общей площади 3,62 тыс. га с затратами 27,4 тыс. руб (в ценах на годы составления проектов).

**Вклад автора.** Лично получены эмпирические и теоретические результаты, характеризующие вспышки размножения модельных видов насекомых, изменение их популяционных показателей, жизнеспособности и структуры популяций на разных фазах градиационного цикла на изучаемой территории. Вклад автора состоит также в обработке и анализе собранного материала, его обобщении, в практическом использовании результатов исследований путем непосредственного участия в ликвидации очагов непарного шелкопряда, шелкопряда-монашенки и зеленой дубовой листовертки в 1975 - 2002 гг., производственной проверке новых методов и средств защиты растений. Автором разработана система технологических решений по выявлению и подавлению численности непарного шелкопряда и шелкопряда-монашенки, защищенных тремя авторскими свидетельствами и Патентом, предложена концептуальная модель регуляции численности массовых лесных насекомых.

**Публикации.** Основные положения диссертации опубликованы в 40 работах, включая материалы четырех изобретений, статьи в журналах «Энтомологическое обозрение», «Лесное

хозяйство», «Защита растений», «Зоологический журнал», «Журнал общей биологии», «Успехи современной биологии», монографии.

**Структура и объём диссертации.** Диссертационная работа изложена на 351 странице и состоит из введения, шести глав, выводов и научно-производственных рекомендаций и списка литературы из 461 наименований, в том числе иностранной 52, включает 53 таблицы, 18 рисунков.

## **Глава 1. Краткая характеристика работы, материал и методика исследований**

### **1.1. Природные особенности Рязанской области и её лесов**

Рязанская область расположена в центральной части Русской равнины в понижении между Среднерусской и Приволжской возвышенностями на площади 39,6 тыс. км<sup>2</sup>. Климат умеренно континентальный. Средняя годовая температура воздуха колеблется от + 3,7° С на северо-востоке до +5,0° С на юго-западе. Среднее количество атмосферных осадков в год составляет 450–550 мм. Область относится к зоне неустойчивого увлажнения с периодическими весенне-летними засухами. Интенсивные засухи повторяются каждый пятый год (составляют 20%).

По лесорастительным условиям леса разделялись в прошлом на три лесорастительных района: северный, центральный и лесостепной. С учетом такого районирования назначались и проводились лесохозяйственные мероприятия. На рис.1 показаны лесные районы и современное распределение лесных хозяйств Рязанской области.

Общая площадь лесов, расположенных на территории области, по состоянию на 01.01.2000 г. составляет 1090,9 тыс. га, из них государственное управление осуществляет Федеральная служба лесного хозяйства России на площади - 810 тыс. га (74%), Министерство сельского хозяйства и продовольствия - 225,2 тыс. га (21 %), Государственный комитет РФ по охране окружающей среды и природных ресурсов - 55,7% тыс. га (5%) и леса не входящие в лесной фонд - 8,6 тыс. га.

По современной классификации Рязанская область отнесена к лесной и лесостепной географическим зонам. Северная её часть входит в лесную зону. Здесь в Мешерской низменности на песчаных почвах произрастают южно-таежные сосновые леса, перемежающиеся обширными заболоченными территориями.



Рис. 1. Картограмма распределения лесных хозяйств Рязанской области в лесных районах

Южной естественной границей лесной зоны на территории области является р. Ока. Центральная часть Рязанской области отнесена к подзоне широколиственных лесов, где произрастают широколиственные леса из липы, клена остролистного, дуба и ясеня. Некогда они занимали обширные пространства, а теперь сохранились в виде небольших островков. На месте вырубленных коренных лесов произрастают преимущественно вторичные березовые и осиновые леса. Южные районы области отнесены к лесостепной зоне к подзоне северной лесостепи. Они характеризуются сочетанием участков разреженных дубрав паркового типа (без подлеска) и остепненных лугов.

Леса области занимают  $\approx 25\%$  её территории, однако расположены они крайне неравномерно. Лесистость колеблется от 0,9% на юге до 50-60% на севере. Породный состав характеризуется следующим образом: сосна произрастает на 41,7% территории лесного фонда, береза - 32,6, дуб - 10,5, осина 9,5, ольха - 2,2 и липа на 1,5%. Площадь липовых насаждений возросла по



сравнению с 1945 г. почти в три раза, в тоже время значительно сократились площади дубрав (Иванов, Марков, 2001). Предложена усовершенствованная методика определения результатов лесовосстановления (Марков, 1998 а).

В возрастной структуре лесов хвойные насаждения составляют 44,4%, в том числе молодняки - 43,9%, средневозрастные - 36,4%, приспевающие - 15,8% и спелые леса -3,9%; твердолиственные насаждения -10,5%, в том числе, молодняки -15%, средневозрастные - 46,8%, приспевающие -18,1% и спелые -19,8%; мягколиственные насаждения составляют 45,1%, в том числе молодняки -21,9%, средневозрастные -40,0%, приспевающие -18,1 и спелые-17,0%.

Возрастная структура лесов имеет большое значение для ведения лесного хозяйства по принципу непрерывного неистощительного лесопользования и является необходимым условием для устойчивого развития. Оптимальный возрастной состав лесного фонда, к которому нужно стремиться при пользовании лесными ресурсами, получил название «нормального» леса. В нем доля каждого класса возраста примерно одинакова. Леса Рязанской области сильно истощены. В них спелых, наиболее ценных хвойных насаждений, всего 3,9%. В тоже время увеличивается доля спелых и перестойных лиственных насаждений. Из-за многолетнего недоиспользования годового лимита лесосечного фонда они утрачивают экономическую и ценность и полезные природные свойства.

Материалы диссертации в основном получены в результате обследования и изучения лесов Рязанской области. В ней также использованы архивные материалы и приведены экспериментальные данные по смежным районам соседних областей - Московской и Тамбовской. В необходимых случаях анализируются материалы по другим территориям Российской Федерации.

## **1.2. Методика и материал исследований**

Объектом исследований были популяции и очаги трех модельных видов массовых лесных насекомых в Рязанской и соседних областях. За период 1867-1974 гг. использованы архивные и литературные данные, а с 1975 по 2002 гг. собственные наблюдения. Работа проведена на базе Рязанской станции по борьбе с вредителями и болезнями леса, преобразованной в 2002 г. в филиал ФГУ «Рослесозащита», «Центр защиты леса Рязанской области».

Изучено развитие популяции непарного шелкопряда в период вспышек массового размножения и в межвспышечные годы в Крюшинском лесхозе -1975-1976 гг., Можарском лес-

хозе - 1975-1977 гг., 1987-1989 гг. и 1994-1998 гг. Исследовались локальные вспышки массового размножения непарного шелкопряда в 1982-1984 гг. (Криушинский лесхоз), в 1986 г. (Касимовский лесхоз). В 1991-1993 гг. (Рязский лесхоз), в 1993-1994 гг. (Рязский и Кораблинский лесхозы) и подъёмы его численности в 1998-2000 гг. (Шацкий лесхоз). Обследования проведены на площади более 22 тыс. га.

Автор был непосредственным участником ликвидации вспышки массового размножения шелкопряда-монашенки, охватившей на территории Рязанской области в 1976-1979 гг. более 15 тыс. га, а также наблюдал затухание вспышки её размножения и локальное нарастание численности в 1988 г. (Марков, 1989, 1995).

Материал полевых наблюдений и экспериментов за особенностями развития дубовой зелёной листовёртки базируется на результатах изучения и подавления её очагов в течение трех градационных циклов: в 1976-1979 гг. (площадь очагов > 10 тыс. га), в 1983-1986 гг. (площадь очагов > 16 тыс. га) и в 1991-1994 гг. (площадь очагов 3,6 тыс. га).

Площади очагов модельных видов на территории Рязанской области за 1940 - 2000 гг. показаны на рис.2.

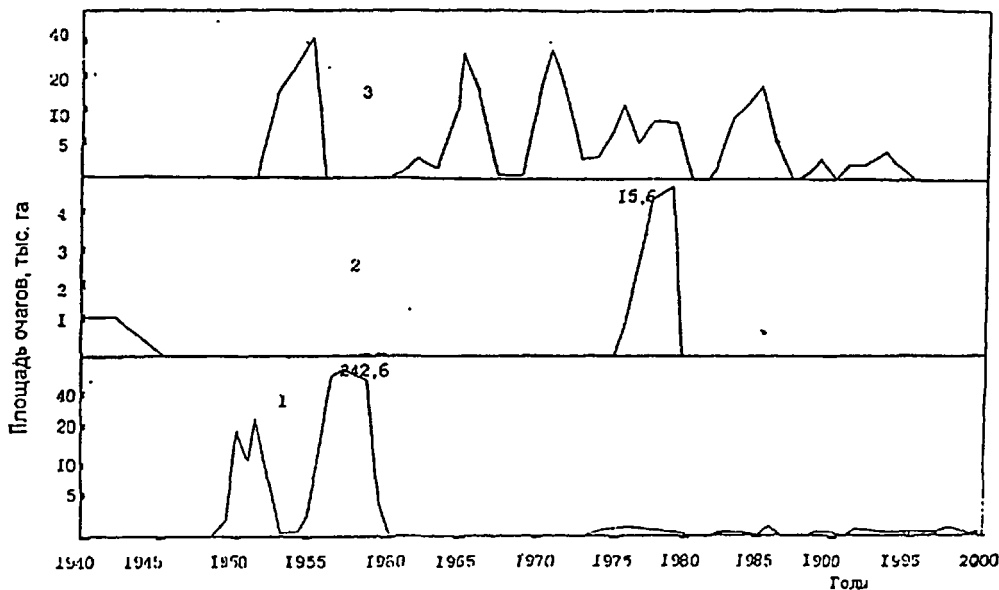


Рис 2 Площади очагов непарного шелкопряда (1), шелкопряда-монашенки (2) и зелёной дубовой листовёртки (3) в Рязанской области за период с 1940 по 2000 гг.

Динамика численности насекомых изучалась общепринятыми методами выборочных обследований, сплошных перечетов, модельных деревьев (веток) (Ильинский и др., 1965; Голубев и др., 1980; Воронцов, 1978; и др.) на всех фазах развития. Использовались и феромонные ловушки известными, усовершенствованными и новыми методами.

Численность популяций учитывалась на пробных площадях (модельных деревьях) и по маршрутным ходам, в которых возможно возникновение очагов поднадзорных видов. Общая площадь обследованных насаждений в разные годы колебалась от 2-3 до 16-20 тыс. га ежегодно. За годы наблюдений осмотрено более 150 тыс. деревьев. Большое внимание уделялось изучению изменения площади очагов по годам и пространственному перемещению очагов и их характеристике.

Полиморфизм и гетерогенность изучали прямыми наблюдениями в природе и экспериментами на протяжении жизненного и градационного циклов модельных популяций. Пульсирующий, «волновой» характер развития, при котором фазы развития перекрываются (наслаиваются), изучали двумя способами: 1. на случайно выбранных деревьях периодически через 3-5 дней в течение двух сезонных циклов фиксировали насекомых по фазам развития; 2. в сплошную нумеровали 100 контрольных деревьев. На их стволах до высоты 4 м подсчитывали и собирали через 3-5 дней обнаруженных гусениц, куколок и бабочек. Всего за два года осмотрено 10430 деревьев. На них обнаружено: гусениц - 120, куколок - 264 и бабочек - 870 штук.

Структуру цветковых aberrаций, полиморфизм по окраске бабочек шелкопряда-монашенки определяли по модифицированному методу Габлера (Gabler, 1952). Дополнительно использовали отлов бабочек аттрактантными ловушками. Подробно методика применения аттрактантно-клеевых и аттрактантно-инсектицидных ловушек с диспарлюром (цис-7,8 - эпокси-2-метилоктадекан) с усовершенствованием некоторых вопросов методик даны ранее (Марков, 1983, 1988, 1991, 1995).

