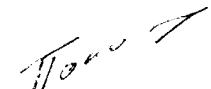


На правах рукописи

Пономарев Василий Иванович



**Закономерности взаимоотношений в системе: «дерево-насекомое»  
и морфофизиологические особенности популяций непарного шелкопряда  
(*Lymantria dispar L.*)**

06.01.11 – защита растений

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

**Научная библиотека  
УГЛТУ  
г. Екатеринбург**

Екатеринбург - 2004

Работа выполнена в лаборатории защиты растений Ботанического сада  
Уральского Отделения Российской Академии Наук

Официальные оппоненты: доктор сельскохозяйственных наук, профессор  
**Стадницкий Г.В.**  
доктор биологических наук **Богачева И.А.**  
доктор биологических наук, профессор  
**Бабушкина Л.Г.**

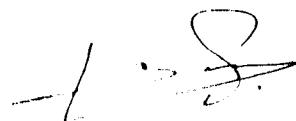
Ведущая организация: Институт систематики и экологии животных СО РАН

Зашита состоится « 27 » июня 2004 г. в 10 ч. час.  
на заседании диссертационного совета Д 212.281.01 Уральского  
государственного лесотехнического университета по адресу 620100,  
Комирибинбург, Сибирский тракт, 16, квд 320

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Уральского  
государственного лесотехнического университета.

Автореферат разослан « 17 » июня 2004 года

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
д. с.-х. н., проф.



С.В. Залесов

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Проблема вспышек массового размножения насекомых филлофагов – одна из основных в лесной энтомологии. Решение этой проблемы или хотя бы максимальное приближение к решению имеет важное как теоретическое – позволит лучше понять механизмы адаптационных связей видов внутри биогеоценозов, так и практическое значение – на предотвращение вспышек массового размножения и ликвидацию их последствий во всем мире тратятся очень значительные средства. Решение проблемы возможно только на основании тщательного изучения всех аспектов жизнедеятельности видов, дающих такие вспышки.

В настоящее время непарный шелкопряд (*Lymantria dispar L.*) является наиболее хорошо изученным видом – представителем лесных насекомых-филлофагов. Ему посвящены тысячи работ. Особенно интенсивно велись исследования в последнее десятилетие в связи с мощной вспышкой массового размножения начала 90-х годов в Европе и Северной Америке. Крайне важно, что эти исследования носили разноглавый характер. Работы, проводившиеся разными авторами, охватывали все аспекты жизнедеятельности этого вида (от генотипа, биохимии, цитологии, фенетики самого консумента до генотипа, биохимии, условий произрастания кормового растения).

Высокий уровень изученности этого вида, большое количество работ, посвященных изучению его популяционной экологии в разных частях ареала, в разных лесорастительных и климатических условиях позволяет надеяться, что именно на основании изучения этого вида возможно решение проблемы вспышек массового размножения насекомых филлофагов.

**Цель и основные задачи работы.** Основной целью исследования было изучение изменений морфофизиологической структуры ряда популяций непарного шелкопряда в течение градационного цикла и связи этих изменений с условиями произрастания кормового древостоя и плотностью популяции. Задачами исследований являлись: изучение фенотипических характеристик по цвето-

вым aberrациям всех фаз развития непарного шелкопряда как в естественных условиях, так и при лабораторном выращивании. Изучение морфометрических характеристик гусениц, куколок и имаго. Анализ влияния на эти показатели как абиотических условий, так и генотипа особей. Исследование влияния ряда биохимических характеристик корма, фазы органогенеза листа кормового растения на физиологические показатели и скорость развития гусениц. Кроме того, изучение влияния совместного выращивания особей разных популяций на эти показатели, анализ корреляции абиотических условий и динамики численности нескольких популяций.

**Научная новизна работы.** В результате проведенных исследований доказано, что окраска волосков, покрывающих яйцекладки непарного шелкопряда носит адаптационный характер. В период депрессии и подъема численности в засушливых условиях преобладают желтые кладки, во влажных – коричневые. В период кризиса в массе появляются темные кладки, вне зависимости от гидротермических условий. Показана корреляция между долей темного фенотипа гусениц в популяции и количеством темных кладок. Доля пушка в общей массе кладок связана с гидротермическими условиями существования микропопуляций. Выбор места откладки яиц самками обусловлен оптимальностью соотношения температуры и влажности в период созревания яиц.

Установлено, что длительность минимально необходимой диапаузы кроме генотипа популяции зависит от суммы положительных температур, полученных эмбрионами гусениц после их формирования в год откладки яиц. Весенние тепловые провокации приводят к увеличению длительности диапаузы на следующий год. Гусеницы одной микропопуляции, но с разным периодом минимально необходимой диапаузы значительно различаются по скорости развития, фенотипическим характеристикам, смертности. Для гусениц темного фенотипа характерна высокая дисперсия в длительности диапаузы, для гусениц рыжего фенотипа характерна более короткая диапауза, чем для серого.

Доказано, что окраска гусениц носит адаптационный характер и не является расовой или популяционной характеристикой. Желтый фенотип преобла-

дает в период депрессии и подъема численности в засушливых условиях, серый – во влажных. Выявлены различия в pH среднего кишечника гусениц разных фенотипов. Анализ изменения плотности разных популяций показал, что при преобладании серого фенотипа гусениц в популяции вспышка массового размножения реализуется после 1-2 лет засушливых условий на фоне нормального увлажнения, при преобладании рыжего фенотипа гусениц вспышка реализуется после 1-2 влажных лет на фоне засушливых условий.

Установлена независимость наследования окраски вентральной и дорзальной сторон тела гусениц. Отмечена пенетрантность по окраске гиподермы, сцепленная с полом. В период кризиса вспышки отсутствуют межпопуляционные различия по соотношению фенотипов гусениц, их скорости развития, выживаемости у исследованных популяций.

Установлено, что более высокий уровень колебания численности непарного шелкопряда отмечается в тех микропопуляциях, где наблюдается высокий уровень колебания показателей развития в период депрессии. Дефолиация как причина нехватки корма, не является фактором увеличения доли мелких имаго в популяции.

Изучение влияния каротинов на развитие гусениц показало, что каротины не оказывают влияния на окраску гиподермы гусениц. Отмечена отрицательная корреляция содержания каротинов в теле гусениц и их массы. Гусеницы разных популяций и разных микропопуляций одной популяции демонстрируют разную степень настроенности изъятия каротинов из корма. При увеличении концентрации каротинов в корме, доля его изъятия не изменяется, либо изменяется слабо. При групповом воспитании гусениц на искусственной питательной среде отмечается выживание гусениц, ориентированных на более полное изъятие каротинов из корма.

В результате лабораторных и полевых экспериментов установлено, что эффект от внесения кладок непарного шелкопряда в очаги массового размножения не связан с действием вносимых с кладками яйцеедов. Зафиксировано отсутствие эффекта гетерозиса по онтогенетическим и морфометрическим по-

казателям при межпопуляционном скрещивании. Обнаружен этологический аспект повышенной смертности гусениц непарного шелкопряда при совместном выращивании гусениц разных популяций и микропопуляций. Показана ассортативность скрещивания имаго из гусениц разных фенотипов.

**Практическая значимость.** Полученные данные могут быть использованы в практике лесопатологического мониторинга. В частности, обнаруженные нами закономерности откладки яиц в зависимости от гидротермических условий позволяют проводить более точный осенний учет плотности популяции по кладкам. Учет фенотипических характеристик кладок и количественного соотношения старых и свежих кладок позволяет делать значительно более точный (в отличие от существующих лесопатологических таблиц) прогноз дефолиации древостоя. Данные о влиянии гидротермических условий и фенотипических характеристик гусениц на реализацию вспышки позволяют делать более длительные прогнозы возможных очагов, по сравнению с практикуемыми ныне.

Результаты проведенных нами полевых экспериментов по принудительному увеличению полиморфизма популяций для предотвращения либо ликвидации вспышки позволяют надеяться на разработку перспективного, экологически чистого и низко затратного биологического метода борьбы со вспышками массового размножения насекомых-фитофагов.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Микропопуляции непарного шелкопряда на разных кормовых породах и в разных гидротермических условиях произрастания одной кормовой породы в пределах одной популяции в период депрессии и подъема численности значительно отличаются друг от друга, как по общим морфофизиологическим показателям, так и по их динамике в разные годы.

2. Эти различия обусловлены ориентацией в своем развитии основной массы особей микропопуляции как на разные фазы органогенеза листа кормового древостоя, так и на разные классы анти- и прооксидантных соединений.

регулирующих окислительно-восстановительную активность пищеварения гусениц.

3. В период кризиса вспышки отсутствуют какие-либо значимые отличия не только между разными микропопуляциями одной популяции, но и между достаточно удаленными популяциями по морфометрическим и онтогенетическим показателям развития особей популяции.

4. Вспышку массового размножения непарного шелкопряда провоцирует не засуха, как таковая, а кратковременное изменение гидротермических условий после стабильного в течение нескольких лет гидротермического режима произрастания кормового древостоя. При этом вспышку может спровоцировать и засуха и более влажные условия.

5. Вспышка массового размножения является необходимым элементом существования популяции на данном ареале, призванным увеличить норму реакции популяции для выживания в периодически непредсказуемых условиях.

6. Существует реальная перспектива разработки биологического метода предотвращения вспышек массового размножения насекомых-филлофагов, в частности, непарного шелкопряда, основанного не на истребительной стратегии, а на изменении адаптационных характеристик популяции.

