

На правах рукописи
Напалкова

Напалкова Виктория Валерьевна

**ВЛИЯНИЕ АНОМАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ НА
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА
LYMANTRIA DISPAR (L.) В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ И ДИНАМИКУ
ЕГО ПЛОТНОСТИ В ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ НА СЕВЕРНОЙ
ГРАНИЦЕ АРЕАЛА**

06.03.02 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2018

Работа выполнена в ФГБУН Ботанический сад
Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук
Пономарев Василий Иванович

Официальные оппоненты: Селиховкин Андрей Витимович – доктор биологических наук, профессор ФГБОУ ВО "Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова", кафедра защиты леса, древесиноведения и охотоведения, заведующий;

Ермолаев Иван Владимирович – кандидат биологических наук, ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», кафедра ботаники, зоологии и биоэкологии, доцент.

Ведущая организация: ФГБНУ «Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения РАН»

Защита диссертации состоится «13» декабря 2018 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 212.281.01 при ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» по адресу: 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37, ауд. 401.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» (www.usfeu.ru)

Автореферат разослан 24 октября 2018 г.

A - 1848

Ученый секретарь
диссертационного совета
канд. с.-х. наук, доцент

Маг

Магасумова Альфия Гаптрауфовна

Научная библиотека
УГЛТУ
г. Екатеринбург

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследований. Непарный шелкопряд является одним из наиболее хозяйственно значимых вредителей лесных насаждений, дающим грандиозные вспышки массового размножения (Воронцов, 1982).

Ареал непарного шелкопряда в широтном градиенте простирается от 20 до 60° северной широты (Giese, Schneider, 1979). Одним из основных факторов, определяющих северные границы ареала этого вида, является возможность получения суммы эффективных температур (СЭТ), необходимой для формирования эмбриона и успешной зимовки. СЭТ, необходимая для формирования эмбриона и развития постэмбриональных стадий, является также одним из основных предикторов в прогнозных моделях изменения ареала этого вида при глобальном изменении климата и инвазиях на другие континенты (Matsuki, 2001; Vanhanen, 2007; Ясюкевич и др., 2013). Уточнение адаптационных механизмов выживания непарного шелкопряда на северных границах ареала позволит значительно увеличить точность прогноза вспышек массового размножения и изменение ареала вида при глобальном изменении климата.

Актуальность темы обусловлена как фундаментальным значением, т.е. необходимостью выявления закономерностей влияния аномальных температурных условий на адаптационные характеристики насекомых в зависимости от широтного градиента, так и практической значимостью, в области увеличения точности прогноза вспышек массового размножения и изменения ареала вида.

Степень разработанности темы исследований. В исследованиях, посвященных влиянию модифицирующих факторов на популяционные характеристики непарного шелкопряда, в основном проводили изучение гидротермических и трофических условий (Feeny, 1970; Бенкевич, 1984; Mattson, Haak, 1987; Лямцев, Дмитриева, 1998; van Asch, Visser, 2007). Исследования по влиянию температурных условий, в частности, на раннеэмбриональную стадию сводились в основном к вычислению СЭТ, необходимой для созревания и успешной зимовки эмбриона непарного шелкопряда. В тоже время влияние дополнительных СЭТ на развитие последующих стадий онтогенеза этого вида в мировой литературе не отмечено.

Влияние аномальных температурных условий рассматривали в основном, с точки зрения набора сумм температур необходимых для развития, а работы, посвященные влиянию экстремальных температур на морфофизиологические показатели непарного шелкопряда единичны (Конииков, 1978; Limbu et al., 2017).

Влияние аномальных температурных условий на северной границе ареала популяции этого вида на динамику численности практически не изучали.

Диссертация является законченным научным исследованием.

Цель и задачи исследований. Целью исследований являлось изучение влияния дефолиации в период вспышки массового размножения непарного шелкопряда на санитарное состояние насаждений на северной границе его

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Литературный обзор

В данной главе на основании источников литературы приведены систематика вида, ареал его распространения, кормовые предпочтения, описание морфологии и развития непарного шелкопряда.