Техноэкологические аспекты приводятся в главе 6 диссертации. Аттрактантные ловушки, применяли двумя способами: 1. отлов бабочек ловушками, размещенными в насаждениях с разной численностью и расчетом по вероятностной модели степенной функции (Марков, 1981). 2. экспонирование ловушки в одних и тех же насаждениях на протяжении всего градационного цикла (Марков, Виктор, 1996).

Для подтверждения онтогенетической изменчивости жизненного цикла шелкопряда-монашенки в лабораторных условиях получено два поколения в течение одного календарного года (Марков, 1995).

Растяннутость лета бабочек, изменчивость жизненного и градационного цикла видов изучали их отловом из природных популяции аттрактантными ловушками в 1986-1995 гг.; 2001 г. В разные годы применяли феромоны на площади от 500 до 3000 га с количеством ловушек от 10 до 90 ежегодно.

Исследование специфики жизненных циклов массовых лесных насекомых проведено сопряженно с изучением явления длительной факультативной эмбриональной диапаузы, а также в связи с влиянием на них плотности популяций, миграций.

Изучение миграций модельных видов проводилось на разных этапах вспышек их массового размножения в резервациях и их очагах на площади более 38 тыс. га. По архиву - литературным источникам прослежен ход пандемических вспышек массового размножения непарного шелкопряда в 1952-1959 гг. и шелкопряда-монашенки с 1894 по 1955 гг. С 1975 г. использовались прямые полевые наблюдения. Миграции дубовой зеленой листовертки изучали полевыми наблюдениями и картированием очагов, а также анализом обзоров распространения вспышек её массового размножения в лесах РФ и Рязанской области по пространственно-временным локусам за 1938-1995 гг.

Способность бабочек волнянок к перелёту для спаривания определяли через радиус репродуктивной активности с помощью аттрактантных ловушек с искусственным феромоном диспарлюром. В течение 8-12 лет ежегодно применяли от 6 до 40 ловушек на площади от 90 до 3000 га. Для этого ловушки концентрировали по 9 шт. на 100 га на одних и тех же участках в течение нескольких лет подряд. При этом использовали ранее неизвестную поведенческую особенность самок шелкопряда-монашенки и непарного шелкопряда скапливаться вокруг пунктов применения диспарлюра, предназначенного для отлова самцов (Марков, 1991, 1993, 1995). По количеству бабочек самок в зонах агрегативного действия аттрактантных ловушек и афродизнаков самцов определяли радиус репродуктивной активности.

Для выявления плотности популяций, ведущих к миграционной активности, использована технология искусственного подавления миграционной способности хозяина и фиксации местоположения его паразитоидов. Для этого в резервациях непарного шелкопряда в продромальной фазе градационного цикла размещали группы по 6-9 клеевых ловушек с диспарлюром с концентрацией 50 мкг в течение не менее 3-х лет на площадках до 0,01 га, при этом площадки располагали на расстоянии до 300 м друг от друга (Марков, 1993).

Динамику миграций исследовали в разных экологических условиях ежегодным лесопатологическим обследованием насаждений и локальных субпопуляций на всех стадиях генерационного развития непарного шелкопряда, фиксируя местоположение и измеряя площадь, ос-

ваиваемую таксоном с ростом его численности. Выявляли лабильность пространственной структуры фитофага, мозаичность распространения его очагов. Рассмотрены экзогенные и эндогенные миграции (Марков, 1999)

Скорость распространения очагов, выраженная через радиальный эквивалент, определялась за время между первым и вторым картированием по модифицированной формуле Коли

$$(1979) R = \sqrt{\frac{S}{\pi}}$$

Расселение шелкопряда-монашенки изучали в первичных и вторичных очагах массового размножения в Касимовском и Солотчинском лесхозах (Марков, 1989)

Для изучения возможности искусственного образования очагов непарного шелкопряда дважды (в 1989 и 1996 гг.) приведены опыты по перемещению части яиц из участков, где происходило его массовое размножение (Можарский лесхоз), в удаленные на 120-130 км изолированные колочную дубраву и березовые рощи. Изменение численности насекомых фиксировали еженедельно на 200 деревьях, а окончательную заселенность биотопов мигрантами определяли сплошным перечетом всех произрастающих в микростациях деревьев. Осмотрено более 100 тыс. стволов деревьев (Марков, 1999)

Анализ структуры популяций и изучение длительной факультативной эмбриональной диапаузы проводился по морфологическим признакам (яиц, бабочек), по особенностям сроков развития, по жизнеспособности. Морфологические формы у непарного шелкопряда и шелкопряда-монашенки изучали по цвету и целостности хориона яиц. Для этого при учетах численности на фазе яйца их сортировали на жизнеспособные (вредные) и нежизнеспособные (безвредные)

Жизнеспособными с обычной диапаузой считали яйца темно-коричневого цвета с металлическим блеском, перламутровым отливом - у шелкопряда-монашенки и серой окраски - у непарного шелкопряда. Погибшими считали яйца с сильно деформированным хорионом (высохшие), а также яйца желтых, бурых оттенков. Яйца розовой окраски относили к неоплодотворенным. Чтобы отличить кладки нового поколения от длительно диапаузирующих определяли состояние эмбриона (его наличие или отсутствие), способом вываривания их в растворе КОН

Экологические формы изменчивости изучали по продолжительности жизненного цикла особей: 1) развитие с обычной диапаузой, 2) развитие с длительной диапаузой

Длительную эмбриональную факультативную диапаузу изучали способом учета структуры популяции. Важнейшим признаком длительной диапаузы служит наличие в кладках яиц

пустых оболочек хорионов, из которых гусеницы вывелись ранее. Использован также метод взвешивания партий яиц по 100 штук на торсионных весах (Марков, 1991).

Для наблюдения за реактивацией личинок из прошлогодних яиц их брали из очагов в июне и до начала лета самок, когда яйца нового поколения в лесу заведомо отсутствуют. Проведены лабораторная инкубация и взвешивание более 75 тыс. яиц шелкопряда-монашенки и непарного шелкопряда. Кладки яиц, взятые из насаждения и яйца каждого нового поколения от них, помещали на повторные зимовки в естественные условия - в углубления коры (прикрывая их сверху корой) у приствольного круга деревьев. В апреле пробы вносили в лабораторию, где наблюдали за ходом отрождения гусениц (Марков, 1989). Способность к нормальному росту и развитию гусениц 1-11 возрастов изучали, выращивая их на питательных средах (Марков, 1984). Ежегодно по месяцам и дням фиксировали результаты отрождения личинок.

Диагностику состояния длительной эмбриональной диапаузы непарного шелкопряда проводили также по признакам и продолжительности осенне-зимней реактивации яиц (Марков, 1997). Сумму тепла, необходимую для осеннего и весеннего выведения гусениц шелкопряда, определяли по методу В.И. Кожанчикова (1940).

При изучении численности зеленой дубовой листовертки и явления её длительной эмбриональной диапаузы учитывали количество отверстий в шитке кладки: одно или два, или шиток без отверстий. Кладки обычно состоят из двух, реже - трех яиц. Одно отверстие на шитке означает, что одна личинка уже вывелась. Два отверстия - кладка полностью пустая. Отдельно считали количество тех и других, а также высохших кладок яиц. Препаровательной иглой отделяли каждое яйцо в кладке и определяли их состояние. Всего учтено более 12 тыс. яиц дубовой зеленой листовертки (Марков, 1992,2000).

Жизнеспособность яиц определяли способом надавливания и выведения. Здоровые яйца при надавливании издают характерный треск. Из них вытекает содержимое яйца. Грену, из которой при надавливании не вытекает или вытекает в незначительном количестве содержимое, а также не слышен характерный треск, относили к нежизнеспособной (Егоров и др., 1953; Ильинский и др., 1965). За выведением гусениц наблюдали на срезанных ветвях и растущих деревьях

Результаты исследований послужили основой для организации сети участков производственного лесопатологического мониторинга за модельными видами вредителей. Они послужили фактическим материалом для изучения других обычных и редких для Рязанской области насекомых (Марков,1985,1995,1999,2001). Лесопатологический мониторинг составляет

функциональное направление лесного мониторинга, который входит в единую государственную систему экологического мониторинга (ЕГСЭМ).

По собственным наблюдениям и материалам архива изучено распределение очагов массового размножения наиболее опасных на территории Рязанской области видов насекомых по годам и лесхозам: непарного шелкопряда с 1955 по 2003 гг., шелкопряда-монашенки с 1893 по 2000 гг. и дубовой зеленой листовертки с 1953 по 2003 гг. Конкретизирована их территориальная приуроченность к определенным лесным биотопам. В монографии показана периодичность возникновения очагов массового размножения лесных насекомых (Марков, 2003 г). Поэтому в диссертации этот материал в развернутом виде не излагается.

## **Глава 2. Гетерогенность и полиморфизм популяций по жизненному и градационному циклам развития моповольтинных чешуекрылых насекомых**

В литературе часто упоминается о растянутом выведении, развитии, о фенологической неоднородности популяций лесных чешуекрылых насекомых. Однако такие факты рассматривались как случайные осцилляции или как необычные отклонения от нормы. Продолжительность отрождения гусениц непарного шелкопряда и шелкопряда-монашенки может достигать до 30 дней. Лёт бабочек растягивается до 46 дней (Марков, 1995, 1997). Исследованиями автора определено, что природа изменений жизненного и градационного циклов развития массовых лесных насекомых нельзя сводить к фенологии, так как на все особи действовали одни и те же экологические условия (Марков, 2003). Экспериментально установлен закономерный характер лабильного (неустойчивого, изменчивого) развития чешуекрылых с эруптивным типом динамики численности, одной из составляющих которого является гетерогенность (разнообразная неоднородность - структурная, морфологическая и т.д.) и полиморфизм популяций, определяющие специфику многолетнего и градационного циклов развития.

В полевых условиях у моповольтинных чешуекрылых стадии развития протекают в необычное для них время. При этом говорить о каких-то фиксированных во времени стадиях их развития не приходится. Чаще наблюдается доминирование той или иной жизненной формы в определенные периоды времени. Установлен пульсирующий характер развития насекомых, при котором в популяции преобладает та или иная их стадия (фаза) развития. Массовым лесным насекомым свойственна внутри популяционная комплементарность (дополняемость) жизненных циклов онтогенеза - «быстрое» и «медленное» (растянутое) развитие.

Питание гусениц пыльцой стробил сосны наблюдали многие исследователи. Однако отрождение гусениц шелкопряда-монашенки асинхронно с цветением сосны. В среднем за 8-и летний период наблюдений это расхождение составляет три недели (Марков, 1989).

Отрождение гусениц происходит за месяц. Разные сроки отрождения гусениц отмечены как в кладках, отложенных разными самками, так и среди потомства одной и той же самки. В природных условиях бабочек шелкопряда-монашенки обнаруживали в августе-сентябре и даже в первых числах октября или на протяжении 2,5 месяцев при продолжительности их жизни от 5 до 12 дней. Гусениц непарного шелкопряда встречали во второй половине июля, когда заканчивался лет имаго. Растянутое развитие особей в популяции объясняет парадоксальное образование очагов размножения непарного шелкопряда в насаждениях, состоящих из поздно распускающейся формы дуба черешчатого.

Вариабельность всех стадий развития установлена и в жизненном цикле дубовой зеленой листовёртки. Самый ранний срок вылета бабочек (24-25 мая) наблюдали в фазе депрессии в 1983 и 1995 гг.

За 25-лет исследований выявлено, что продолжительность развития фитофагов зависит от фазы градационного цикла (плотности популяции). Минимальные сроки развития всех стадий генерации наблюдаются в период подъёма численности, максимальные - при деградации массового размножения. Следовательно, мониторинг их состояния по установленным в наиболее доступный для наблюдения период эруптивной фазы градационного цикла осуществлять рискованно. В этих случаях велика опасность своевременно не заметить нарастания численности насекомых. В лесозащитной практике целесообразно пользоваться уточненными региональными сроками их генерационного развития. В Рязанской области руководствуются этими сроками.

Гетерогенность развития массовых лесных насекомых - одна из причин неудовлетворительных результатов истребительных мероприятий.