**Апробация работы.** Материалы диссертации докладывались на международных, всероссийских и региональных научных конференциях и симпозиумах: Всесоюзной школе «Проблемы устойчивости биологических систем» (Севастополь, 1990); Всесоюзной конференции «Устойчивость лесов к воздействию насекомых» (Красноярск, 1991); научной конференции «Проблемы рационального использования, воспроизводства и экологического мониторинга лесов» (Свердловск, 1991); IV совещании энтомологов Урала «Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала» (Пермь, 1992); VI Совещании по программе ЮНЕСКО: «Вид и его продуктивность в ареале» (Санкт-Петербург, 1993); чтениях памяти Б.П. Колесникова (Екатеринбург, 1997, 2001); XI Съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 1997); Всероссийской конференции «Беспозвоночные животные Южного За-

уралья и сопредельных территорий» (Курган, 1998); международном симпозиуме «Биологическая и интегрированая защита леса» (Москва, 1998); международном симпозиуме « Сохранение и защита горных лесов» (Ош, 1999); международной конференции “ Леса Евразии в третьем тысячелетии” (Москва, 2001); V Всероссийском популяционном семинаре «Популяция, сообщества, эволюция» (Казань, 2001); международной научно-технической интернет-конференции “Лесной комплекс: состояние и перспективы развития” (Брянск, 2001); на совещании-семинаре «Лесопатологическая обстановка в лесном фонде Уральского региона» (Курган, 2001); Всероссийской конференции «Проблемы устойчивого функционирования лесных экосистем» (Ульяновск, 2001); XII съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2002); международной конференции “Экологические проблемы горных территорий” (Екатеринбург, 2002); международной конференции «Мониторинг состояния лесных и урбо-экосистем» (Москва, 2002); VI Всероссийском популяционном семинаре «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (Нижний Тагил, 2002).

По материалам диссертации опубликована 51 работа.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, 10 глав, заключения, приложения и списка литературы. Общий объем рукописи составляет 308 страниц, в том числе: 203 страницы основного текста, 69 таблиц, 8 рисунков. Список литературы включает 327 библиографических источника, в том числе 147 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. НЕПАРНЫЙ ШЕЛКОПРЯД. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ.

В главе на основании литературных источников даны краткое описание вида, его жизненный цикл, ареал, рассмотрены региональные различия по частоте вспышек массового размножения.

В связи с общепринятым определением вспышек массового размножения, как: «..резкие колебания вокруг оптимального уровня численности попу-

ляции...» (Лесная энциклопедия, 1985), в котором не оговаривается фаза онтогенеза насекомых, а также тем, что проблема вспышек массового размножения интересует специалистов по защите леса в первую очередь из-за опасности ослабления и деградации древостоя после дефолиации, обосновывается трактование в данной работе термина «вспышка массового размножения» на основе определения, данного Г. В. Стадницким (1976). «Вспышка массового размножения - такое состояние популяции хвое- и листогрызущих насекомых, при котором плотность питающейся фазы достигает величины критической плотности. Под критической плотностью понимается такое число особой данного вида, приходящееся на соответствующую единицу пищевого или стационарного субстрата, при котором пищевые ресурсы полностью реализуются».

В главе кратко излагается популяционно-генетическая концепция вспышек массового размножения непарного шелкопряда (Пономарев, 1994), рассматриваются узловые моменты, необходимые либо для уточнения, либо для опровержения рассматриваемой концепции.

### ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования популяционных характеристик непарного шелкопряда были Зауральская, Западносибирская, Нижневолжская, Северокавказская, Южно-Киргизская географические популяции.

В главе даны характеристики популяций, лесорастительных условий районов их изучения согласно литературным источникам.

Характеристики указанных популяций изучались как в полевых, так и в лабораторных условиях. В связи с тем, что на результаты выращивания гусениц существенное влияние оказывают температура, влажность, качество корма, плотность содержания (Косминский, 1929; Келус, 1939; Рожков, Васильева, 1982; Бенкевич, 1984; и др.), выращивание гусениц при изучении динамики популяционных характеристик всегда проводилось в одних и тех же условиях (Пономарев, 1994). В связи с тем, что, на показатели характеристик выращиваемых гусениц влияет степень отрождения, выращивание проводилось только после начала 100% отрождения гусениц. Выращивание проводилось на искус-

ственной питательной среде (ИПС) постоянного состава (Ильиных, 1996). При проведении экспериментов по влиянию состава корма на показатели развития применялось выращивание гусениц на листве березы повислой разного возраста, либо проводились изменения в составе ИПС. Перед отрождением кладки перемешивались, отбор яиц проводился случайным методом. У выращиваемых особей учитывали общую продолжительность фазы гусеницы, фенотип по окраске гиподермы, массу куколки, размах крыльев имаго, окраску крыльев самцов, половой индекс. Было выращено и проанализировано более 10000 гусениц.

При изучении влияния внешних условий на длительность минимально необходимой диапаузы кладки после созревания тщательно перемешивались, делились на несколько частей методом случайной выборки и затем хранились в разных условиях. После определенного периода воздействия низких температур каждые две недели отбиралось не менее 100 яиц и выставлялось на отрождение в термостат. Доля вышедших гусениц подсчитывалась на 20й день.

Для изучения влияния генотипа на характеристики гусениц проводилось скрещивание имаго (как внутри-, так и межпопуляционное) с заранее известными характеристиками. Было получено более 200 кладок. Из более 20 кладок проводилось выращивание гусениц. Выращено более 3000 гусениц. Степень наследования окраски гиподермы изучалась до второго поколения.

При изучении изменения pH гомогената листвы кормового растения – берескы повислой в течение суток использовали методику С.П. Васфилова (1997). Измерение pH листвы одной ветви проводилось в шестикратной повторности с точностью 0,01 ед.рН.. При измерении pH листвы на иономере И-120.1 применялось 10-кратное разведение гомогената дистиллированной водой.

При измерении pH среднего кишечника гусениц непарного шелкопряда использовались кладки нижневолжской популяции, кризис вспышки. Гусеницы выращивали на ИПС (pH – 5,6). Измерение проводилось на третий день после выхода гусениц на 5-й возраст. Применялось 10 кратное разведение содержащего среднего кишечника дистиллированной водой.

При изучении усвоения каротинов гусеницами были использованы яйце-кладки четырех популяций непарного шелкопряда: киргизской, крымской, нижневолжской, зауральской.

Гусениц киргизской популяции выращивали на листве берескы повислой(*Betula verrucosa* Ehrh.). Были использованы 2 микропопуляции – фисташковая (*Pistacia vera* L.) и тополевая (*Populus nigra* L.). Выращивание проводилось в групповом режиме. Было проанализировано по 30 гусениц в каждой микропопуляции. При выращивании на ИПС использовались три популяции – зауральская, кормовая порода – берёза повислая; нижневолжская, две микропопуляции, кормовые породы – тополь черный и дуб черешчатый (*Quercus robur* L.); крымская, кормовая порода – дуб пушистый (*Quercus pubescens* Willd.). Всего проанализировано около 400 гусениц.

Анализ проводился на третий день после выхода гусеницы на 5 возраст. Расчет проводился на сухую массу, как экскрементов, корма, так и гусениц. Содержание воды в гусеницах определялось по контрольной группе.

Концентрацию каротинов определяли по методике D. Wettrien (1957). Измерения проводились на спектрофотометре СФ – 46.

Более частные методики приведены в тех главах, в которых идет описание проведенных экспериментов.

Для статистической обработки материала были использованы биометрические методы с применением элементарной описательной статистики, дисперсионного, дискриминантного, регрессионного анализов в стандартном пакете программы *Statistica Version 5.0*.

### ГЛАВА 3. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗЛИЧНЫХ ФАЗ ОНТОГЕНЕЗА НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

#### 3.1 ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОКРАСКИ ГИПОДЕРМЫ ГУСЕНИЦ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

Фенотипические различия гусениц непарного шелкопряда по окраске изучались многими авторами (Гольдшмидт, 1923; Косминский, 1929; Кохманюк, 1973; 1978; Киреева, 1975; 1983; Keena, 1994а,б; и др.). При этом исследо-

ватели используют разные фены - маркеры. Высокое разнообразие в выделении фенотипов сильно затрудняет анализ литературных данных. Однако при анализе полученных данных большинство авторов сводят все разнообразие фенотипов к двум (светлые, в которые попадают рыжие и светло-серые, и темные), максимум к трем (серые, светлые (рыжие, желтые, иногда светло-серые), темные (черные)), то есть, к окраске гиподермы или кутикулы.

Касаясь причин окраски, П.А. Косминский (1929) указывал, что она определяется наличием как в кутикуле, так и в гиподерме скоплений (зерен) двух основных пигментов - черных (бурых), не растворимых в спирте и желтых - легко растворимых в спирте. Черные зерна являются меланинами, не растворимыми ни в спиртах, ни в кислотах, ни в щелочах. Согласно обзору В.В. Глупова (2001), меланизация проходит через гидроксилирование тирозина в ДОФА и через ряд промежуточных продуктов - в эумеланин. В сущности, эумеланин представляет собой линейный полимер индолил-5,6-хинона.

Желтые пигменты, растворяющиеся в спиртах, могут соответствовать каротинам (Кузнецов, 1948; Сэвеску, 1980) или продуктам неполной меланизации (в частности, феомеланинам) (Барабой, 2001; Глупов, 2001).

Результаты нашего анализа гиподермы гусениц пятого возраста показали, что никакой разницы в содержании каротинов в гиподерме гусениц между серыми и рыжими не наблюдается. То есть, каротины не являются тем агентом, который обуславливает желтую окраску гиподермы гусениц непарного шелкопряда.

Предпочтительные условия для синтеза феомеланина создаются при более низкой активности тирозиназы и ДОФА-хром-таутомеразы и более высокой концентрации цистеина и восстановленного глутатиона (Барабой, 2001). Аспартаты способны полностью ингибировать окисление ДОФА в ДОФА-хром (Глупов, 2001). Из внешних условий синтез эумеланина тормозится при высокой температуре, при недостатке кислорода, в кислой (менее 6,0) и слабощелочной (выше 6,6) среде (Кузнецов, 1948).