На основе литературных данных проведен анализ:

- факторов, влияющих на динамику численности лесных насекомых, которые принято делить на две группы: модифицирующие и регулирующие;
- типов вспышек массового размножения вредителей и характер их протекания.

Для объяснения причин вспышек массового размножения насекомых филофагов рассмотрено несколько гипотез и предикторов, определяющих успешность онтогенеза гусениц.

Глава 2. Объекты и методы исследования

Объектами исследования были зауральская, западносибирская, нижневолжская, южнокыргызская и южно-казахстанская географические популяции непарного шелкопряда.

По литературным данным в главе приведены краткие характеристики популяций непарного шелкопряда, лесорастительные условия районов обитания вида. Представлены таксационные показатели насаждений районов (территорий) полевых исследований.

В ходе работы проводили полевые и лабораторные исследования. Во время полевых исследований проводили: мониторинг санитарного состояния насаждений в районе вспышки массового размножения 2005-2011 гг., мониторинг плотности на основании осеннего учета кладок; мониторинг отрождения кладок для учета успешности перезимовки; феромонный мониторинг (Болезни и вредители..., 2004).

При изучении популяционных характеристик непарного шелкопряда в лабораторных условиях были использованы кладки двух популяций: зауральской и нижневолжской. Выращивание начинали в период дружного отрождения гусениц (доля отродившихся гусениц за 2 дня не менее 2/3 от общего количества яиц, выставленных на отрождение (не менее 300 шт.) и проводили в климатической камере при 25°C, влажности 60%, режиме освещения «день/ночь» - 16/8, на искусственной питательной среде (ИПС) (Ильиных, 1996).

Обработку данных проводили в программе Excel из пакета программ MS Office для Windows. Для статистической обработки материала использованы биометрические методы с применением элементарной описательной статистики, дисперсионного анализа в стандартном пакете программ StatSoft

STATISTICA 6.0. for Windows. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой.

Глава 3. Результаты исследования

3.1 Влияние дефолиации насаждений во время вспышки массового размножения непарного шелкопряда на их санитарное состояние на северной границе ареала

Анализ данных по дефолиации, зафиксированных сотрудниками лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Ботанического сада Уральского отделения Российской Академии Наук во время вспышки массового размножения приведен.

Значительная дефолиация на постоянных пробных площадях (ППП) (более 50%) была зафиксирована в 2006, 2009, 2010 и 2011 гг. Более значительная дефолиация (свыше 75%) зафиксирована в 2010 г. на ППП №5 и №6. Дефолиация в 2007 и 2008 гг была незначительной в связи с аномально низкими температурами вегетационного сезона в период развития гусениц младших возрастов. Эти аномально низкие температуры могли быть основной причиной затяжной эруптивной фазы вспышки (Пономарев и др, 2016).

В таблице 1 приведены данные по санитарному состоянию насаждения перед вспышкой, на год кризиса вспышки и через каждые три года после вспышки. Данные показывают, что на 2005 г насаждения на всех ППП относились к категории здоровых. После вспышки массового размножения они перешли в категорию ослабленных, через 3 года (2015 г) насаждения на двух площадях (№3, №4) были сильно ослаблены, на ППП №5, №6 – ослабленные, еще через 3 года (2018 г) на всех площадях насаждения относились к сильно ослабленным.