Неодновременное, растянутое развитие особей в популяции имеет адаптивное значение. Часть популяции, задержавшаяся в развитии, избегает гибели в стрессовый период при сильной дефолиации от бескормицы, при проведении истребительных мероприятий, гибели от паразитов и хищников и способна преодолевать фенологическую асинхронность кормовой породы, временную бескормицу. Данное обстоятельство показывает определенную условность деления насекомых на фенологические группы. Личинок непарного шелкопряда в природных условиях можно встретить с 23 апреля по 21 июля. Своеобразная «задержка» действия указанного механизма, поддерживая определенный уровень популяции, представляет собой один из



буферных механизмов их гомеостаза, который определяет амплитуду колебания около этого уровня по отношению к внешнему фактору (Шаров, 1985).

Разная интенсивность (продолжительность) генерационного развития насекомых в зависимости от фазы градационного цикла - одна из основных причин разной повреждаемости насаждений, при относительно одинаковой их численности и несоответствия прогноза фактическому объеданию деревьев. В период массового размножения почти все особи выводятся дружно - одной волной. Безопасная аналогичная заселенность для межвспышечного периода приводит в это время к сильной дефолиации листьев. Степень повреждения крон деревьев зависит не только от плотности популяции (численности), но и от интенсивности отрождения фитофагов. Одновременное выведение особей аналогично сильному повреждению. «Растянутое» выведение гусениц - аналогия условному (незначительному) повреждению деревьев.

Гетерогенность популяций массовых лесных насекомых по жизненному и градационному циклам - важный фактор динамики их численности. Он действует на протяжении всего цикла массового размножения, как на восходящую, так и нисходящую ветвь градационной кривой. Она служит одним из механизмов регуляции динамики численности насекомых в предложенной модифицированной концептуальной модели (см. раздел 5.1. на рис.3) и сокращает поле «деятельности» традиционных конкурентных отношений.

### Глава 3 Миграции как фактор динамики численности массовых видов лесных насекомых

В природе миграции широко распространены и происходят в воздушных, наземных и водных пространствах (Шмидт, 1947; Михеев, 1981; Клаудсли-Томпсон, 1982; Berger, 1992; и др.). Причины этого явления подробно изучены лишь у птиц и рыб (Шилов, 2001).

По массовым видам лесных насекомых сведения о миграциях очень скудны или почти отсутствуют. Изучение процессов миграции насекомых - одна из центральных задач популяционной экологии (Воронцов, 1968; Викторов, 1973; Семевский, 1973).

Способом искусственного нарушения миграционной способности непарного шелкопряда экспериментально показана роль эндогенных миграций (вызванных внутренними причинами) в динамике его численности. При низкой плотности популяции выявлены динамические пороги ускользания непарного шелкопряда от факторов смертности. Из березовых резерваций непарный шелкопряд мигрирует при плотности популяции 0,7-2,0 кладки на дерево, а из дубрав - более чем 10 кладок на дерево (Марков, 1999).

В ходе градационного цикла в разных фазах на одной и той же территории происходит два противоположных процесса: агрегация насекомых и их миграция. При низкой плотности популяции (в березниках до 0,20 кладок яиц на одно дерево) насекомые скапливаются в местообитаниях - резервациях, как бы стекаясь и группируясь в них. При этом недостатка пищи, конкуренции за кормовой ресурс не отмечалось. Кроны деревьев были полностью облиственными. Происходит лишь изменение пространственно-временных координат субпопуляций. Такие миграции названы агрегационными миграциями.

В дискретном пространстве в случайной среде оптимальна достаточно низкая скорость миграций (Шаров, 1986). 17-летними полевыми исследованиями лесов нами установлено, что в резервациях субпопуляция не локализуется в пределах таксационного выдела, как об этом писали М.Г. Ханисламов с соавт. (1962), а занимает достаточно большой лесной массив, находясь в нем в «плавающем» положении, перемещаясь по территории резервации, увеличивая тем самым динамическую устойчивость и сохраняя свой гомеостаз. Поэтому экомониторинг за массовыми видами насекомых недостаточно ограничивать фиксированными пробными площадками. Его необходимо дополнять маршрутными ходами по всей территории вероятных их миграций.

Плавающее положение и в целом эндогенные миграции создают своеобразную «пятнистость» ареала, что соответствует диссипативной экологической структуре вида, которая выполняет функцию демпфера, гасящего определенной величины волны размножения насекомых или увеличивают их амплитуду в процессе интерференции. Система локально неустойчивых дем, перемещаясь по территории, образует относительно устойчивую пространственно-временную структуру.

Полученные результаты соответствуют с теоретическому положению, согласно которому популяция не может эффективно размножаться в местообитании площадью сопоставимой с радиусом репродуктивной активности вида (Сулей и Уилкокс, 1983; Яблоков, 1987). Радиус репродуктивной активности  $O. dispar$  при низкой его плотности у основной его части (95%) популяции составляет  $\approx 300$  м, а у *L. monacha* - 100 м (Марков, 1988, 1993). Площади локальных первичных перенаселенных биотопов (9-10 га), в большинстве своем, сопоставимы с площадью участков равных радиусу репродуктивной активности непарного шелкопряда.

Способность к миграциям, как адаптация к условиям среды, особенно важна при местном недостатке пищи, вызывающем переселение животных на небольшие расстояния (Лэк, 1952). В начальной стадии нарастания численности насекомые легко находят незаселенные биотопы, тогда как миграции из зоны массового размножения сопряжены с большим рис-

ком. Они часто сопровождаются высокой смертностью популяции, которая как бы «отбрасывается» на более ранние фазы градационного цикла. Насекомые-эмигранты не дают быстрого всплеска численности. Для реализации вспышки на новом месте, эруптивным открыто живущим видам насекомых, необходимо пройти подготовительные этапы. В 1989 и 1996 гг. полевыми экспериментами по перемещению части популяции из очагов в незаселенные насаждения показано, что очаги возникают в основном за счет размножения аборигенных популяций (Марков, 1999). Причем критический уровень заселенности будет свой для каждого местообитания. Он определяется ландшафтно-экологическими особенностями, его ёмкостью, сбалансированностью взаимосвязей фитофага и растений.

Пространственные миграции тесно связаны с длительной эмбриональной диапаузой, своего рода, миграцией во времени, которая рассматривается в главе 5. Супердиапауза индуцируется в структурной или другой таксономической единице или у отдельных особей, обладающих наименьшей миграционной активностью в ответ на ухудшающиеся экологические условия.

Мы полагаем, что переход фитофага с одного кормового растения на другое может тормозить, а в сочетании с другими факторами, возможно, и гасить лавинообразное нарастание численности массовых лесных насекомых. Этим можно объяснить природу большей биологической устойчивости смешанных насаждений против дефолиации насекомыми. Исследования показывают, что в естественной среде часто возникают ситуации, когда оптимальная регуляция численности насекомых происходит при возможности реализации эндогенных миграций части популяции на новые территории.

Скорость распространения очагов непарного шелкопряда в период пандемической вспышки варьирует в пределах 19-93 км, дубовой зеленой листовертки- 24-59 км в год. Монашенка мигрирует из первичных очагов (11-12 км в год) вдвое быстрее, чем из вторичных (6-14 км в год). В тех участках, где отмечено первое объедание крон деревьев, популяция не достигает наивысшей плотности. Рост численности насекомых с большей силой происходит в первоначально менее заселенных очагах.

Трижды - в 1983 г. (Криушинский лесхоз), в 1987 и 1989 гг. (Можарский лесхоз), наблюдаемый автором переход *O. dispar* из состояния депрессии в фазу локального нарастания численности на шестой-седьмой год после пика его предыдущего размножения, позволяет предположить для Рязанской области, что у этого вида имеется шести - семилетний латентный период. За этот промежуток он не способен увеличить свой биологический потенциал до величины хозяйственно ощутимого ущерба. В период подготовки, путем естественного отбора,

к очередному эруптивному состоянию любые другие факторы не могут изменить качественную характеристику популяции.

Широкомасштабные или экзогенные миграции не играют значительной роли в распространении вспышек численности дубовой зеленой листовертки, как это следовало из ранее опубликованных теоретических работ (Семевский, 1992; Корзухин, Семевский, 1993). Они носят случайный характер. Их неправомерно ставить в один ряд с закономерными эндогенными миграциями. Это доказывают многочисленные исследования: мозаичное распределение региональных очагов дубовой листовертки на фоне вспышек ей массового размножения по всему ареалу дуба, разнообразие в очагах видового состава насекомых-вредителей, затяжной, пульсирующий характер вспышек, их приуроченность к определенным биотопам, наличие деревьев-инкубаторов с большей степенью дефолиации и численностью фитофагов среди почти совершенно зеленых насаждений, приобретение наследственного стереотипа поведения насекомыми, отсутствие фактов деградации очагов листовертки на территории Российской Федерации за счет ширококомасштабных миграций, как хозяина, так и их специализированных паразитоидов. Искусственно нарушая миграционную активность насекомых можно предотвратить реализацию их массового размножения (Марков, 1993).

Схема миграции С. Холлинга ред.(1981) усовершенствована с учетом уплотняющей миграции (агрегации насекомых в разреженных популяциях), которые составляют первый уровень миграционной активности. Второй уровень миграционной активности - миграции из резерваций и очагов размножения. Интенсивность миграций возрастает не линейно с ростом плотности популяции и не плавно и широко по всему диапазону значений данной величины, как это представлено на примере еловой листовертки-почкоеда. Миграции *наступают* при достижении определенного «порога миграции» (плотности популяции). Высокая плотность популяции для отдельно взятой особи представляет неблагоприятное изменение экологических условий. До достижения такого порога в разреженных популяциях происходят уплотняющие миграции или агрегация насекомых. Другие факторы не играли существенной роли в динамике численности лесных насекомых (Марков, 1999).

Миграционная активность особей является важной составной частью популяционной динамики, а в совокупности с экологической изоляцией и фактором эволюции.

#### **Глава 4. Длительная эмбриональная диапауза моновольтинных • чешуекрылых насекомых**

Проявление состояния покоя у насекомых многообразно по их интенсивности, продолжительности, месту в онтогенезе, сезонной приуроченности, физиологическим, биохимическим, экологическим (плотности популяции) особенностям.

Среди многообразия проявлений физиологического покоя у насекомых (сон, оцепенение, олигопауза, диапауза и другие) до сих пор наименее изучена длительная диапауза (супердиапауза), продолжающаяся более одного календарного года, но ей не уделялось должного внимания (Ушатинская, 1983).

Супердиапауза к настоящему времени известна у многих видов лесных насекомых: рыжего соснового пилильщика (Ильинский, 1955; Воронцов, Каюкина, 1961; Sillivan, Wallace, 1967; Миндер, 1973), обыкновенного пилильщика (Eichorn, 1977), пилильщиковакчей (Аврааменко, 1959; Коломиец, 1967; Литвинчук, 1980), березового пилильщика (Соколов, 1981), лунки серебристой (Данилевский, 1951), златок и черного рогохвоста (Старк, 1955), желудевого долгоносика (Терпугов, 1978), соснового шелкопряда (Ильинская, 1963; Малышев, 1987), античной волнянки (Кинд, 1965), сибирского шелкопряда (Жохов и др., 1961; Рожков, 1965) и у многих других. Судя по обзору этого вопроса (Ушатинская, 1983) в отряде чешуекрылых до недавнего времени не была известна длительная позднеэмбриональная диапауза с почти готовой к выходу из яиц личинки, которую мы установили у шелкопряда-монашенки, непарного шелкопряда и дубовой зеленой листовертки. Полученные новые данные показывают, что у одного и того же вида облигатная диапауза насекомых с моновольтинным типом развития при определенных экологических условиях (при высокой плотности популяции) может трансформироваться в факультативную длительную диапаузу характерную для поливольтинного типа развития. Эта биоэкологическая особенность может рассматриваться одной из форм экологической пластичности вида в экстремальных условиях обитания.