Приведенные данные показывают, что при изучении влияния биоценотических и трофических условий на фенотипическую структуру популяций непарного шелкопряда наиболее целесообразно опираться на критерии, выделенные Ф.С. Кохманюком (1973), в связи с наличием в научной литературе большого количества данных об экзогенных и эндогенных факторах, влияющих на процессы меланизации.

Результаты трех лет скрещивания имаго из гусениц разных фенотипов, в целом, (Пономарев, 1998) подтверждают основные выводы Ф.С. Кохманюка (1978). Серая окраска действительно доминирует над рыжей. В случае с темной имеет место явление экспрессивности. В то же время, наблюдается пенетрантность, сцепленная с полом. Наблюдается независимое наследование окраски вентральной и дорзальной сторон тела гусениц. Полное доминирование сенного фенотипа либо отсутствует, либо достигает 40-50%, что вместе с пенетрантностью объясняет причины наблюдавшегося в ряде случаев расщепления при скрещивании имаго из гусениц одного фенотипа.

Проведенный в главе анализ показывает, что окраска гусениц является очень информативным маркером для изучения динамики численности непарного шелкопряда.

### 3.2 ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОКРАСКИ КРЫЛЬЕВ ИМАГО

Окраска крыльев имаго непарного шелкопряда характеризуется ярко выраженным половым диморфизмом. Самки - с белыми крыльями, в ряде случаев отмечается желтый оттенок, для японских популяций отмечается наличие самцов с темными крыльями (Montgomery, Wallner, 1988; Schefer, Wallner, 1992). у самцов отмечены два основных фенотипа по окраске крыльев - темные или бурые и светлые или серые (Кожанчиков, 1950). Отмечается также переходная окраска. Р. Гольдшмидт (1923) показал наследуемость этого признака и подчинение его менделевским законам расщепления. Разные авторы отмечают как преобладание какой-либо окраски крыльев самцов в различных популяциях, так и наличие в популяции всех типов окраски (Гольдшмидт, 1923; Кожанчиков, 1950; Бабурина, 1999; Ascenso, Wawrzynski, 1994). Проведенный нами анализ

встречаемости разного типа окраски крыльев самцов в разных популяций в течение нескольких лет позволил установить, что в период депрессии и подъема численности в разных микропопуляциях одной популяции может доминировать тот или иной фенотип. В период кризиса вспышки доминирование какого либо фенотипа снижается. На основании полученных данных мы (Пономарев, 1998) предположили покровительственный характер окраски крыльев самцов, в зависимости от окраски стволов кормового древостоя. Однако, в дубовых насаждениях Нижней Волги, где в период вспышки 1996-97 гг. преобладал бурый фенотип самцов, в 2001-02 гг., в период очередного подъема численности, бурые самцы практически исчезли из популяции. Гипотеза покровительственной окраски не подтвердилась в отношении этой популяции. То есть, вопрос о причине разной окраски крыльев самцов остается открытым.

В целом, несмотря на нарушение доминирования того или иного типа окраски крыльев в период кризиса вспышки, этот показатель не может быть использован для изучения либо прогнозирования динамики численности популяции.

### 3.3 ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОКРАСКИ ЯЙЦЕКЛАДОК

Этому показателю практически не уделяют внимания. Просто отмечают, что цвет кладок может быть либо темный, либо светлый (Ильинский, 1965). Цвет кладок определяется цветом пушка (Римский-Корсаков, Гусев, 1949), которым самка покрывает яйца во время их откладки. Обычно пишут, что яйца "покрываются пушком с конца брюшка" (Кожанчиков, 1950). Наши наблюдения показали, что полное удаление волосков с брюшка самки перед откладкой яиц приводит к тому, что яйца пушком не покрываются, откладка яиц идет только в один слой, при этом между члениками брюшка пропадает kleевая масса, часть яиц приклеивается к брюшку, крыльям, в ряде случаев яйца вообще не приклеиваются к субстрату. Удаление волосков только с вентральной части брюшка у самок с нормально развитыми крыльями не препятствует по крытию кладок пушком. Обрезание крыльев перед откладкой яиц у таких самок приводит к тому, что волоски, выделяемые из сочленений дорзальной час-

ти брюшка не идут на покрытие яиц, а образуют ореол вокруг брюшка и опадают на дно емкости, в которой содержится самка. Яйца пушком не покрываются. По-видимому, крылья самок, кроме всего прочего, выполняют функцию экрана, направляющего выделяемый пушок на покрытие яиц.

По нашему мнению, необходимость в покрытии яиц пушком обусловлена той же причиной, что и разные места откладки у различных популяций. Известно, что в природных условиях самки при откладке избегают сырых мест (Бенкевич, 1984). И.В. Кожанчиков (1950) приводит данные о резком увеличении гибели развивающихся яиц при температуре около 20°C и влажности более 70%. По его же данным, сильно увеличивается гибель при низкой влажности при температуре выше 20°C и ниже 17°C. В полевых условиях, особенно в период вспышки, встречаются кладки без пушка: такие кладки не отрождаются, часто высыхают еще в год откладки. Разными авторами отмечаются различные места откладки яиц в различных популяциях. По поводу причин разных мест откладки яиц существует ряд гипотез (Кондаков, 1963; Воронцов, 1963). Обычно считают, что это связано с разной морозостойкостью яиц в различных популяциях, и в регионах с менее суровыми зимами самки непарного шелкопряда откладывают яйца по всему стволу (Ильинский, 1965). А.И. Воронцов полагает, что характер откладки яиц зависит от географических особенностей популяций и фазы вспышки (Воронцов, 1963).

Анализ характера откладки яиц в разных микропопуляциях одних и тех же популяций (северокавказская и южнокиргызская), а также литературных данных по другим популяциям показал, что характер откладки яиц не является популяционным признаком и не связан со степенью морозостойкости яиц, а зависит в основном от оптимума влажности и температуры при вызревании яиц.

Анализ цвета кладок разных популяций и разных микропопуляций одной популяции показал, что в период депрессии в более засушливых условиях преобладает светлый цвет кладок, в более влажных - коричневый. При вспышках в массе появляются темные кладки. При лабораторном выращивании прослеживается достоверное преобладание темных кладок у самок из гусениц темного

фенотипа, при наличии в микропопуляции высокой доли темных кладок у отродившихся из них гусениц преобладал темный фенотип.

Кроме того, нами получены данные о том, что доля пушка в общей массе кладки в разных популяциях различна. В зауральской популяции доля пушка от общей массы кладок была  $9,2 \pm 2,7\%$ , в нижневолжской  $-19,7 \pm 4,0\%$ , в южно-кыргызской -  $23,4 \pm 3,4\%$ ). Различия достоверны для зауральской и южнокыргызской популяций ( $P<0,005$ ) и зауральской и нижневолжской ( $P<0,05$ ). Самые засушливые условия в период созревания яиц – в южнокыргызской популяции.

Таким образом, покрытие кладок пушком есть необходимый элемент, создающий благоприятную микросреду для вызревания яиц и успешного прохождения ими диапаузы. Цвет и количество пушка есть признак, адаптивный к конкретному ценозу. В целом же, в соответствии с полученными данными, характер окраски яйцекладок может быть использован для регистрации кризисных явлений в популяции. Но не для изучения динамики численности.

#### **ГЛАВА 4. СВЯЗЬ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ДИАПАУЗЫ С БИОЦЕНОТИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ**

Период диапаузы, ее длительность, время выхода гусениц из нее являются очень важными моментами в жизненном цикле этого вида, так как определяют условия, в которые попадут гусеницы после отрождения.

Для нормального прохождения диапаузы и отрождения гусениц необходимо получение эмбрионами определенной суммы температур до наступления холодов и после начала теплого периода. Для разных популяций эта сумма может отличаться (Кожанчиков, 1950; Турова, 1992; Johnson e.a., 1983). В то же время известно, что длительность холодового периода диапаузы зависит от географического происхождения популяции (Кожанчиков, 1950; Keena, 1994c) и имеет тенденцию к снижению у популяций с более суровыми зимами.

Известно, что часть гусениц во многих популяциях отрождается из яиц без диапаузы (Кожанчиков, 1950; Турова, 1992), однако, неоднократные попытки выведения устойчивой бездиапаузной линии неизменно терпели крах (Matorovic, 1981; Hoy, Knop, 1978). C.B.Lynch, M.A. Hoy (1978) пришли к выводу,

что бездиапаузный выход – рецессивный признак. M.A. Keena (1991) полагает, что диапауза скорее всего определяется несколькими генами, длительная общая диапауза доминирует. По нашим данным, у гусениц из бездиапаузной кладки полностью доминировал темный фенотип (Пономарев, 1992). То есть сам факт диапаузы и его длительность находятся под воздействием как генетических, так и абиотических факторов.

**Генетические факторы.** Воздействие генетических факторов на длительность диапаузы неизбежно должно отражаться на характере отрождаемости гусениц в разные периоды градационного цикла непарного шелкопряда. По литературным данным синхронность отрождения кладок выше на подъеме численности и в многолетней лабораторной культуре непарного шелкопряда NJSS - FS, характеризующейся очень высокой однородностью показателей развития (Hunter, 1991; Keena, O'Dell, 1994), по сравнению периодом кризиса и «дикой» популяцией в латентной фазе. Более того, В.А. Марков (1997) отмечает появление в период пика вспышки яйцекладок с длительной диапаузой (до 2 лет).

Доля отрождения кладок после холодового периода диапаузы зависит от длительности воздействия этого периода. При непродолжительном воздействии отрождается только часть гусениц. Выращивание гусениц из двух популяций – зауральской (Каменск-Уральский район, Свердловская обл., береза) – 25% и 100% отрождения, и нижневолжской (Волгоград, дуб) – 10% и 100% отрождения (зауральская популяция находилась в латентной, нижневолжская – в кризисной фазе) показало, что существенные различия в массе куколок самок, соотношении фенотипов гусениц, смертности у разных популяций при 100% отрождении практически нивелировались при низкой отрождаемости, когда часть яиц еще не прошла холодовую реактивацию (табл. 1).