##### **4.1. Длительная эмбриональная диапауза шелкопряда-монашенки**

В разных экологических условиях и в разное время многие исследователи отмечают в очагах шелкопряда-монашенки наряду со свежееотложенными яйцами нового поколения кладки яиц прошлых лет (Шевырев, 1895; Якобсон, 1895; Прозоров, 1949; Егоров, 1961; Leusenthin, 1929 цит. по Knoche, 1929; Tubeuf, 1892; Escherich, 1911, 1912; Rebel, 1921; Zwolfer, 1934;

Gabler, 1952). Такой факт объясняется разными причинами. Большинство считает, что прошлогодние яйца являются неоплодотворенными. Однако при выварке прошлогодних яиц в растворе КОН выявлялись сформировавшиеся эмбрионы гусениц (Марков, 1989). Поэтому не оплодотворение не может быть причиной рассматриваемого феномена. По-прежнему механизм внезапного исчезновения монашенки из опустошаемых ею лесов и образования огромного запаса прошлогодних яиц, несмотря на большой научный и практический интерес, оставался неясным.

Исследованиями в лесу и лабораторными экспериментами установлено, что из прошлогодних яиц отрождаются гусеницы, благополучно завершающие свой полный жизненный цикл развития, и они дают начало новому поколению. Количество диапаузирующих особей зависит от плотности популяции и варьирует от 2,4% в начале вспышки до 98% в конце вспышки размножения. Абиотические факторы не определяли рост диапаузирующих особей.

Полевыми учетами плотности популяции установлено, что без определения структуры зимующего запаса вредителя достоверный прогноз дефолиации установить невозможно. Ожидаемое и фактическое повреждение леса существенно различаются. Поэтому при назначении экологически безопасных истребительных мероприятий необходимо учитывать состояние зимующего запаса яиц (А - вредоносные, жизнеспособные яйца с темно-коричневой окраской хориона; Б - безвредные, нежизнеспособные - неоплодотворенные, высохшие яйца с сильно деформированным хорионом, а также яйца серой и светло-желтой окраски, паразитированные)

Эффект расщепления потомства по длительности диапаузы экспериментально изучали в 1980-1983 гг. В 1981 г. из 695 длительно диапаузирующих яиц исходной генерации вывелось 37,3% гусениц. Выращенные из них имаго дали начало новому поколению. В 1982 г. из 1242 яиц вывелось 13,8% гусениц, из которых выращено третье поколение; в 1983 г. из 347 яиц появилось 22,9% гусениц.

Опыты показали, что особи, развившиеся при низкой плотности популяции затухания (деградации) массового размножения, продолжительное время дают потомство, расщепляющееся по длительности диапаузы. Это влияет на динамику численности насекомых и создаёт ситуацию, когда после сильных засух, способствующих массовым размножениям, увеличение численности не происходит, так как популяция ещё не вышла из состояния многолетней диапаузы. На продолжительность диапаузы влияет также фактор наследственной составляющей

Рост плотности популяции увеличивает долю длительно диапаузирующих яиц (табл. 1)

Таблица 1

Плотность яиц и дефолиация сосны в очагах монашенки при разной доле длительно диапаузирующих особей

Местоположение и тип очага	Годы наблюдений	Плотность популяции (яиц/дерево)	Длительно диапаузирующие яйца, %	Повреждаемость крон
Касимовский лесхоз Первичный	1976	430	Не учитывались	средняя
	1977	1002	2	средняя
	1978	1750	12	сильная
	1979	33	90	единичная
	1980	0,31	2-10	незаметная
	1981	0,10	2-10	незаметная
Солотчинский лесхоз Вторичный	1977	180	Не учитывались	незаметная
	1978	200	3	слабая
	1979	500	20	средняя
	1980	23	90	единичная
	1981	20	1-16	незаметная

Показано, что уменьшение массы яиц связано с их жизнеспособностью, а длительность диапаузы - с типом динамики массы. Из яиц монашенки, масса которых за период зимовки уменьшилось более остальных (26%), весной наблюдается самый низкий выход гусениц (10%), и, наоборот, - при самом малом снижении массы яиц за время зимовки (1,5%) происходит самый высокий выход гусениц (80%). Изменение этих величин по фазам градационного цикла показано в табл. 2.

Таблица 2

Масса яиц и выход гусениц монашенки по фазам массового размножения

Показатели	Фаза массового размножения		
	II	III	IV
	1976	1977 - 1978	1979 - 1980
Масса 100 яиц, мг	70 -92	69 - 58	46 и менее
Выход гусениц, %	80 и более	78 - 40	единично
Плотность популяции, яиц на дерево	До 400	600 - 1000 и более	Менее 200

Различия между принятыми градациями массы яиц существенны на 5%-ном уровне значимости ( $T_{\text{факт}} = 3,46 > T_{\text{теор}} = 1,96$ ). Корреляция между массой 100 яиц и их жизнеспособностью высокая  $-r = 0,84 \pm 0,028$ . Корреляционная связь существенна на 1%-ном уровне значимости ( $T_{\text{факт}} = 30 > T_{\text{теор}} = 2,58$ ).

Отличие между нормально и длительно диапаузирующими особями проявляется и в этологии отродившихся гусениц. Развившиеся из длительно диапаузирующих яиц гусеницы не образуют «зеркальца». Они активно приступают к поиску пищи сразу после вылупления из грены. По нашему мнению, обнаружение в старых, деградирующих очагах вялых, малоподвижных гусениц не связано с вирусной инфекцией. Снижение двигательной активности особей в перенаселенных биотопах происходит за счет перестройки физиологических процессов у значительной части популяции и вызывает трансформацию моновольтинного на полициклический тип развития.

Показано, что расщепление популяции на фракции с разной длительностью диапаузы, в том числе и многолетнюю, наблюдается в ряде поколений, которое проявляется и через 2-3 года после окончания действия лимитирующего фактора (плотности популяции). В ходе микроэволюции происходит формирование генотипа на физиологическое состояние, качественное разнообразие популяции формируется в результате естественного отбора. При этом действие модифицирующих и регулирующих факторов динамики численности опосредуется ее структурой и она становится фактором популяционной динамики.

#### **4.2. Длительная эмбриональная диапауза непарного шелкопряда**

Непарный шелкопряд в пределах своего ареала дает одно поколение в год, а яйца остаются зимовать на стадии готовой к выходу личинки (Шевырбв, 1893; Кулагин, 1898; Старк, 1931; Schedl, 1936; Кожанчиков, 1940, 1950 а, б). Редко в природе и в лаборатории наблюдались случаи выведения гусениц шелкопряда без диапаузы в тот же сезон без действия на них отрицательных температур (Кеппен, 1883; Femald, 1898; Кожанчиков, 1940. 1950 а, б; Зацевич, 1956; Бенкевич, 1959; Schwenke, 1978). Особенно надо выделить лабораторные эксперименты по выведению бездиапаузной линии *O. dispar* (Knor et al., 1982) и получение двух (Марков, 1997), четырех генераций в год (Дубко и др., 1991). Они свидетельствуют о неустойчивом, изменчивом состоянии диапаузы у данного вида.

Максимальный срок жизни эмбрионов непарного шелкопряда равен  $\approx 14$  месяцам и двухлетней диапаузы его яиц никогда не наблюдается (Кожанчиков, 1950 б). Однако в очагах



непарного шелкопряда, так же как и у шелкопряда-монашенки, наряду со свежееотложенными яйцами нового поколения встречаются внешне жизнеспособные кладки яиц прошлых лет (Шевырёв, 1895; Якобсон, 1895; Ильинский и др., 1965 и другие). В этих случаях весь прошлогодний запас яиц обычно считают неоплодотворенным.

В лесах Рязанской области в затухающих очагах непарного шелкопряда многократно встречали множество прошлогодних внешне жизнеспособных яиц (Марков, 1988, 1998, 1999). Мы установили способом выварки в щелочах постоянное наличие в прошлогодних кладках сформировавшихся эмбрионов личинок. Поэтому не оплодотворение здесь места не имеет и не может быть причиной рассматриваемого явления.

Из внешне жизнеспособных яиц, оставшихся в насаждении сверх обычных сроков, в зависимости от заселенности насаждений (плотности популяции) при инкубации отродилось разное количество гусениц. После двукратной зимовки при плотности популяции 0,6-0,23 кладки на дерево в березняках отрождалось 2,73% гусениц, а при плотности популяции 2-3 кладки на дерево - 36,5 - 89,8%. У депонированной части популяции онтогенез благополучно завершается и она образует новое поколение.

Явление длительной эмбриональной диапаузы непарного шелкопряда требует глубокого и всестороннего изучения, так как оно неоднозначно проявляется (реализуется) в разных лесорастительных формациях. В березняках при индуцировании супердиапаузы яиц происходит деградация очагов при плотности популяции 2-3 кладки на дерево и вредитель впадает в глубокую депрессию на длительный период. В байрачных дубравах также обнаруживается супердиапауза грены, но при плотности популяции 3-6 кладок яиц на дерево не происходит деградации массового её размножения. Наблюдается дальнейшее её увеличение до 7-10 и более кладок на дерево. И только достигнув, такой плотности очаг деградирует, через индуцирование длительной эмбриональной диапаузы и дефолиация крон деревьев в среднем не превышала 40%. В отдельных микростациях (1-2 га) деревья были объедены до 90-95%.

Длительная диапауза изменяет жизненный цикл насекомых, динамику их численности. Его можно интегрировать в теоретическую схему г/К-отбора, имея при этом в виду то, что в течение градационного цикла наблюдается дихотомия их жизненных циклов. Доминирующая г-стратегия на продромальной и эруптивной фазах градационного цикла трансформируется на фазах деградации и депрессии в К-стратегию отбора с присущей ему отсрочкой размножения, направлением ресурсов в основном на выживание, а не на размножение. Исходя из полифакторальной теории численности, которой придерживается автор, следует принять, как более

адекватную результатам проведения исследований, концепцию континуума г/К-отбора. Она соединяет эти две противоположные стратегии.

Диагностировать состояние длительной диапаузы популяции непарного шелкопряда предложено по массе яиц и интенсивности отрождения гусениц. Растянутое отрождение личинок - признак индуцирования супердиапаузы, которую можно ожидать при массе 100 штук яиц равной 65 грамм. Эта величина близка или совпадает с данными других авторов (Марков, 1997, 2003 г). Минимальная масса 100 штук дважды зимовавших яиц, из которых происходит отрождение гусениц - 37 грамм ( $n > 20$  тыс. яиц). Осеннее выведение гусениц - признак эруптивного и продромального состояния популяции непарного шелкопряда, а многомесячная осенне-зимняя их реактивация свойственна переходному состоянию от эруптивной фазы к деградации, когда популяция теряет вредоносность за счет расщепления её на фракции с разной продолжительностью диапаузы.

Действие перенаселенности сказывается на родительском поколении в фазе гусеницы и куколки через их гибель от энтомофагов (болезней) и миграций. Последующие поколения реагируют на это изменением жизненного цикла у части популяции и расщеплением её на фракции с разной длительностью диапаузы, в том числе и многолетнюю.

За период зимовки у популяции с низкой плотностью масса яиц снижается в 3-4 раза меньше (5-10%), чем в перенаселенных биотопах (15-41%). При значительном снижении массы яиц весной из таких партий выводится меньше гусениц и в лесу остается арсенал неактивировавшейся гены. Длительная диапауза связана с типом динамики массы яиц в период зимовки.

#### 4.3. Длительная эмбриональная диапауза дубовой зеленой листовертки.

Как и у двух предыдущих видов отмечается внезапная массовая гибель яиц дубовой зеленой листовертки, особенно после нескольких лет вспышки её размножения (Кулагин, 1934; Schutte, 1957, Данилевский, Бей-Биенко, 1958; Тропин, 1958; Положенцев, Коровин, 1957; Бельговский, 1959; Ильинский, 1961; Егоров и др., 1961; Воронцов, 1963; Ефремова и Ижевский, 1968; и др.). Большинство исследователей причиной массовой гибели яиц дубовой листовертки считали сильные зимние морозы.

Наши исследования и анализ ранее опубликованных данных не подтверждают это широко распространенное мнение и не подтверждают роль других традиционных факторов в гибели яиц и в динамике её численности (Марков, 1992, 2000).

При лесопатологических обследованиях очагов листовёртки в конце мая, когда из отложенных в прошлом году яиц гусеницы уже вывелись, а новое поколение ещё не развилось, мы многократно обнаруживали большое количество жизнеспособных кладок яиц (Марков,1992). У таких кладок щиток имеет одно отверстие или без отверстий. При надавливании сохранившиеся яйца издадут характерный треск. Из них вытекает их содержимое. Длительные наблюдения за яйцами, из которых гусеницы не вывелись, весной следующего после яйцекладки года, показали, что часть из них имеет живой эмбрион в течение всего лета и осени. Отличить старые кладки от кладок нового поколения в конце июля можно по цвету щитка, наличию или отсутствию отверстий на нем и вытекаемой при раздавливании грены жидкости. У однодневных яиц нового поколения щиток имеет более светлую окраску (серую) и гемолимфу цвета мутной воды. У прошлогодних яиц кладки (щиток) цвета дубовой коры, а их содержимое коричневой консистенции. Из них можно извлечь сформировавшуюся личинку. В более поздние сроки (июль-август) прошлогодние кладки отличаются от кладок нового поколения по наличию отверстий на щитках, из которых вывелись одна или обе гусеницы. Если на щитке кладки имеется одно отверстие, то кладка является прошлогодней и второе яйцо находится в длительной диапаузе или «высохло». Если щиток целый, то в нем могут быть обычно два (редко - три) здоровых или «высохших» яйца. Кладки яиц, на щитках которых два-три отверстия, не считаются вредоносными, так как из них гусеницы вывелись.

Прямыми наблюдениями в лесу за прошлогодними яйцами после повторной зимовки установлено их отрождение от 12,5% до 19,7%. Изложены другие экспериментальные и теоретические доказательства явления длительной факультативной эмбриональной диапаузы дубовой зеленой листовёртки и её роли в динамике численности вида.

Предполагается, что изменение продолжительности диапаузы, в том числе индуцированные многолетней диапаузы, может быть одним из механизмов эколого-генетического контроля затухания вспышек массового размножения насекомых.

Известны математические модели одногодичной диапаузы насекомых (Семевский,1967; Осипов,1981). Многолетнюю факультативную эмбриональную диапаузу мы предложили учитывать в уравнениях динамики численности и в прогнозах дифференцированно: со знаком плюс, - выжившую часть насекомых и со знаком минус - долю погибших особей во время длительной диапаузы.

## Глава 5. Некоторые проблемы теории динамики численности насекомых и её развитие

Динамика численности популяций продолжает оставаться главной и наиболее сложной проблемой в экологии (Максимов, 1984). Несмотря на многочисленные исследования закономерности регуляции численности животных до настоящего времени далеко не раскрыты (Воронцов, 1963; Мандэй, 1965; Варли и др., 1978; Франц, Криг, 1984; Семевский, 1979, 1993, 1998). Слабо изучена физиологическая разнокачественность особей в популяциях эруптивных видов, что вносит существенные изменения в динамику их численности и осложняет проведение истребительных мероприятий (Коломиец, 1973; Исаев и др., 1984).

Установление особенностей сезонного, жизненного и градационного циклов - одно из важнейших направлений исследований региональной специфики биоэкологии массовых лесных насекомых и необходимое условие для проведения обоснованных мер по регулированию и/или подавлению их численности, включая использование полезных видов. Несмотря на десятилетия исследований, механизм сезонного развития, его анатомия и конкретная физиология остаются загадочными (Заславский, 1996).

Диapaуза, как составляющий фактор динамики численности популяций, особенно продолжающаяся более одного календарного года, изучена мало. Данная тема за единичными исключениями (Dingle, 1976; Шаров, 1984; Семевский, 1967- доп. М.В.) исследованиями не затронута (Заславский, 1984).

Изучению процессов миграций насекомых, являющейся одной из центральных задач популяционной экологии, уделяется недостаточное внимание (Викторов, 1973). Во многих случаях механизм миграции насекомых совершенно не изучен и представляет интереснейшую тему для будущих исследователей (Воронцов, 1968; Шилов, 2001). Исключения составляют работы Ф.Н. Семевского (1992, 1993). Ещё чрезвычайно мало известно о том, как часто происходит конкуренция в природе и как велика её роль в естественных сообществах (Бигон и др., 1989). Несмотря на огромное число работ по динамике численности животных, в конце 20 века признается, «Мы всё ещё не знаем, как регулируется численность насекомых» (Семевский, 1997).

Кризис в практике защиты растений между мощью современных пестицидов и недостаточным научно-теоретическим обоснованием их безопасного применения не позволяет преодолеть и концепция «популяция - единица регулирования численности насекомых», которая постулирует, что борьбу с вредными насекомыми следует вести в целом с популяцией на

больших площадях, оправдывая тем самым массивированный химический прессинг, нарушающий трофические связи и причиняющий колоссальный ущерб среде обитания живых организмов.

Синтетическая теория динамики численности (Викторов, 1965, 1967, 1973, 1976) устраняет многие спорные и ошибочные представления факториальных теорий. Но и этой теории присущи некоторые недостатки, проявившиеся на фоне полученных новых данных, основные из которых заключаются в следующем:

1) Двухвершинная градиционная кривая означает по существу отсутствие эффективных регулирующих механизмов в прототипе, что подтверждают повторные вспышки массового размножения вредителей, принимающие часто хронический, пульсирующий характер, а также неудовлетворительные результаты химических обработок лесов. С позиций синтетической теории, постулирующей определенную фазовую последовательность реализации градиционного цикла, нет удовлетворительного объяснения повторяющимся через 1-2-3 года вспышкам размножения насекомых. Причем период временной остановки развития популяции (её части), в результате индуцирования длительной факультативной эмбриональной диапаузы, принимался за мнимое, так называемое, «затухание» вспышки.

2) Часто «плодовитость» упрощенно трактовалась исключительно как количественный показатель: «количество яйцепродукции продуцируемой самкой» (Семевский, 1969), «с высокой и прямолинейной корреляционной зависимостью между массой куколок или коконов и плодовитостью, развивающихся из них насекомых» (Ильинский и др., 1965). В аналогичном значении используется иногда термин «рождаемость» (Свирижев, Логофет, 1978). Исходя из этого, строились гипотезы и математические модели (Семевский, 1971, 1979). Эти работы вносят значительный вклад в решение проблемы связи плодовитости и выживаемости (защищенности). Но их недостатком является абстрактность, что ограничивает их применение в производственной сфере. Наши исследования связи и характера изменений количества яиц и их массы в межвспышечные годы, конкретизируют проблему, намечают новый подход к её пониманию и решению. Количество яиц может оставаться неизменным, но при этом их масса изменяется.

Плодовитость - это динамичный двухуровневый процесс (а, возможно, и более сложный) жизнеобеспечения популяций (Марков, 2004 г.).

3) Некоторые считают, что успешное развитие популяций насекомых достигается путем максимизации плодовитости, коэффициента размножения. Однако наибольшее число потомков редко достигается путем максимизации плодовитости (индивидуального коэффициента

размножения) в ущерб выживанию. Напротив, многие виды, достигшие успеха, имеют очень низкую плодовитость, как, например *Homo sapiens* (Солбриг О., Солбриг Д., 1982). В опытах с мучными хрущачами вид с большей плодовитостью (*Tnbolium costaneum*), зараженный внутренними паразитами, т.е. обладающий меньшей защищенностью, вытеснялся при совместном содержании менее плодовитым и не зараженным — *Tnbolium confusum* (цит. по Варли и др., 1978). Следуя этой точке зрения можно ожидать, что на Земле могли существовать только сверхразвившиеся микроорганизмы, однако, на земле произрастают растения, животные и другие виды (Фальсом, 1980).

Коэффициент размножения в периоды расщепления популяции насекомых на фракции с разной длительностью диапаузы, в том числе и многолетнюю, не является достаточно надежным показателем. Он искажает информацию. В этом случае количество яиц в лесу остается почти на уровне прошлого года. Поэтому ожидается аналогичная прошлогодней угроза объедания насаждений. Фактически из большинства яиц гусеницы не выводятся. Несмотря на огромный запас в лесу вредителя он не приносит хозяйственного ущерба насаждению.

Синтетическая теория предполагает некую автоматически регулируемую монолитность популяции. Проверив на полевом материале модель автокорреляционной функции, отражающей в известной мере концепцию саморегуляции популяции, была показана ее неприменимость для долгосрочного прогнозирования и установлена дискретность популяционной структуры.

4) Синтетическая теория испытывает трудности в связи с проблемой экологических ниш. Гипотеза о конкуренции как предельном регуляторном механизме популяционной динамики насекомых в естественных биотопах часто не находит подтверждения. На многих примерах доказана возможность существования нескольких видов в одной нише (Park, 1946; Stombie, 1948, цит. по Варли и др., 1978; Ayala, 1969; Викторов, 1970). Избежание конкуренции признано правилом, а не исключением (Корзухин, Семевский, 1992), об этом свидетельствуют и другие многочисленные факты не конкурентных отношений (Солт, 1964; Мазер, 1964; Де Бах, 1965; Бигон и др., 1989).

Современная концепция сохранения биоразнообразия, увеличения толерантности животных на урбанизированных территориях (Вахрушев, Раутиан, 1993) и аспекты биосоциальности у общественных насекомых, с надсемейным уровнем регуляции плотности популяции (Захаров, 1997) существенно сужают сферу действия традиционных конкурентных отношений. Считается, что роль конкуренции как саморегулирующей системы механизма преувеличена (Заварзин, 1999).

5) Как правило, причину смертности невозможно точно установить. Не всегда можно с уверенностью сказать - произошло истинное заражение насекомом или активирована скрытая инфекция. Ко многим публикациям, в которых указывается важная роль паразитических насекомых в подавлении численности фитофагов, без указания пола выведшихся особей паразита, следует относиться критически, так как полноценными хозяевами могут служить лишь виды, на которых развиваются оба пата паразита (Кочетова, 1968). Эти и другие факты свидетельствуют о преувеличенной роли в динамике численности фитофагов их гибели от паразитов, хищников и болезней. Именно такое представление является краеугольным камнем, на котором построена синтетическая теория. Эпизоотии и хищники не формируют многолетнюю динамику численности популяций, а лишь отражают её, являясь следствием уже произошедшего циклического изменения в условиях существования вида (Уиттекер, 1980; Максимов, 1982; Марков, 1992 и многие др.). Согласно закону экологической пирамиды продукция консументов высших порядков примерно на порядок ниже определяющей её продукции предыдущего уровня консументов, и поэтому паразиты, и хищники не способны регулировать численность фитофагов.

6) В прототипе не выявлено буферной системы регуляции динамики численности насекомых, которая осуществляется согласно этой теории исключительно экзогенными факторами. Однако основой эволюции является избирательная элиминация, действующая на наследуемые признаки, которая определяется, как правило, не хищниками или другими внешними факторами (причинами), а свойствами самих таксонов, формами их организации и жизнедеятельности. Из чего следует, что уничтожение принимает закономерный характер движущего механизма эволюции только через посредство внутренних сил, действующих внутри данной популяции (Шмальгаузен, 1968), к которым с полным правом можно отнести гомеостатические механизмы, остающиеся мало изученными у беспозвоночных (Харда, 1986) и тесно с ним связанное понятие «буферности», «буферной зоны». Гомеостаз популяций общественных насекомых, в частности, муравьев, предложено определять по коэффициенту релаксации (Марков, 1998).