При этом скорость развития отродившихся гусениц оказалась существенно ниже, смертность в младших возрастах выше, доля серых гусениц выше, в обоих случаях доминировал рыжий фенотип. Общая смертность в обоих случаях при разной степени отрождения не отличалась.

Таблица 1

Длительность развития до оккулирования, соотношение фенотипов и смертность в младших возрастах (1-3) (% от всей смертности) гусениц непарного шелкопряда при разной степени отрождения (нижневолжская и зауральская популяции, 1996г.)

Популяция	Фенотип			Время развития до оккулирования (дни)				Смерть(%) младшие возраста
	Темные	Серые	Рыжие	31-40	41-50	51-60	61-70	
Зауральская	27 а	9 а	64 а	0	18	50	32	80 а
	17 в	24 в	59 а	26	60	13	1	16 в
Нижне- волжская	27 а	10 а	63 а	0	22	38	40	79 а
	48 в	21 в	30 в	37	51	10	2	22 в

Примечание: 1 – низкая отрождаемость; 2 – 100% отрождаемость; достоверные различия между вариантами по фенотипам и по смертности (по  $\chi^2$ ) обозначена разными буквами

Абиотические факторы Ряд наших экспериментов по воздействию разной суммы положительных температур после созревания яиц на характер отрождения гусениц из кладок разных популяций показал (табл. 2), что чем больше сумма положительных температур, полученная яйцами после созревания, тем позже начинается отрождение гусениц.

Длительность холодового периода диапаузы больше в южных кладках, что соответствует литературным данным (Гольдшмидт, 1934; Keena 1994) о большей длительности диапаузы у южных популяций. Анализ изменения характеристик популяции при весенней тепловой провокации приведшей к преждевременному отрождению части кладок (2000г) в зауральской популяции показал, что в связи с элиминацией той части популяции, для которой была характерна короткая диапауза, общая длительность диапаузы в популяции на следующий год резко увеличилась, при этом увеличилась и доля серого фенотипа.

То есть, в популяциях, находящихся в регионах с низкими зимними температурами для нормального прохождения холодовой реактивации необходимо, чтобы этот период был более коротким, иначе яйцекладки могут просто не завершить состояние диапаузы к началу распускания листьев. В то же время, чем выше средняя температура в зимний период, тем больше вероятность отрождения гусениц до начала распускания листьев при коротком периоде холодовой реактивации яиц. Отсюда отбор на большую длительность холодовой ре-

активации у более южных популяций. При этом в популяции существует значительная дисперсия по приведенным характеристикам (Keena, 1996), позволяющая ей поддерживать успешное существование в данном регионе при флюктуации абиотических условий летне-осеннего и весеннего периодов.

Таблица 2  
Отрождение гусениц непарного шелкопряда из кладок 1997г. разных популяций на 20й день после выставления на отрождение (%)

Популяция	Помещение в холодиль- ник (число)	Длительность холодового воздействия (+2°C) (месяцев)						
		1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5
Волгоград	15. 08	0	5	100	100	100	100	100
Дуб зрелые	15. 09	0	0	5	30	75	100	-
	15. 08	0	0	0	5	5	15	0
Дуб не зрелые	15.09	0	0	0	10	10	-	100
	15. 08	0	5	20	40	50	75	100
Тополь	15. 09	0	0	5	5	40	50	-
	15. 08	0	5	20	40	50	75	100
Тюменская обл.	27. 08	0	30	50	100	100	-	-
Береза	27. 09	0	0	10	20	100	-	-
	31. 08	0	50	100	100	-	-	-
Челябинская обл.	31. 09	0	3	0	40	100	-	-
	29. 09	80	100	100	0	0	0	0
Свердловская обл.	29. 10	0	0	0	0	0	0	0
	Береза	29. 10	0	0	0	0	0	0

Примечание: 1) Волгоград дуб (зрелые; не зрелые) – кладки собраны на дубе 3. 08. 97, кризис вспышки популяции, сильная дисперсия в откладке яиц, часть кладок уже была зрелой (яйца – черные), часть кладок либо недавно отложены, либо откладывались в момент сбора (яйца – розовые); 2) яйцекладки на тополе были собраны 13.07, в период массовой откладки; 3) кладки в Тюменской и Челябинской областях – в конце августа, к этому моменту они были зрелыми; 4) откладка яиц в районе г. Каменск-Уральский (Свердловская обл.) проходила в конце августа. Дозревание яиц после сбора происходило в лабораторных условиях; 5) (-) – тестирование не проводилось

В целом, в соответствии с полученными нами данным, бездиапаузный выход характерен для темного фенотипа, у него же может быть как короткий, так и длительный холодовой период (характеристики, характерные для гетерозигот). Для рыжего фенотипа характерен более короткий холодовой период диапаузы, чем для серого.

## ГЛАВА 5. ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (КАК МОДЕЛЬНОГО ОБЪЕКТА ХВОЕ-ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ) - КОНЦЕПТУАЛЬНЫЙ АСПЕКТ

Выделяют несколько типов динамики численности популяций. Крайние типы – стабильный (численность почти не меняется) и эфемерный (численность возрастает в сотни и тысячи раз). Этим крайним типам динамики численности соответствуют виды с K – (стабильный) и г – (эфемерный) жизненными стратегиями (Шилов, 1997). Мнение, что вспышки массового размножения дают именно г – стратеги, в настоящее время широко распространено (Wallner 1987).

Стабильный тип динамики свойствен животным с высокой эффективностью механизмов индивидуальной адаптации к действию неблагоприятных факторов. Под популяциями, подверженными K-отбору подразумевают существующие либо в **неизменных**, либо в **предсказуемых сезонных** местообитаниях.

Эфемерный тип динамики характерен для видов с несовершенными механизмами индивидуальной адаптации и соответственно с **высокой плодовитостью и нормой гибели**. Виды с г – стратегией, характеризующиеся эфемерным типом динамики численности легко осваивают местообитания с **нестабильными (непредсказуемыми или эфемерными) условиями** (Одум, 1986; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Шилов, 1997).

В соответствии с существующим в настоящее время толкованием K/g концепции с одной стороны, выделяют виды K-, либо g- стратеги, с другой стороны, подчеркивают, что g/K - концепция исходит из существования двух противоположных типов местообитания. С третьей, делают выводы о том, что разные популяции одного вида и даже разные микропопуляции одной популяции в одних условиях ведут себя как K- стратеги, в других – как g- стратеги.

Во избежание возникающих разнотечений, основанных как на концептуальном формулировании наблюдаемых эффектов динамики численности и характерных особенностях видов, относящихся к тому или иному типу динамики численности, так и на следствиях, вытекающих из концепции, мы полагаем, что

необходимо различать виды с преобладанием индивидуальной формы (но не стратегии) адаптации к среде и преобладанием популяционной формы. То есть, признак, характеризующий определенный тип стратегии, а именно, **степень индивидуальной адаптации к среде** принять за основу характеристики вида. При таком подходе к классификации видов снимаются возникающие противоречия, g/K – концепция становится действительно концепцией стратегии. В случае преобладания индивидуальной формы адаптации вида к среде вид не может быть g- стратегом по определению. В случае преобладания популяционной формы, когда несовершенство индивидуальной адаптации предполагает наличие в популяции широкого спектра особей с разнонаправленными адаптационными характеристиками, в зависимости от внешних условий вид может проявлять либо K-, либо g- стратегию. В этом случае действительно можно говорить о противоположных типах местообитания.

В соответствие со схемой характера изменчивости в популяции, генетическое разнообразие в популяциях велико для зигот и ранних стадий развития. Это разнообразие уменьшается затем вследствие преимущественной элиминации особей с определенным генотипом, причем это уменьшение не обязательно связано с **изменением частот генов**. В зиготах следующего поколения разнообразие вновь увеличивается за счет рекомбинации и перекрестного оплодотворения. Изменение интенсивности стабилизирующего отбора может привести к **большему или меньшему «сжатию» генотипической** и отвечающей ей фенотипической изменчивости в репродуктивной части популяции (Животовский, 1988). Существует огромное количество данных, свидетельствующих о различных адаптационных возможностях разных фенотипов (морфотипов) особей популяции.

Отсюда следует, что популяции, характеризующиеся большим уровнем полиморфизма, находятся в более благоприятных условиях. Действительно, если выживают особи с разной адаптационной направленностью, тем более у видов, характеризующиеся несовершенными механизмами индивидуальной

адаптации, это является свидетельством относительно слабого давления лимитирующих факторов.

Еще И.В. Кожанчиков (1950), описывая экологию семейства Lymantriidae, отмечал, что в пределах вида высокую численность обнаруживают не те популяции, для которых характерно большое количество локальных форм, но популяции, заселяющие территории, где полиморфизм выражен слабо. Он же пришел к выводу о том, что высокая плотность популяций отмечается у видов, заселяющих области малого разнообразия близкородственных видов.

Этот вывод полностью соответствует биогеоценотическому принципу Тиннемана: «При благоприятных условиях среды наблюдается большое количество видов, каждый из которых представлен небольшим числом особей» (цит. по Комову, 1999).

В литературе встречаются сведения о переходе видов, ранее не дававших вспышки, к состоянию периодических вспышек под влиянием изменившихся условий (Merser, 1990). В отношении непарного шелкопряда очень показателен пример с популяцией непарного шелкопряда орехоплодовых лесов (насаждения фисташки (*Pistacia vera L.*), греческого ореха (*Juglans regia L.*), яблони (*Malus sieversii Ldb. M. Roem.*) Южного Киргизстана.