### **5.1. Основные положения концепции, развивающие синтетическую теорию динамики численности массовых лесных насекомых**

Фактический материал исследований развивает и/или подкрепляет теоретическое обобщение закономерностей динамики численности массовых лесных насекомых, данное в классификации А.И.Ильинского и др (1965), А.С.Исаева с соавт.(1984). В своем развитии они про-

ходят 5 (по А.С.Исаеву с соавт.1984), и 4 (по А.И. Ильинскому и др. 1965), качественно различных этапов или фаз: нарастания численности, максимума, разреживания, депрессии (кризиса) и восстановления стабильной численности. Фазы нарастания и максимума численности существуют в обеих классификациях и подтверждаются нашими данными. Сущность работ автора, развивающих теоретические обобщения закономерностей динамики численности насекомых, заключается в следующем.

В фазе «разреживания» (классификация А.С. Исаева с соавт.1984, которая по большинству характерных параметров соответствует фазе «кризиса» в классификации А.И. Ильинского и др 1965), при резком снижении коэффициента размножения плотность популяции меняется незначительно. Биологическим механизмом обеспечивающим такой эффект и специфику динамики численности насекомых является многолетняя факультативная эмбриональная диапауза и / или миграции. Более полно отражает происходящие в таких ситуациях процессы предложенное автором название фазы «деградация». Фаза «депрессия» имеет место в том случае, когда популяция не вышла из состояния многолетней диапаузы или не преодолел пост миграционный синдром (нарушение в соотношении полов, высокая смертность от различных факторов) Установление латентного периода, в течение которого популяция не способна увеличить до хозяйственно значимого уровня и восстановления в этот период кондиции популяционных показателей, свидетельствует о реальности в развитии градационного цикла массовых видов лесных чешуекрылых насекомых фазы «восстановления стабильной численности» (по классификации А.С. Исаева с соавт.1984).

Принципиальная схема и последовательность действия эндогенных механизмов, регулирующих плотность популяций фитофагов, предложенная автором, показана на рис.3. Для сравнения здесь приведены основные механизмы регуляции численности насекомых *по* прототипу (Викторов, 1976). На принципиальной схеме показаны механизмы, контролирующие как восходящую, так и нисходящую ветвь градационной кривой, которые определяют затухание и ход реализации массового размножения фитофагов и/или постэруптивные колебания численности. В изменчивых и непредсказуемых условиях среды эндогенные механизмы придают устойчивость и динамическую прочность системам разного уровня. В то же время, действие внешних факторов может их модифицировать в том или ином направлении. Постэруптивная флюктуация численности насекомых есть результат компенсационных колебаний популяционной динамики после понижения плотности, которая является правилом. Причем меж-и постэруптивные колебания происходят при более высокой заселенности, по сравнению с исходной плотностью популяции в латентный период. Они наблюдаются в зонах действия



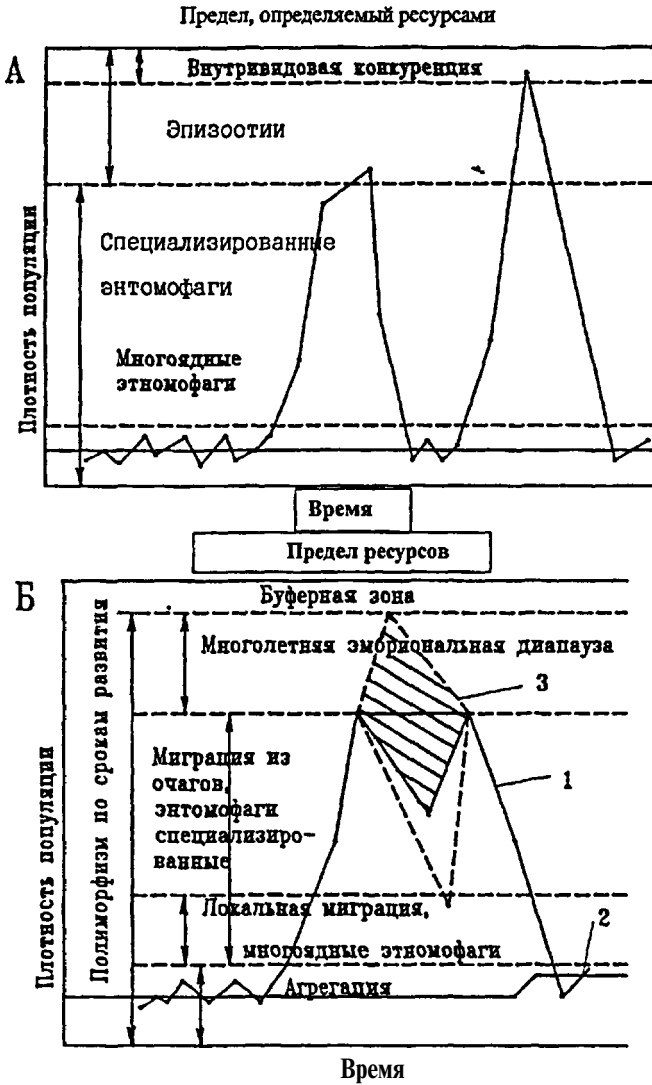


Рис. 3. Основные механизмы регуляции численности насекомых по Г.А. Викторову (А) и принципиальная схема их регуляции, предложенная В.А. Марковым (Б): 1-колебания численности насекомых; 2 - постэруптивная флюктуация их численности; 3- заштрихована зона численности, снимаемая регуляторными механизмами.

миграционных механизмов и длительной диапаузы. В сопредельных пространствах этих зон отмечается интерференция действия указанных популяционных механизмов, им свойственна определенная интронзональность. Флюктуации могут увеличивать амплитуду колебаний до апогея (эруптивного состояния) или переводить популяцию из неустойчивого продромального состояния в латентное. При повторном пике размножения популяции не требуется проходить агрегационный период. Через механизм эндогенных миграций реализуется экспансия и эруптивное состояние популяции, равно, как и снижение её плотности. Основными механизмами регуляции динамики численности насекомых согласно предложенной модели (рис.3) являются:

1) Локальная агрегация при низкой плотности насекомых. Когда они концентрируются в резервациях. При достижении определенной плотности локальные агрегации фитофагов время от времени меняют свое местоположение в насаждении, находясь как бы в «плавающем» состоянии

2) Гетерогенность популяций по срокам развития и их полиморфизм действуют, в той или иной мере, как по восходящей, так и нисходящей ветви градационной кривой. В локальных очагах при общем низком уровне численности она ведет к диссипативному состоянию популяции и незначительному повреждению насаждений, несмотря на сравнительно высокую их заселенность, а на стадии имаго индуцирует протандрию. При увеличении заселенности через этот механизм популяция трансформируется в более однородное (гомогенное) сообщество, в котором гусеницы выводятся дружно, одной волной, что ведет к нарастанию плотности популяции. Численность популяции в дальнейшем увеличивается за счет расширения занимаемого пространства. Популяционная неоднородность реализуется также через плодовитость, жизнеспособность, защищенность и этологические реакции (поведение). Численность рассматривается как функция плотности насекомых наряду с другими экзогенными факторами, а плодовитость выполняет функцию защищенности. Адаптация на промежуточных фазах жизненного цикла возникает через действие эффекта плотности, а в процессе эволюции она реализуется в результате успеха размножения.

Гетерогенность популяции по срокам развития при определенных условиях трансформируется в диапаузу разной продолжительности или в миграцию, у особой обладающих наименьшей локомоторной активностью. Совокупность этих процессов названа автором принципом лабильного (неустойчивого, изменчивого) развития моновольтинных чешуекрылых насекомых, который позволяет усовершенствовать традиционную систему «точечного» (на пробных площадях) лесопатологического надзора, повысить точность прогноза состояния популя-

ций и эффективность регулирования их численности за счет использования динамических порогов ускользания от факторов смертности.

Этологические реакции через ряд лет замедленной положительной связи и адаптивным контролем, приводят к изменению численности популяций. Морфометрический и аллометрический полиморфизм определяют специфику пространственной структуры популяций и динамику их численности.

В течение градационного цикла развития насекомых наблюдается варьирование индивидуального развития лесных фитофагов, его продолжительность, изменяются важнейшие популяционные показатели или наблюдается их генерационная, градационная гетерогенность (неоднородность). Максимальные сроки развития всех стадий онтогенеза отмечаются в фазе кризиса (деградации) массового размножения. Минимальные сроки индивидуального развития характерны для начального периода градационного цикла - фазы нарастания численности или продромальной фазы.

Даже на ограниченной части ареала, например, непарного шелкопряда можно встретить внутри популяционные группы насекомых, находящиеся на разных фазах градационного цикла (Чугунин, 1949; Марков, 1998, 2001).

Не завершив полный цикл градационного развития, не пройдя исторически обусловленные этапы филогенеза, популяция не способна сформировать очередную вспышку массового размножения.

Дихотомия двух жизненных стратегий г и К-отбора, в свете новых данных, рассматриваются на ограниченных отрезках тех или иных фаз градационного цикла как временная тактика популяции, которая за весь цикл развития объединяет эти два противоположных направления отбора в стратегический континуум г/К-отбора на пути её эволюционного развития. Он представляет собой важный механизм гомеостаза биологических систем. Учитывая то обстоятельство, что К-стратегия означает «емкость» (несущую способность) окружающей среды становится естественным и закономерным выдвигаемый постулат о буферной зоне, как неотъемлемой составляющей функционирования экосистемы.

3) Эндогенные миграции. Из локальных очагов размножения насекомые мигрируют на небольшие расстояния внутри и между стадиями задолго до их голодания без заметной гибели от паразитов и хищников. Из очагов с реализованным массовым размножением миграции происходят при сильной дефолиации крон деревьев и сопровождаются массовой смертностью фитофагов в центре размножения от паразитов и хищников, случайное действие которых нарушает динамическую стабильность биоценоза. Оказанное на родительское поколение давле -

ние собственной популяции или энтомофагов, потомство той же генерации или последующей «снимает», индуцируя миграцию или расщепление его на фракции с разной длительностью диапаузы, в том числе и многолетнюю. Эндогенные миграции глубинные и неоднозначные сущностные процессы регуляции популяционной динамики в отличие от поверхностного хорошо видимого явления гибели консументов от энтомофагов, поддерживают высокий уровень их стабильного динамического развития. В естественной среде оптимальная (эффективная) регуляция численности насекомых происходит при возможности реализации эндогенных миграций частью популяции на новые территории. Экзогенные или широкомасштабные миграции сродни действию случайных явлений (факторов), которые неправомерно ставить в один ряд с закономерными процессами динамики численности насекомых

4) Многолетняя факультативная эмбриональная диапауза. Затухание очагов носит внезапный характер за счет индуцирования длительной диапаузы. При этом происходит трансформация моноциклического типа развития на полициклический из-за доминирования в популяции особей развивающихся по многолетнему циклу. В результате плотность популяции и численность вредителя в насаждениях изменяется незначительно, но сильно изменяется структура популяции, в которой возрастает доля прошлогодних яиц, что ведет к деградации вспышки в одних случаях, и к быстрому восстановлению численности и образованию хронических, пульсирующих очагов из оставшегося запаса яиц, в других. Многолетняя эмбриональная диапауза играет роль, как стабилизирующего фактора, так и регулирующего и представляет собой одну из буферных систем регуляции динамики численности насекомых. Она «снимает» плотность популяции в одних случаях и компенсирует её потери, когда среда становится прогрессирующе неблагоприятной - в других. Явление длительной факультативной диапаузы означает, что перекрытие поколений у массовых видов лесных чешуекрылых становится правилом, и число потомков, производимых за время жизни родительской особи или «коэффициент размножения» служит недостаточно адекватной характеристикой развития популяции.

Предполагается, что изменение сроков диапаузы, в том числе индуцирование многолетней диапаузы, может быть одним из механизмов экологического и генетического контроля затухания вспышек массового размножения насекомых. Популяционная динамика определяется экологическими и генетическими факторами.