До 60-х годов XX века вспышек массового размножения непарного шелкопряда здесь не отмечалось (Кожанчиков, 1950). Первые сведения о серьезных очагах появились в конце 50-х годов и приурочены ко времени химборьбы с яблоневой молью (*Hyponomeuta malinella L.*) в яблоневом подлеске насаждений греческого ореха (*Juglans regia L.*). С середины 70-х до конца 90-х годов очаги занимали от 34 000 га до 65 000 га ежегодно и охватывали фактически весь орехоплодовый пояс насаждений. Все это время велись активные авиа- и наземные обработки насаждений инсектицидами. Последние авиахимобработки прекратились в 1996 г. Последние наземные – в 1999 г. В 2001 г. на основании анализа ситуации (в это время очаги занимали более 20 000 га) нами был дан прогноз о резком сокращении в ближайшее время площадей очагов (Пономарев и др.

2002). В 2003 г., впервые за более чем 30-летний период очаги занимали не более 1000 га. В 2004 г. прогнозируется почти полное отсутствие дефолиации.

Мы полагаем, что феномен перманентной вспышки был обусловлен разной скоростью развития гусениц в зависимости от высоты над уровнем моря и разрывом репродуктивных связей между микропопуляциями химобработками.

В этой связи весьма важным является вопрос о том, какой параметр внешней среды является основным в характеристике уровня ее предсказуемости. Относительно внешнего воздействия на популяцию вида, дающего вспышки массового размножения и соответственно, регулирующего его численность, существует несколько факторных гипотез. Основные из них – климатическая, трофическая, паразитарная.

Паразитизм и хищничество не могут рассматриваться с точки зрения уровня предсказуемости, так как их плотность полностью зависит от величины кормового ресурса, то есть плотности насекомых фитофагов (Стадницкий, Рябинин, 1983).

Относительно климатической гипотезы сами авторы признавали опосредованное воздействие изменения климатических условий через кормовой ресурс (Бенкевич, 1984). В то же время нельзя исключать и эффект непосредственного влияния климата на популяцию в связи с вышеприведенными данными о влиянии температуры и влажности на длительность диапазузы и выживаемость гусениц в период их формирования в яйце и переживания холодного периода.

Наибольшую поддержку из факторных имеет трофическая гипотеза. В связи с этим нам представляется необходимым провести анализ пищеварения гусениц непарного шелкопряда и физиологической активности кормового дресвестоя.

## ГЛАВА 6. ПИЩЕВАРЕНИЕ ГУСЕНИЦ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ДРЕВОСТОЯ

Трофические гипотезы вспышек массового размножения насекомых весьма условно можно разделить на две группы.

Одна группа гипотез предполагает, что решающий фактор – препятствующие питанию и токсические вещества в листе, при этом основное внимание уделяется фенолам или танинам (высокомолекулярным фенольным соединениям) (Feeley, 1970; Haukioja, Niemela, 1978).

Другая группа гипотез предполагает, что решающий фактор – питательность поглощаемого корма, то есть, содержание в них усваиваемых данным видом белков, жиров, углеводов, витаминов, либо соотношением этих компонентов (Руднев, 1936; 1962; Ханисламов, 1958; 1959; Гриимальский, 1961; 1971; Ильинский, 1965). В последние десятилетия накопилось большое количество фактов, как подтверждающих, так и опровергающих гипотезы обеих групп.

По литературными данными (Тарчевский, 1977; Генкель, 1982; Тарчевский, Жолкевич, 1989; Мокроносов, Гавриленко, 1992; и др.), листья кормовых растений насекомых-фитофагов крайне неоднородна по своим питательным качествам, как в течение вегетационного периода, так и в течение суток.

Непарный шелкопряд – очень широкий полифаг. Однако наибольшее количество растений, листья которых благоприятны для развития гусениц, относятся к семействам, богатым дубильными веществами (Бенкевич, 1984). Более того, танины проявляют либо аттрактивные, либо фагостимулирующие свойства. Танины при разрушении вакуолей клеток образуют комплексы с белками и углеводами. Белково-таниновые комплексы образуются кислой среде и при pH больше 9 они полностью распадаются (Schultz, Lechowicz, 1986). Этот факт заставил нас обратить внимание на такой показатель, как pH гомогената листы.

Нами было проведено измерение суточного изменения pH гомогената листы бересклета в течение первых двух месяцев вегетативного сезона 1998г. Результаты показывают, что в начале вегетационного периода наблюдается значительное изменение pH листы в течение суток, достигая 0,8, что соответствует изменению концентрации ионов водорода в 6,3 раза. Наибольшее закисление листы происходит днем. Наименьшее – ночью и утром. По мере созревания листа происходит сужение интервала между крайними значениями (до 0,2), причем, происходит это сужение в основном за счет снижения ночной

го максимума pH. В дальнейшем идет общий подъем pH (и дневной и ночной листы). Объяснить причины полученных результатов не входит в нашу задачу. Для нас важно наличие данного явления, которое способно объяснить многие особенности, как ритмы питания гусениц, так и скорости их развития.

Как уже было сказано, белково-таниновые комплексы образуются в кислой среде. О высоком pH среднего кишечника непарного шелкопряда известно давно. По данным отечественных исследователей (Кузнецов, 1948) pH среднего кишечника около 9,3. По данным американских (Keating e.a., 1990; Grogorten e.a., 1993) – более 10. Для американской популяции характерна очень высокая скорость развития и преобладание серого фенотипа. В связи с этим мы провели собственные исследования.

Результаты измерения (Пономарев, 2003) (табл. 3) показывают, что среднее значение pH среднего кишечника гусениц непарного шелкопряда нижневолжской популяции значительно ниже, чем американской и соответствует данным отечественных исследователей.

Таблица 3

Значение pH среднего кишечника гусениц непарного шелкопряда  
(5 возраст) разного фенотипа по окраске гиподермы.

Фенотипы	Темные	N	Серые	N	Рыжие	N
Чистые	9,00±0,04 а	100	9,40±0,04 в	80	9,00±0,04 а	95
Смешанные	9,07±0,08 а	31	9,28±0,06 в	49	8,88±0,08 а	30
Общее значение	9,02±0,04 а	131	9,36±0,04 в	129	8,97±0,04 а	125

Примечание: достоверные различия между фенотипами обозначены разными буквами

При этом pH среднего кишечника гусениц рыжего фенотипа значительно ниже, чем серого, pH среднего кишечника темного фенотипа ближе к параметрам рыжего.

Как мы уже отмечали, синтез меланинов может тормозиться рядом веществ, в том числе, глутатионом и аскорбиновой кислотой. Эти вещества играют активную роль в перекисном окислении липидов мембран (ПОЛ), имеющего важное значение в биологическом окислении.

В нормальных условиях при гомеостазе реакция развивается в стационарном режиме (Тарусов, 1976). Стабилизация осуществляется регулированием

количества свободных радикалов в системе. Различают ферментативное и неферментативное ПОЛ (Сорокина и др., 1997).

К антиоксидантам относятся органические вещества, проявляющие антиокислительную активность. Такими свойствами обладают токоферолы, флавоноиды, антоцианы, каротиноиды, танины, кумарины (глюкозиды), аскорбиновая кислота, некоторые аминокислоты, пептиды (глутатион). Почти все эти соединения не синтезируются насекомыми и поступают к ним с пищей.

Со степенью активности антиоксидантов связана скорость роста гусениц. Количество антиоксидантов растительного происхождения в теле гусениц зависит как от их содержания в корме, так и индивидуальной способности к их всасыванию. Действие антиоксидантов на пищеварение гусениц определяется как их содержанием в кормовом листе, так и pH кишечника (Appel, Maines, 1994). Кроме того, в ряде работ показано, что гусеницы видов, питающихся на листве одной кормовой породы, но в разные сроки, демонстрируют разную степень ориентации на ферментативный и неферментативный ПОЛ (Barbehenn e.a., 2001). Такие же данные получены и для одного вида (непарного шелкопряда) питающегося на разных кормовых породах. При повышенном содержании танинов, флавоноидов и более низком содержании питательных веществ регистрируется ориентация на неферментативный ПОЛ (Lazarevic e.a., 1998).

В связи с этим мы провели анализ усвоения и содержания в теле гусениц одного из антиоксидантов – каротина (табл. 4).

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы. 1) Гусеницы разных популяций и разных микропопуляций одной популяции демонстрируют разную степень настроенности изъятия каротинов из корма. 2) При увеличении концентрации каротинов в корме доля его изъятия не изменяется или изменяется слабо. Увеличение концентрации каротина в теле гусениц приводит к снижению интенсивности роста гусениц. 3) При групповом воспитании отмечается выживание гусениц, ориентированных на более полное изъятие каротинов из корма.

Таблица 4  
Масса гусениц непарного шелкопряда пятого возраста и содержание каротинов в теле гусениц и в экскрементах

Популяция	Масса гусениц, мг	Каротины в теле гусениц, мг%	Каротины в экс-тах, мг%
Урал береза, одиночные	33 $430 \pm 22,5$ а	9,7 $\pm 1,17$ ас	7,8 $\pm 0,79$ а
Урал береза, группа	114 $337 \pm 11,2$ в	11,4 $\pm 0,68$ а	7,1 $\pm 0,56$ а
Волга тополь, одиночные	50 $411 \pm 18,0$ а	6,5 $\pm 0,43$ в	5,5 $\pm 0,55$ в
Волга тополь, группа	55 $341 \pm 13,9$ в	7,9 $\pm 0,73$ вс	3,4 $\pm 0,31$ с
Волга дуб, одиночные	36 $409 \pm 19,2$ а	6,8 $\pm 0,46$ в	3,5 $\pm 0,55$ с
Крым дуб, одиночные	34 $410 \pm 25,7$ а	7,1 $\pm 0,49$ в	3,5 $\pm 0,41$ с
Крым дуб, группа	20 $285 \pm 26,1$ д	9,5 $\pm 0,90$ ас	2,7 $\pm 0,38$ с
Крым дуб, группа, (1)	9 $1407 \pm 169,9$ с	-	3,3 $\pm 1,03$ с
То же, с каротинами (1)*	9 $934 \pm 111,5$ с	-	9,1 $\pm 0,57$ д

Примечание: (1) – гусеницы 6-го возраста; достоверные различия отмечены разными буквами; \* - увеличение концентрации каротина в корме в 3 раза.

В связи с тем, что одна из основных функций меланинов – адсорбция свободных радикалов (Барабай, 2001), (то есть, меланины проявляют антиоксидантные свойства) мы полагаем, что интенсивная откладка эумеланинов в гиподерме и кутикуле связана с выводом меланинов из организма, так как перенасыщение их свободными радикалами приводит к появлению сенсибилизирующих (то есть прооксидантных) свойств меланина.

То есть гусеницы в своем развитии ориентируются на те классы антиоксидантных веществ и их предшественников, содержание которых в данной фазе органогенеза листа является наиболее стабильным. В случае с серым фенотипом – это фенольные аминокислоты. В случае с желтым – природные антиоксиданты (каротины, аскорбиновая кислота, глутатион и др.).

Фенольные аминокислоты находятся в листве в наиболее стабильном состоянии в период активного роста древесины древостоя. В это время отмечается наиболее высокая кислотность гомогената листвы. Природные антиоксиданты – в период снижения физиологической активности древостоя (в это время отмечается наиболее низкая pH листвы) и у медленно растущих деревьев.

То есть, гусеницы серого фенотипа получают преимущество при высокой физиологической активности листвы. Желтого – при низкой. Темного фенотипа

– либо при скорости развития листа, меняющегося из года в год, либо при развитии в условиях высокой разнородности кормовых растений.

Эти данные объясняют тот факт (Чугунин, 1958), что в очень засушливых условиях желтая окраска гусениц может проявляться уже со второго возраста, тогда как обычно это происходит в четвертом, пятом возрастах.

## ГЛАВА 7. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАЗНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

Нами в течение длительного времени (более 10 лет) было прослежено две популяции (зауральская, нижневолжская). Кроме того, периодически выращивались гусеницы западносибирской, северокавказской, южнокыргызской популяций. Анализ данных по всем популяциям (в связи с тем, что выращивание гусениц происходило на одной и той же питательной среде, в одних и тех же гидротермических условиях) показывает, что изменения в фенотипическом составе, скорости развития, массе куколок, смертности являются не модификацией, связанной с условиями выращивания и составом корма, а проявлением генотипа популяции. Высокий уровень колебания численности отмечается в тех микропопуляциях, где наблюдается высокий же уровень колебания показателей развития. При низком уровне колебаний показателей развития и фенотипического состава значительных изменений плотности не отмечается (табл. 5).

Данные по ГТК (гидротермический коэффициент) Селянинова для весенне-летнего периода и соотношение фенотипов в зауральской, нижневолжской и северокавказской популяциях показывают, что рыжий фенотип преобладает в более засушливых биоценотических условиях.

Сравнение полученных результатов показывает, что фенотип гусениц не является расовой или популяционной характеристикой. Изменения в доминировании рыжего либо серого фенотипа отмечается в одной и той же микропопуляции в зависимости от ГТК. При этом морфометрические параметры рыжего фенотипа значительно отличаются от параметров серого и темного (рис. 1). Доля гусениц разных фенотипов и скорость развития гусениц в одной и той же

популяции значительно колеблется в зависимости от года, кормовой породы древостоя и условий ее произрастания.

Таблица 5  
Фенотипический состав и показатели развития двух микропопуляций нижневолжской популяции непарного шелкопряда

Год сбора кладок	Коэф-нт раз-мно-жения	Фенотипы гусениц, %			Смертность, %	Развитие до окукливания (%), дни				Масса куколок самок (мг)
		T	C	P		31-40	41-50	51-60	61-70	
Дубовая микропопуляция										
1995	-	17	12	71	28	51	37	10	2	1218 ± 20 а
1996	2,00	48	21	30	43	37	51	10	2	926 ± 62 с
1997	0,11	35	15	50	64	9	45	26	20	863 ± 31 д
1999	0,03	21	27	51	30	83	17	0	0	1353 ± 72 а
2000	11,4	37	17	46	46	2	17	75	6	924 ± 41 с
2001	3,13	46	8	46	61	8	74	18	0	1102 ± 69 в
Тополевая микропопуляция										
1997	-	40	17	43	31	7	46	35	12	1067 ± 35 в
1999	0,91	54	12	34	32	16	51	27	6	1114 ± 34 в
2000	1,10	45	26	29	26	12	73	11	3	1070 ± 52 в
2001	1,00	47	26	27	26	4	39	48	9	1154 ± 48 в

Примечание: Т – темные, С – серые, Р – рыжие; достоверность различий для массы куколок показана разными буквами

Общей закономерностью в период низкой плотности является увеличение продолжительности развития гусениц, вне зависимости от преобладающего фенотипа, при увеличении ГТК мая-июня в период развития родительского поколения. Эта закономерность полностью согласуется с выводом о привязке развития гусениц к определенной стадии органогенеза листа.

При этом, наряду с изменением скорости развития в разных возрастах при высокой однородности популяции по скорости развития нами отмечено изменение количества возрастов. Причем, доля дополнительного количества возрастов увеличивается при резком увеличении общей продолжительности развития до окукливания и уменьшается при столь же резком сокращении.

Общей закономерностью в период кризиса вспышки во всех популяциях является высокая доля темного фенотипа, отсутствие преобладания серого либо рыжего фенотипа в популяции и большая дисперсия в скорости развития. При

этом различий между разными популяциями по этим показателям практически не наблюдается.

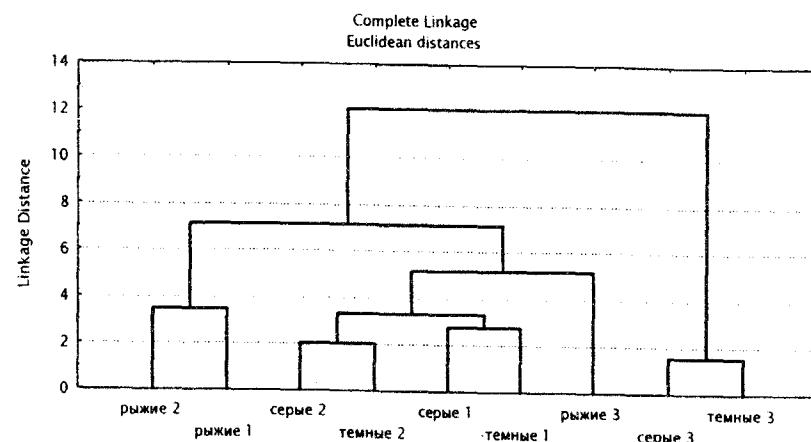


Рис. 1 Размах крыльев имаго самцов из гусениц разных фенотипов дубовой (1), тополевой (2) микропопуляций нижневолжской популяции и березовой (3) микропопуляции зауральской популяции

Результаты длительного выращивания гусениц разных популяций подтверждают выводы, сделанные на основе анализа физиологической активности листьев кормового древостоя и характеристик гусениц разных фенотипов, а также свидетельствуют о существенных различиях между популяциями и микропопуляциями одной популяции при разных абиотических условиях существования и питания гусениц.

## ГЛАВА 8. МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ

Существует много данных о снижении адаптационных способностей межпопуляционных гибридов насекомых (Рукавишников, 1972; Oliver, 1977; Orthosa, 1996; Atembäuster, 1997). Однако в отношении вспышечных видов существует мнение, что при межпопуляционном скрещивании имеет место явление гетерозиса, выражющееся в более высоком уровне выживаемости гусениц и более высокой массе куколок. Полагают, что гетерозис является причиной вспышки (Кохманюк, 1968; 1978; Рожков, 1981; Leonard, 1981; Wallner, 1989).

Результаты наших исследований показали, что ни смертность, ни масса куколок не зависят от типа скрещивания (внутри либо межпопуляционное).

Кроме того, появление устойчивого эффекта гетерозиса возможно только при высокой однородности потомства разных самок в период депрессии в пределах одной микропопуляции. Наши данные показывают, что однородность по про слеженным показателям у потомства разных самок выше в период подъема численности и вспышки, но не в период депрессии. При межпопуляционном скрещивании отмечается увеличение интерсексуальных особей, показатели развития и массы куколок чаще носят промежуточный характер по отношению к показателям родительских популяций.

То есть межпопуляционная гибридизация должна приводить к снижению адаптированности, и соответственно, плотности популяции. С целью проверки этого предположения мы провели полевые эксперименты по внесению кладок из одной популяции в другую. Было проведено три серии экспериментов. Во всех случаях был зафиксирован положительный результат.

Но, во-первых, был выявлен эффект первого года, который другие авторы объясняют действием внесенных яйцеедов (Maksimovic, Sivcev, 1984; Wallner, e.a., 1989; Баранчиков, 1998) и который никак не следовал из принципа межпопуляционной гибридизации. В наших экспериментах яйцеедов в кладках не было. Во-вторых, эффективность в разных условиях была различна. Неустойчивость эффекта может быть связана с разной степенью адаптации донорной популяции к экотопам внесения. Возможно, что высокая эффективность, полученная нами в полевых экспериментах, была связана с тем, что в качестве донорной популяции мы во всех случаях выбирали популяцию, адаптированную к засушливым условиям. Годы проведения экспериментов были либо сухими, либо увлажнение было в пределах нормы.