5) Поскольку популяция насекомых обладает большей устойчивостью чем среда, в которой она обитает, то между пределом ресурсов биоценоза и составляющим её элементом - популяцией насекомых, в силу гомеостаза и действия, специфических для каждого уровня

биологической организации закономерностей, имеет место буферная зона. В этой зоне система приближается к буффиркационному состоянию и сталкивается с дилеммой: выжить или погибнуть. В буферной зоне происходит буффиркационное преобразование (раздвоение или метаморфоз при изменении параметров популяции) в отличие от всей совокупности точек на восходящей и нисходящей ветвях градационной кривой, в которых имеет место их адаптационное изменение. Полиморфизм и гетерогенность генерационного развития, пронизывая все фазы градационного цикла, представляют собой буферные механизмы регулирования размножения массовых лесных насекомых, которые сохраняют динамическое постоянство, как внутренней среды популяции, так и внешней, считая высокую плотность популяции внешним неблагоприятным условием для развития отдельных особей, иначе говоря, сохраняют гомеостаз особи, популяции и сообщества. Буферные механизмы («медленный» и «быстрый» тип развития, ступенчатое снижение количества яиц и их массы, предотвращение неблагоприятных изменений среды за счет длительной диапаузы, экзогенных миграций и т.д.) действуют как на клеточном, так и на уровне особи, популяции и биоценоза. Такую интерпретацию можно рассматривать как пример конвергенции двух возможных путей поддержания гомеостаза: субоптимальной тактики одной системы способной действовать в широком диапазоне условий среды и создание специфических механизмов поддерживающих условия среды на относительно постоянном уровне, в которой действует оптимальная система.

Гомеостатические реакции, которые ещё недостаточно изучены у насекомых, могут частично «снимать» или нивелировать действие, обычно приписываемое конкурентным отношениям. Накопилось достаточно полевых и экспериментальных материалов, в которых принцип Гаузе неприменим. Его можно толковать как упрощенный эвристический подход, а не как закон природы. Среди насекомых нет примеров, на которых можно показать экологические различия видов, обусловленные конкуренцией, и что степень их различия предсказуема.

Механизмы гомеостаза популяций и сообществ через их буферность и сигнальные стимулы (информационные биологические поля) позволяют регулировать численность и темпы размножения популяций в соответствии с наличием ресурсов и обеспеченности ими, предотвращая неблагоприятные изменения внешней среды.

## **Глава 6 . Усовершенствование стратегии и технологических решений по выявлению и подавлению массовых лесных насекомых**

Развиваемые автором идеи о неоднородности (индивидуальной, популяционной) или генерационной и градационной гетерогенности, о градационном цикле развития массовых лес

ных насекомых как закономерном процессе прохождения природными системами последовательно сменяющихся фаз развития, о дискретности популяции, являются обоснованием альтернативной (концепции «популяция - единица регулирования численности») стратегии управления численностью фитофагов. Подавление численности вредных лесных насекомых целесообразно вести с внутри популяционными формами (морфами), на небольших площадях отдельно взятых биотопов. Разработано природосберегающее технологическое решение (Марков, 1991) позволяющее реализовать стратегию «точечного», «интегрированного» подавления численности насекомых. Проведена серия работ по использованию рыжих лесных муравьев в биологической защите леса от вредных насекомых и экологическом мониторинге лесных экосистем (Марков, 1987, 1991, 1998).

Сознавая, что эмпирические ограничения могут сделать формально безукоризненную теорию бесполезной, которая может представлять чисто академический интерес, понимая по роду деятельности важность их прикладного значения, мы пытались довести её положения до практически приемлемых технологических решений. Их использование позволяет своевременно выявлять и регулировать численность массовых лесных насекомых, значительно повысить эффективность лесохозяйственного производства, экологическую безопасность регионов и страны, надежность лесного карантина, снизить объёмы экологически опасной бессистемной неоправданно частой борьбы с растительноядными насекомыми:

1) На основе поведенческой особенности самок шелкопряда-монашенки скапливаются в местах экспонирования аттрактантных ловушек с диспарлюром, предназначенного для отлова самцов, предложен биологический метод определения заселенности насаждений шелкопрядом-монашенкой по количеству обнаруженных самок в зоне их агрегации в радиусе 100 м вокруг ловушек с диспарлюром.

2) Выявленное у шелкопряда-монашенки явление длительной эмбриональной диапаузы позволило разработать метод определения её состояния по массе яиц. Учет способности яиц к реактивации проводят весной путем предварительного визуального выделения жизнеспособных яиц и последующего их анализа по массе. При этом процент реактивации яиц массой 70-92 мг определяют по формуле:  $Y = 0,99 X + 8,97$ , процент реактивации в партии массой 47-57 мг вычисляют по формуле:

$Y = 3,37X - 153,51$ , где  $X$ -масса 100 яиц в мг, а  $Y$  - процент реактивирующих яиц. Процент реактивации партии яиц массой 58-69 мг определяют по количеству отродившихся гусениц, подвергая яйца инкубации, а в партии массой менее 46 мг яйца практически не жизнеспособны (реактивирует 0 -2,1%)

3) Найдено практическое решение использованию полового аттрактанта диспарлюра для борьбы с непарным шелкопрядом. Для этого на защищаемой площади клеевые ловушки с диспарлюром размещают группами из 6-7 ловушек с концентрацией диспарлюра 50 мг в резервациях непарного шелкопряда в продромальной фазе градационного цикла в течение не менее 3-х лет на площадках до 0,1 га, располагая площадки на расстоянии до 300 м одна от другой. Подавление его численности достигается за счет того, что в зонах биофизического эффекта площадок стимулируют агрегацию самок, нарушают миграционную активность насекомых, с помощью которой в обычных условиях фитофаги избегают массовой гибели от энтомофагов путем выселения (миграций) из перенаселенных в менее заселенные насаждения. Это приводит к массовому, синхронизированному с циклом развития жертвы, размножению паразитов и хищников, которые подавляют скопившихся вокруг ловушек непарного шелкопряда, предотвращая реализацию его эруптивного размножения и объедание насаждений.

4) Разработано технологическое решение по определению продромальной фазы градационного цикла непарного шелкопряда - размещение аттрактантных ловушек в поднадзорной территории в межвспышечный период, учет отловленных насекомых и последующее определение роста численности вредителя по изменению количества отлавливаемых особей. Способ отличается от известных тем, что аттрактантные ловушки размещают, чтобы зоны их действия перекрывали выявленные места обитания непарного шелкопряда, а о наступлении продромальной фазы в развитии популяции судят по снижению количества отлавливаемых насекомых не менее чем на 50% в сравнении с предыдущим годом. Сущность изобретения основана на впервые установленном для продромальной фазы градационного цикла развития непарного шелкопряда, процесс трансформации положительной связи количества отлавливаемых ловушками насекомых с плотностью популяции шелкопряда нарушается, а численность вредителя в насаждении увеличивается. Этот уровень заселенности соответствует продромальной фазе градационного цикла и в теории катастроф, именуется проблемой бифуркаций.

Для понимания микроэволюционного процесса и регулирования численности насекомых в природных условиях недостаточно краткосрочных исследований и данных, получаемых при изучении лабораторных популяций и/или построения математических моделей. Модели должны быть доведены до практически приемлемых результатов и/или построения на их основе поисковых гипотез.

Исследования автора дают фактический материал для совершенствования концептуальной основы изучения динамики популяций массовых видов лесных насекомых и совершенствования стратегии подавления (ограничения) их численности в лесных экосистемах.

## Выводы

1. Продолжительность генерационного и градационного развития массовых лесных насекомых связана с фазами их развития и с плотностью популяции. Минимальные сроки развития наблюдаются в период подъема численности, максимальные - при деградации массового размножения.

2. Неодновременное, «растянутое» развитие особей в популяции можно рассматривать как адаптивные миграции во времени. Часть популяции, задержавшаяся в развитии, избегает гибели в стрессовый период при сильной дефолиации от бескормицы, химического прессинга при обработке очагов, что влияет на эффективность применения пестицидов, избегает гибели от паразитов и хищников и преодолевает фенологическую асинхронность кормовой породы.

3. Гетерогенность популяции по срокам развития при определенных условиях трансформируется в экзогенные миграции, а у особей обладающих наименьшей локомоторной активностью, в диапаузу разной продолжительности. Совокупность этих процессов составляет принцип лабильного развития моновольтинных чешуекрылых насекомых.

4. Гетерогенность популяций включает дихотомию жизненных «стратегий» г и К - отбора на ограниченных отрезках тех или иных фаз градационного цикла, а за весь цикл развития она преобразуется в стратегический континуум г/К - отбора. Гетерогенная структура массовых лесных насекомых связана с изменчивостью сезонных и жизненных циклов их онтогенезов - с «быстрым» и «медленным» (растянутым) развитием, явлением факультативной эмбриональной диапаузы разной продолжительности. При гетерогенной структуре популяции происходит как бы распределение общего ресурса, потребность в кормовых ресурсах, условно депонируется, трофические потребности у части популяции бывают отложены. Это позволяет избежать или снять остроту конкурентных отношений. Исследования показывают условность деления массовых лесных насекомых на фенологические группы.

5. Вспышки массового размножения лесных насекомых в локальных биотопах протекают в соответствии с законом последовательного прохождения фаз развития природными системами. На ограниченной части их ареала можно встретить внутри популяционные группировки насекомых, находящиеся на разных фазах градационного цикла Их популяция дискретна.

6. Плодовитость состоит из двух неразрывно связанных между собой свойств - количество яиц и их массы. Их неправомерно противопоставлять друг другу и считать адаптациями в



разных направлениях. Численность — функция плотности популяции, плодовитость обладает определенными свойствами защищенности. Количество яиц может оставаться почти неизменным, но изменяется при этом их масса. Поэтому необходимо учитывать, как количественную сторону при использовании коэффициента размножения и/или плодовитости, так и качественную составляющую - масса яиц.

7. Только после восстановления и нормализации пороговых значений популяционных показателей следует ожидать увеличения численности последующих поколений. У непарного шелкопряда в экологических условиях Рязанской области наблюдается 6-7-летний латентный период, в течение которого вид не способен увеличить свой биологический потенциал до хозяйственно ощутимого ущерба. Не завершив полный цикл градационного развития, не пройдя последовательно сменяющиеся фазы филогенеза, популяция не способна сформировать очередную вспышку массового размножения.

8. В резервациях насекомые рассредоточены в локально агрегированных биотопах, которые находятся в «плавающем» положении, перемещаясь по их территории, создавая своеобразную «пятнистость» ареала и диссипативную экологическую структуру вида, которая выполняет функцию «демпфера», гасящего определенной величины волны размножения или увеличивают их амплитуду в процессе интерференции. Система локально неустойчивых дем, перемещаясь по территории, образуют относительно устойчивую пространственно-временную структуру.

9. Мигрировавшие насекомые не дают быстрого увеличения их численности в новых биотопах. Для реализации вспышки массового размножения на новом месте, видам с эруптивным типом динамики численности, необходимо пройти определенные подготовительные этапы. Очаги восстанавливаются из местных дем, субпопуляций и популяций за счет локальных миграций.

10. Установленное явление длительной эмбриональной диапаузы шелкопряда-монашенки, непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки существенно изменяет динамику их численности и позволяет найти разгадку внезапного исчезновения вредителей из опустошаемых лесов, объясняет быстрое восстановление очагов, их хронический характер, а также избежать неоправданно частые опасные химические обработки леса. Многолетняя эмбриональная диапауза может играть роль как модифицирующего, так и регулирующего фактора.

11. В развитие теории динамики численности насекомых предложено понятие «буферная зона», которое представляет собой один из гомеостатических механизмов и «снимает» или ослабляет остроту конкурентных отношений и резко ограничивает область действия в природных популяциях принципа конкурентного вытеснения Гаузе. Абиотические (температура, обеспеченность кормом, широкомасштабные, экзогенные миграции) и биотические факторы (гетерогенность популяции, эндогенные миграции, многолетняя диапауза), их взаимодействие оказывают существенное влияние на экологические особенности и динамику численности насекомых. Предложена модифицированная теоретическая модель механизмов динамики численности массовых лесных насекомых, которая позволяет реализовать более эффективную стратегию регулирования динамики их численности и минимизировать нанесение ущерба окружающей внешней среде.