Проверить это предположение можно только внесением в экотоп куколок для нивелирования воздействия фактора корма на выживаемость донорных особей. Но в отношении непарного шелкопряда это по ряду причин слабо осуществимо. Мы провели такой эксперимент по отношению к летне-осеннему комплексу листогрызущих насекомых (ЛОК) в период вспышки 1999-2000 гг. в Свердловской области. Несмотря на то, что плотность внесения была значи-

тельно ниже (в отношении непарного шелкопряда 1 донорная кладка к 2 аборигенным, в отношении ЛОК 1 донорная куколка к 9 аборигенным), эффект от внесения куколок привел к снижению плотности ЛОК на следующий год до экономически безопасного уровня (с 11 до 2 куколок на м<sup>2</sup> почвы). В контрольных участках сохранялась опасность дефолиации (8 – 10 куколок на м<sup>2</sup> почвы). Но, эффекта первого года не наблюдалось.

## ГЛАВА 9. ЭФФЕКТ ПЕРВОГО ГОДА ВНЕСЕНИЯ КЛАДОК В ОЧАГИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Проведение полевого эксперимента показало, что снижение плотности гусениц в год внесения сопровождается снижением средней скорости развития гусениц и повышенной гибелью не только внесенных, но и аборигенных гусениц. Сходные результаты отмечаются и в литературе (Maksimovic, Sivcev, 1984; Liebhold, Elkinton, 1989). Здесь возможно несколько причин. 1) Повышение смертности от физических контактов, в частности, каннибализм. 2) Повышение заболеваемости гусениц при взаимном заражении в случае ослабленности донорных гусениц. 3) Паразитизм и хищничество. Для устранения влияния двух последних факторов и выяснения возможного влияния совместного выращивания в равных условиях были проведены лабораторные эксперименты по совместному выращиванию гусениц.

Было проведено четыре выращивания – выращивание разных микропопуляций одной популяции (нижневолжская, дуб-тополь и зауральская, береза-береза) и микропопуляций этих двух популяций (береза-тополь и береза-дуб). Во всех случаях смертность на куколке была примерно в 1,5 раза выше контролльной. Во всех случаях отмечалась повышенная гибель темного фенотипа. В то же время, повышение смертности в разных вариантах происходило в разных возрастах – в одних случаях – в младших, в других – в старших.

Кроме того, на осеннюю плотность кладок в древостоях в год внесения донорных кладок может влиять ассортативность скрещивания имаго. Зависимость аттрактивности самок от популяционного происхождения самцов известна

на как для непарного шелкопряда (Бедный, 1988), так и для других видов насекомых (Foster, Roclofs, 1987; Hunt e.a., 1990).

Три серии экспериментов показали достоверную, но неоднозначную ассортативность скрещивания имаго в зависимости от окраски гиподермы гусениц (Пономарев, 1998).

В целом же, несмотря на то, что однозначные выводы делать пока рано, мы должны констатировать, что на структуру и степень выживаемости популяции при внесении в нее донорных кладок влияет не только неадаптированность внесенных гусениц к конкретному ценозу, но и взаимоотношения гусениц разных микропопуляций между собой. То есть, здесь необходимо говорить об этологическом аспекте динамики численности популяции.

## ГЛАВА 10. ГИДРОТЕРМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОРГАНОГЕНЕЗА ЛИСТЫ КОРМОВОГО РАСТЕНИЯ И ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

Из вышеизложенных данных следует несколько логических выводов.

Во-первых, для реализации вспышки необходимо несколько стабильных по гидротермическим условиям весенне-летних периодов (2-3 года) для стабилизации популяции. В случае если происходит постоянное колебание условий, либо несколько влажных лет сменяются несколькими сухими годами и наоборот, сужение нормы реакции популяции не произойдет.

Во-вторых, после этого необходим один, максимум два года условий, увеличивающих однородность развития популяции. То есть, для популяции с преобладанием серого фенотипа гусениц необходим краткий период засушливых условий, которые приведут к элиминации гусениц с медленным развитием в младших возрастах. Для популяции с преобладанием рыжего фенотипа гусениц необходим краткий период более влажных условий, которые приведут к элиминации гусениц с очень быстрым развитием в младших возрастах. Возращение условий к исходным приведет к резкому увеличению выживания особей в связи с тем, что почти все они окажутся в благоприятном интервале органогенеза кормового растения. То есть произойдет собственно вспышка

массового размножения. Рассмотрим справедливость этих построений на конкретных примерах.

Курганская область. Вспышка массового размножения проходила в 1993-1998 гг. Район п. Петухово – (рыжий фенотип гусениц) вспышка реализовалась в 1993-1995 гг. после более влажного, по сравнению с предыдущими шестью годами 1992 года. 1993-1994 гг. были сухими. Район п. Лебяжье – (рыжий фенотип гусениц) вспышка реализовалась в 1995-1997 гг. после влажного 1994 г. В предыдущие семь лет доминировали сухие условия. В районе п. Куртамыш (серый фенотип гусениц) вспышка реализовалась в 1997-1998 гг. Перед вспышкой – два сухих года после трех лет нормального увлажнения.

#### Челябинская область. Уйский лесхоз.

Наложение данных по ГТК на данные по учету кладок в этом лесхозе с 1962 по 1980 гг. (Рафес, 1980) показывают, что рост плотности кладок начался после засушливых условий 1963 и 1965 гг. на фоне нормального увлажнения. Резко оборвали вспышку очень влажные условия 1969 г. Следующий подъем начался в 1977 г. после двух сухих лет, которым предшествовали относительно стабильные пять лет с увлажнением в пределах нормы. Следующая вспышка 1984-1990 гг. (данные Чебаркульской лесной опытной станции) началась после относительно сухого 1982 г., которому предшествовали три года нормальной влажности. В годы вспышки 1984-1990 гг. здесь доминировал серый фенотип гусениц.

Сходные результаты получены и при анализе вспышек массового размножения непарного шелкопряда в других популяциях (нижневолжская популяция; каменск-уральская микропопуляция зауральской популяции; сальская микропопуляция северокавказской популяции; микропопуляции разных высотных поясов южно-кыргызской популяции).

Таким образом, приведенные данные показывают, что в рассмотренных примерах при преобладании серого фенотипа гусениц в популяции вспышка реализуется после 1-2 сухих лет на фоне нормального увлажнения, при преобладании рыжего фенотипа – после 1-2 влажных лет на фоне засушливых усло-

вий. О том, что вспышке предшествуют несколько лет стабильных условий, свидетельствуют и данные других авторов.

В.И. Бенкевич (1962), проанализировав гидротермические условия перед вспышками непарного шелкопряда в Восточной Сибири с начала XX века, пришел к выводу, что «массовому появлению предшествуют 2-5 лет подряд, характеризующиеся низким или близким к норме Н (ГТК) в период развития гусеничной фазы».

Согласно графику площадей очагов непарного шелкопряда и суммы осадков за апрель-июль в Саратовской области, приведенному в статье Н.И. Лямцева и др. (2000), вспышки массового размножения этой популяции проходят и на фоне влажных (им предшествует засушливые 1-2 года), и на фоне сухих условий (им предшествует влажные 1-2 года).

Наконец, в связи с тем, что климатические условия влияют на органогенез листвы опосредовано, через почвенно-эдафические условия произрастания кормового древостоя, стоит привести сведения по изменению радиального прироста древостоев перед вспышкой.

В соответствии с данными R.R. Mason et all (1997), плотность гусениц *Orgyia pseudotsugata* L. и *Choristoneura occidentalis* L. на псевдотусуге резко увеличилась на второй год после увеличения радиального прироста. Перед этим было 4 года стабильных приростов. Дефолиация началась после снижения радиально прироста до среднего значения.

В соответствии с данными И.В. Свидерской, Е.Н. Пальниковой (2002) вспышке сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschvt.) в Нижнем Приангарье в середине 90х годов предшествовали стабилизация индексов ширины годичных колец ели и пихты в течение пяти лет, затем, непосредственно перед вспышкой произошел резкий скачок прироста. В тоже время, у контрольных древостоев, не подвергшихся дефолиации, заметного увеличения радиального прироста перед годами вспышки не произошло.

Согласно дендрохронологическим графикам этих же авторов (Свидерская, Пальникова, 2003), проанализировавших изменение радиального прироста

сосны по двум вспышкам сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius L.*) (в конце 30-х годов и в 1975-1977 гг.), перед вспышкой 1938-1939 гг, в течение 5 лет наблюдался сниженный радиальный прирост, по сравнению с предыдущими 6-ю годами. В 1936 г. отмечается резкое увеличение радиального прироста, далее следует вспышка. В период же вспышки 70-х годов в течение четырех лет перед 1973 г отмечается значительное увеличение радиального прироста, по сравнению с предыдущими 5-ю годами, в 1973 г происходит резкое снижение прироста, далее следует вспышка.

В.Г. Суховольский, Н.В. Артемьева (1992) в результате анализа радиальных приростов сосны обыкновенной (вспышка массового размножения сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius L.*)) и лиственницы сибирской (вспышка массового размножения античной волнянки (*Orgyia antiqua L.*)) пришли к выводу о том, что дефолиации подвергаются те древостои, у которых частота изменения величины радиального прироста незначительна. Не подвергаются дефолиации древостои с высокой частотой изменения радиального прироста.

То есть литературные данные подтверждают наше предположение о важности стабилизации условий за несколько лет до вспышки и кратковременного изменения условий перед вспышкой.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В соответствии с анализом литературных данных и результатами собственных исследований, приведенных в представленной работе, необходимо в первую очередь, заключить, что ряд положений, на основании которых мы разрабатывали популяционно-генетическую концепцию вспышек массового размножения непарного шелкопряда (Пономарев, 1994), оказались не совсем верными.