#### Научно-производственные предложения

Изменение пространственно-временных координат субпопуляции, её «плавающее» положение в резервации позволяет усовершенствовать традиционную систему «точечного» (на пробных площадях) лесопатологического мониторинга. Его необходимо дополнять маршрутными ходами, располагая их по всей территории вероятных миграций, а также используя сеть участков, на которых выявлены очаги размножения вредителей за последние 50 лет (Марков, 2004 г)

Для повышения эффективности защиты леса от вредных насекомых, сокращения неоправданно частого применения пестицидов, разработан и предложен производству комплекс природосберегающих технологий, защищенных авторскими свидетельствами и патентом. Он включает в себя: новые и усовершенствованные известные способы надзора с использованием аттрактантов (диспарлора- цис-7,8-эпокси-2—метилоктадекан, препаративной формы листовертки АО-71, состав которой 14Z ПAc -Марков, 1981, 1988, 1992), учета и определения состояния популяций фитофагов, в том числе и продромальной фазы градиационного цикла развития (Марков, 1991; Марков, Викторов, 1996), интегрированный способ подавления численности вредных насекомых, используя половые аттрактанты в комплексе с энтомофагами, без применения пестицидов (Марков, 1993).

Ежегодный экономический эффект от практического использования результатов исследования в целом по Российской Федерации, учитываемый по прямым затратам на борьбу с вредными насекомыми, оценивается в 97,5 - 162,5 млн. руб.

1. Марков В.А. Экология и динамика численности лесных насекомых Центральной России. Рязань. Изд-во РГПУ им. С.А.Есенина, 2004 г). Монография. 154 с.
2. Марков В.А. Применение бактериальных и химических средств защиты растений // Лесное хозяйство. 1980, № 10.- С. 62-63.
3. Марков В.А. Применение ловушек с диспарлором // Защита растений. 1981, № 1. - С. 37.
4. Марков В.А. Использование аттрактантных ловушек // Лесное хозяйство. 1983, № 6.- С. 57-58.
5. Марков В.А. Выкармливание монашенки на питательных средах // Защита растений. 1984, №7.-С. 25.
6. Марков В.А. Короед-дендроктон в лесах Рязанской области // Лесное хозяйство. 1985. № 9 . С. 59-60.
7. Марков В.А. Учет яйцекладок шелкопряда-монашенки // Защита растений. 1986, № 6. -С. 43-М.
8. Марков В.А. Многолетняя эмбриональная диапауза шелкопряда-монашенки // Материалы, докл. Всесоюзной науч.-тех. конференции. Достижения науки и передового производственного опыта защиты леса от вредителей и болезней. ВНИИЛМ. 27-29 ноября 1987. - С. 105-107.
9. Марков В.А. Способ определения заселенности насаждений шелкопрядом-монашенкой. А. С. № 1428333 МКИ 4А 01 М 1/20. Бюл. Открытия и изобретения. 1988, №37. с. 26.
10. Марков В.А. Длительная эмбриональная диапауза непарного шелкопряда//Непарный шелкопряд: итоги и перспективы исследований. Материалы по Проекту 2 Советской национальной программы «Человек и биосфера» (МАЕ). Красноярск, 1988.- С. 13-14.
11. Марков В.А. Многолетняя эмбриональная диапауза шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) // Зоол. журн. 1989. Т.67, № 1.-С. 52-59.
12. Марков В.А. Биология, экология, вредоносность шелкопряда-монашенки в лесах центра Европейской части СССР. Методы выявления и локализации еб очагов // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Воронеж. 1990.- С. 18.
13. Марков В.А. Определение заселенности насаждений шелкопрядом-монашенкой с помощью диспарлора // Лесное хозяйство.- 1991а) - № 6.- С.-53-54.
14. Марков В.А. Совершенствовать учет муравейников // Лесное хозяйство.-1991 б).-№ 8. С.19-20.

15. Марков В.А. О причине гибели лесных культур на осушенных болотах / Вторая Всесоюз.-науч. конференция «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов» Ч.2. Тез. Докладов. М МЛТК 1991 в).- С.101-102.
16. Марков В.А. Способ определения состояния популяции шелкопряда-монашенки. А.С. № 1692447 МКИ А 01 К 67 / 00 // Бюл. Открытия и Изобретения.- 1991 г).- № 43.-с. 14.
17. Марков В.А. Длительная эмбриональная диапауза зеленой дубовой листовертки *Tortrix viridana* L.(Lepidoptera, Tortricidae) // Энтومол. обозрение.-1992.- Т. 71.- Вып.2. - С.314-333.
18. Марков В.А. Способ защиты растений от непарного шелкопряда. А. С. № 1813390 МКИ 5А 01 М 1/00. // Бюл. Изобретения.- 1993,- № 6.-с. 14.
19. Рекомендации по применению феромонов для надзора за хвое-и листогрызущими насекомыми. Федеральная служба лесного хозяйства России (соавтор) // М.- 1993.- С. 18.
20. Марков В.А. О жизненном цикле короеда-дендроктона в лесах Рязанской области Тез. докладов 2-й Международной науч.-практич. конференции «Экология и охрана окружающей среды». 12-15 сентября 1995 г. Пермь. Ч. 2 - С. 87-88.
21. Марков В.А. Особенности поведения насекомых под воздействием синтетических феромонов // Лесное хозяйство.-1995.- № 5. - С.48-49.
22. Марков В.А. Развитие шелкопряда-монашенки *Lymantria monacha* L.(Lepidoptera, Lymantriidae) в период нарастания ее численности // Энтومол. обозрение.-1995.-Т.74. -Вып.2.- С. 323-341.
23. Марков В.А., Викторов Л.А. Способ определения заселенности насаждений непарным шелкопрядом. Патент № 2070796 МКИ 6 АО 1 М 1/02 // Бюл. Изобретения.- 1996.- № 36. С. 142.
24. Марков В.А. Длительная эмбриональная диапауза и гетерогенность популяции непарного шелкопряда *Oscegia dispar* L.(Lepidoptera, Lymantriidae) по срокам развития // Энтومол. обозрение. -1997.- Т.76.- Вып.1.- С. 56-80.
25. Марков В.А. О факторах динамики численности непарного шелкопряда // Науч. Тр. «Экология, мониторинг и рациональное природопользование». М.:МГУЛ. 1998 а).- Вып. 294(1) -С.-161-165.
26. Марков В.А. Мирмекологический мониторинг - метод индикации состояния лесных экосистем // Материалы 10 всесоюзного мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». Пешки 24-28 августа 1998 г. 6) - С. 89-90.
27. Марков В.А. Об оценке лесовосстановления и повышении его эффективности // Лесное ХОЗЯЙСТВО.-1998 в)-№ 1. С. 10-11.

28. Марков В.А. Миграция как фактор динамики численности насекомых // Зоол. журн.- 1999., Т.78.- Вып.1.- С. 49-56.
29. Марков В.А. Ивовая волнянка // Лесное хозяйство. -1999.- № 4.- С. 46.
30. Марков В.А. Определение продромальной фазы градационного цикла непарного шелкопряда // Материалы симпозиума «Биологические активные вещества в защите растений». Анапа 30 августа-4 сентября 1999 г.- С. 34-35. Санкт-Петербург.-1999 г.
31. Марков В.А. О миграциях зеленой дубовой листовертки: аналитическое исследование // Журнал общ. биологии.- 2000 а).- Т.61. Вып.2.- С.206-224.
32. Марков В.А. Способ защиты растений от непарного шелкопряда // Лесное хозяйство.- 2000 б).- № 3.- С 51.
33. Марков В.А. Гнезда муравьев рода *Formica* и геопатогенные зоны // Материалы XI мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». Пермь.20-26 августа 2001 г. а)- С.52-53.
34. Марков В.А. Мониторинг насекомых - одно из направлений лесного мониторинга. // Материалы международной научной конференции "Биологические ресурсы и устойчивое развитие". Россия, Пушкино Московской области. 29 октября-2 ноября 2001 г. Пушкино. 2001 г. б) - Из-во НИИ-Природа. - С. 149-150.
35. Марков В.А. Градационный цикл развития насекомых как процесс их филогенеза. // Материалы международной науч.-практической конференции «Лес - 2002». - Брянск 24-25 мая 2002 а)-С. 84-86.
36. Иванов Е.С., Марков В.А. О лесокультурной практике и естественном возобновлении леса в Рязанской области // Лесное хозяйство.- 2002 б).- № 2. - С. 29-31.
37. Марков В.А. Некоторые проблемы теории динамики численности насекомых и её развитие // Материалы докладов межвузовской научно-практической конференции 27-28 февраля 2003 года. Рязань.2003. а) - С. 98-102.
38. Марков В.А. Определение продромальной фазы градационного цикла непарного шелкопряда / Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса. М. МГУЛ. -2003 б).- № 3 (27). С. 184-186.
39. Марков В.А. Факторы популяционной динамики насекомых // Лесное хозяйство. -2003. в).- № 2. С. 48-49.
40. Марков В.А. Роль конкурентных отношений в популяционной динамике насекомых // Успехи современной биологии. 2004. № 2. С. 199-210.



Марков Владимир Алексеевич (Россия)

«Экология и динамика численности лесных насекомых Центральной России»

Рассматриваются проблемы биоэкологических особенностей и популяционной динамики массовых лесных насекомых, которые причиняют большой ущерб лесным экосистемам, как на территории Российской Федерации, так и лесам Рязанской области.

Приводятся результаты исследований закономерностей развития непарного шелкопряда [*Lymantria (Ocneria) dispar* L.], шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) и дубовой зеленой листовертки (*Tortrix viridana* L.) в лесах Рязанской и соседних областей. Анализируются данные по другим регионам Российской Федерации. Предложена модель механизмов регуляции численности, методы выявления и подавления массовых лесных насекомых.

V.A. Markov (Russia)

Ecology dynamics of forest insects number in the Central Russia region

The problems of bioecological peculiarities and populations dynamics of mass kinds of forest insect, causing much harm to forest ecosystems of the Russian Federation (RF) as well as to the ones in the Ryazan region are examined. The research results regularity in evolution of *Ocneria dispar* L., *Lymantria monacha* L. and *Tortrix viridana* L. in the Ryazan region forest and neighbouring regions are presented. Data on other RF regions are also analyzed. The model of number regulation mechanisms along side with methods of detection and suppression of mass forest insects are offered.

Автор благодарен за консультации, советы и критические замечания зав. кафедрой экологии и защиты леса Московского государственного университета леса, док. биол. наук, академику РАН Е.Г. Мозолевской и док. биол. наук той же кафедры, профессору А.В. Голубеву.

Ряд идей, высказанных док. биол. наук Ф.Н. Семевским, во многом стимулировали полевые и лабораторные эксперименты по недостаточно изученным и дискуссионным вопросам, а также проверку математических моделей на фактическом материале исследований автора.

Автор благодарен за публикацию основных статей в журнале «Энтомологическое обозрение» его главному редактору, док. биол. наук Г.С. Медведеву.

Работа с синтетическими половыми феромонами стала возможна благодаря технической и методической поддержке канд. биол. наук В.Д. Бедного, П.А. Зубова и В.А. Семевской, за что выражаю им искреннюю признательность.

В определении видовой принадлежности энтомофагов шелкопряда-монашенки оказала содействие канд. биол. наук Л.Н. Хицова, за что автор ей благодарен.

Успешное завершение работы стало возможным благодаря помощи научного консультанта, док. с-х. наук, заведующего кафедрой ботаники, генетики и агробиологии, профессора Рязанского Государственного педагогического университета им. С.А Есенина Е С Иванова.

Лицензия ГОШ № 66-9 от 03 07 97

Подписано в печать « » 2004 г.

Формат бумаги 60x90 <sup>1</sup>/<sub>16</sub> бумага офсетная. Печать офсетная

Заказ № 142 Тираж 100

Отдел оперативной полиграфии Рязанского областного Комитета Государственной статистики

#-7289