Во-первых, высокая однородность микропопуляций действительно прослеживается от продромальной фазы вспышки до ее пика. Однако резкое увеличение однородности микропопуляций наблюдается не в период депрессии, а собственно перед самой вспышкой. Этот факт указывает на то, что более важное значение для реализации вспышки имеет не разобщенность микропопуля-

ций в период депрессии, а изменение в состоянии кормового древостоя. В то же время, фактор разобщенности микропопуляций также играет очень важную роль, на что указывает как характер протекания перманентной вспышки непарного шелкопряда в Южном Киргизстане, так и значительные различия в морфометрических и онтогенетических характеристиках прослеженных нами на протяжении длительного времени разных микропопуляций одних и тех же популяций. При этом разобщенность микропопуляций может быть связана не только с пространственной изоляцией микропопуляций, но и с различной скоростью онтогенеза особей на разных кормовых породах древостоя и в разных гидротермических условиях произрастания одной кормовой породы.

Во-вторых, реализация вспышки массового размножения происходит не при ухудшении физиологического состояния кормового древостоя в ходе изменения солнечной активности и засухи, а после резкого кратковременного изменения гидротермических условий на фоне условий стабильных. При этом вспышку могут спровоцировать засуха и более влажные условия.

В третьих, предложенный нами метод предотвращения вспышек массового размножения непарного шелкопряда, основанный на увеличении гетерогенности популяции путем внесения кладок из других популяций, как показали результаты ряда полевых экспериментов, не всегда дает устойчивый однозначный результат в связи с более низким (и разным) уровнем адаптированности донорной популяции к биогеоценозу внесения. Однако во всех случаях результат был положительным, что позволяет, при дальнейшей отработке критериев выделения донорной популяции, рассчитывать на разработку метода с устойчиво предсказуемым результатом.

В целом же, основные положения концепции, а именно: вспышка массового размножения происходит в популяциях с узкой нормой реакции, затухает при увеличении нормы реакции популяции, очень важное значение для реализации потенциала вспышки имеет состояние кормового древостоя - в результате проведенных исследований подтвердились.

Таким образом, на основании литературных данных и проведенных нами исследований установлено:

1. Микропопуляции непарного шелкопряда на разных кормовых породах и в разных гидротермических условиях произрастания одной кормовой породы в пределах одной популяции в период депрессии и подъема численности значительно отличаются друг от друга, как по общим морфофизиологическим показателям, так и по их динамике в разные годы.

2. Эти различия обусловлены ориентацией в своем развитии основной массы особей микропопуляции как на разные фазы органогенеза листа кормового древостоя, так и на разные классы анти- и прооксидантных соединений, регулирующих окислительно-восстановительную активность пищеварения гусениц.

3. В период кризиса вспышки отсутствуют какие-либо значимые отличия не только между разными микропопуляциями одной популяции, но и между достаточно удаленными популяциями по морфометрическим и онтогенетическим показателям развития особей популяции.

4. Вспышку массового размножения непарного шелкопряда провоцирует не засуха, как таковая, а кратковременное изменение гидротермических условий после стабильного в течение нескольких лет гидротермического режима произрастания кормового древостоя. При этом вспышку может спровоцировать и засуха и более влажные условия.

5. Вспышка массового размножения является необходимым элементом существования популяции на данном ареале, призванным увеличить норму реакции популяции для выживания в периодически непредсказуемых условиях.

6. Существует реальная перспектива разработки биологического метода предотвращения вспышек массового размножения насекомых-фитофагов, в частности, непарного шелкопряда, основанного не на истребительной стратегии, на изменении адаптационных характеристик популяций.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ РАБОТЫ

Колтунов Е.В., Пономарев В.И., Федоренко С.И. Воздействие вспышек массового размножения непарного шелкопряда на структурно-функциональные особенности биогеоценозов Урала, нарушенных антропогенными факторами // Динамика лесных фитоценозов и экология насекомых – вредителей в условиях антропогенного воздействия. Свердловск: УрО АН СССР, 1991. С. 111 -127.

Колтунов Е.В., Пономарев В.И., Федоренко С.И. Популяционная экология непарного шелкопряда в лесных экосистемах Урала, нарушенных антропогенными факторами // Динамика лесных фитоценозов и экология насекомых – вредителей в условиях антропогенного воздействия. Свердловск: УрО АН СССР, 1991. С. 128-143.

Пономарев В.И. Взаимосвязь степени дефолиации древостоя и морфометрических параметров самок непарного шелкопряда // Проблемы рационального использования, воспроизводства и экологического мониторинга лесов: Информационные материалы. Свердловск, 1991. С. 117-119.

Колтунов Е.В., Федоренко С.И., Пономарев В.И. Ранговые параметры факторов устойчивости березовых лесов Урала к дефолиации листогрызуцими насекомыми в условиях антропогенного воздействия // Техногенные воздействия на лесные сообщества и проблемы их восстановления и сохранения. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 124-134.

Пономарев В.И. Влияние особенностей генотипа непарного шелкопряда на реализацию вспышки массового размножения // Техногенные воздействия на лесные сообщества и проблемы их восстановления и сохранения. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 135-140.

Колтунов Е.В., Пономарев В.И., Федоренко С.И. Особенности взаимоотношений «дерево-насекомое» в условиях антропогенного воздействия // Материалы IV Совещания энтомологов Урала «Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала». Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 69-71

Пономарев В.И. Влияние экологических факторов на соотношение фенотипов в природных популяциях непарного шелкопряда // Материалы IV Совещания

щания энтомологов Урала «Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала». Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 155-157.

Колтунов Е.В., Пономарев В.И., Федоренко С.И. Механизмы организации пространственной структуры популяции непарного шелкопряда в условиях антропогенного воздействия // Материалы VI Совещания «Вид и его продуктивность в ареале». Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1993. С. 242-243.

Пономарев В.И., Миронов М.В. К вопросу об адаптационном характере полиморфизма непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) // Материалы VI Совещания «Вид и его продуктивность в ареале». Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1993. С. 249-251.

Пономарев В.И. Экологические и генетико-популяционные особенности непарного шелкопряда // Екатеринбург: УрО РАН, 1992. 60с.

Пономарев В.И. Популяционно-генетические особенности вспышки массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) Экология, 1994. № 5. С. 81-85.

Пономарев В.И. Влияние pH листвы на выживание гусениц непарного шелкопряда // Проблемы энтомологии в России. Сборник научных трудов XI Съезда Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург: РАН, 1998. Т. II. С. 83-85.

Пономарев В.И. Экологическая пластичность популяций непарного шелкопряда в различные фазы динамики численности// Колтунов Е.В., Пономарев В.И., Федоренко С.И. Экология непарного шелкопряда в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. С. 98-159.

Пономарев В.И. Снижение численности непарного шелкопряда методом увеличения пластичности популяции // Беспозвоночные животные Южного Западного Урала и сопредельных территорий. Материалы Всероссийской конференции. Курган, 1998. С. 260-262.

Пономарев В.И. Взаимосвязь физиологического возраста листья кормового растения и онтогенеза гусениц непарного шелкопряда // Сохранение и за-

щита горных лесов. Материалы международного симпозиума. Ош, 1999. С. 98 - 102.

Пономарев В.И. Несколько замечаний к экологии зауральской популяции непарного шелкопряда// Лесопатологическая обстановка в лесном фонде Уральского региона. Екатеринбург, 2001. С.87-93.

Андреева Е.М., Пономарев В.И. Связь эффекта группы с состоянием популяции и составом корма на примере непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) // Леса Евразии в третьем тысячелетии: Материалы междунар. конф. М., 2001. Т.2. С.36-37.

Пономарев В.И., Андреева Е.М. Трофические показатели питания гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) при разной плотности выращивания на искусственной питательной среде // Материалы V Всероссийского популяционного семинара «Популяция, сообщество, эволюция». Казань, 2001. Ч I. С. 162-164.

Пономарев В.И., Андреева Е.М., Севрюгина Т.М. Связь суточной и сезонной динамики биохимического состава листьев кормового растения с онтогенетическими, морфометрическими и трофическими показателями гусениц испарного шелкопряда // Лесной комплекс: состояние и перспективы развития Брянск, 2001. Вып. 1. С. 22-26.

Пономарев В.И., Соколов С.Л. Опыт использования метода принудительного повышения уровня полиморфизма популяции для снижения плотности летне-осеннего комплекса листогрызущих насекомых // Лесной комплекс: состояние и перспективы развития. Брянск, 2001. Вып. 1. С. 26-29.

Соколов С.Л., Пономарев В.И. Летне-осенний комплекс листогрызущих насекомых в Свердловской области в 1999 – 2000 гг. // Проблемы устойчивого функционирования лесных экосистем. Материалы всероссийской конференции Ульяновск, 2001. С. 134-137.

Колтунов Е.В., Пономарев В.И., Федоренко С.И. О введении карантинного против азиатской расы непарного шелкопряда //Лесное хозяйство, 2001 № 4 С 43-46.

Андреева Е.М., Пономарев В.И., Орозумбеков А.А. Непарный шелкопряд в горных лесах Кыргызстана // Экологические проблемы горных территорий: Материалы междунар. науч. конф. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2002. С. 118-122.

Пономарев В.И. Биоценотический аспект колебаний численности непарного шелкопряда (*Lymantria dispar L.*) // Исследование лесов Урала: Материалы научных чтений, посвященных памяти Б.П. Колесникова. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. С. 58-64.

Пономарев В.И., Орозумбеков А.А., Токторалиев Б.А., Султанов Р.А., Ашимов К.С. Проблемы борьбы с непарным шелкопрядом в Южном Кыргызстане // Исследования живой природы Кыргызстана. Бишкек: НАН КР, 2002. С. 3-9.

Орозумбеков А.А., Пономарев В.И., Токторалиев Б. А. К экологии непарного шелкопряда Южного Кыргызстана // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. М.: МГУЛ, 2002. 318. С. 138-145.

Севрюгина Т.М., Пономарев В.И. Связь усвоения и содержания каротинов в теле и развития гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar L.*) // Проблемы глобальной и региональной экологии. Материалы конф. Екатеринбург, 2003. С. 241-245.

Пономарев В.И. Физиологический возраст листвы кормового растения и выживаемость гусениц непарного шелкопряда // Экология, 2003. № 5. С. 387-391.