Таблица 1. - Динамика санитарного состояния насаждений в очагах массового размножения непарного шелкопряда в устойчиво свежих лесорастительных условиях

ППП/год	2005	2012	2015	2018
	Санитарное состояние			
ППП 3	1,4	2,0	2,7	2,7
ППП 4	1,1	2,1	2,6	2,8
ППП 5	1,1	2,0	2,4	2,6
ППП 6	1,4	2,0	2,3	2,7

Были проанализированы 2 категории дефолиации: 50% и менее и 75% и более. Результаты, приведенные в таблице 2, показывают, что все деревья, подвергшиеся в 2010 г. дефолиации как значительной, так и незначительной, до вспышки массового размножения относились к категории здоровые либо ослабленные. У деревьев с небольшой степенью дефолиации (50% и менее) состояние ухудшилось незначительно, в то время как у деревьев с дефолиацией 75% и более ухудшение санитарного состояния более значимое. Учитывая, что

деревья находятся на одних и тех же площадях, резкое ухудшение санитарного состояния деревьев, подвергшихся значительной дефолиации связано именно с ее последствиями. Одна из причин – поражение бактериальной водянойкой (Пономарев и др., 2013).

Таблица 2. - Динамика санитарного состояния деревьев, подвергшихся разной степени дефолиации

Степень дефолиации	ПППЗ		ППП4		ППП5		ППП6	
	2005 год	2018 год	2005 год	2018 год	2005 год	2018 год	2005 год	2018 год
	Санитарное состояние							
Дефолиация 50% и ниже	1,2±0,5a	2,0±1,3a	1±0,3a	2,2±1,2a	-*	-	-	-
Дефолиация 75% и выше	1,5±0,5a	3,2±1,3b	1,2±0,3a	3,6±1,2b	1,2±0,3	2,5±1,2	1,4±0,5	2,6±1,0

Примечание: * – дефолиация менее 50% в 2010 г отсутствует. Достоверные различия ($P < 0,05$) в пределах одного года мониторинга показаны разными буквами

Таким образом, анализ последствий дефолиации непарным шелкопрядом насаждений в период вспышки массового размножения на северной границе ареала показал, что данное явление приводит к значительному ослаблению насаждений, что требует проведения мероприятий по предотвращению дефолиации. Такие мероприятия проводят на основании прогнозов, которые включают в себя и анализ влияния абиотических факторов на популяционные показатели филофага.

3.2 Реакция гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) на температурный стресс в зависимости от широтного градиента ареала популяции

В данном пункте рассмотрены результаты эксперимента, в течение которого кратковременное резкое изменение температуры до критической приводит к стрессированию насекомого.

Ранее проведенные в лаборатории эксперименты по влиянию стрессового температурного воздействия, посредством кратковременных циклически повторяемых резких изменений (увеличений) температуры, на особей популяции непарного шелкопряда с северной границы ареала (зауральская популяция) (кладки 2009 – 2010 гг.) показали, что реакция гусениц на тепловой стресс во всех случаях выражалась в увеличении процента выживших гусениц, достоверном снижении массы куколок самок, значительном увеличении количества темноокрашенных гусениц. Установлено отсутствие различий по скорости развития. Биохимический анализ показал, что при тепловом стрессе во всех случаях происходит увеличение активности ДОФА-оксидазы. Было сделано предположение, что повышение выживаемости гусениц связано с активизацией ПОЛ (Пономарев и др., 2014).

Позднее было принято решение повторить проведенные эксперименты по тепловому стрессированию и расширить их, добавив варианты с холодным стрессированием для оценки неспецифического действия стресса разной направленности, но одной природы.

В результате эксперимента, сравнивая реакции на температурное стрессирование особей исследуемых популяций, отмечено, что наблюдаются изменения морфологических показателей в ответ на тепловой стресс: рост выживаемости (таблица 3), снижение каннибализма. Значительные изменения в вариантах холодного стресса по сравнению с контролем отсутствуют. Исходя из этого, можно сделать вывод, что усиление перекисного окисления липидов мембран не является единственной причиной повышения выживаемости при тепловом стрессе, как было предположено ранее (Пономарев и др., 2009). Отличия в реакции на тепловой стресс у гусениц разных популяций могут быть связаны с широтным происхождением популяции.

Таблица 3. - Выживаемость гусениц непарного шелкопряда из двух географических популяций до окукливания при регулярном температурном стрессировании

Вариант	Выживаемость гусениц, %					
	Зауральская популяция			Нижневолжская популяция		
	N	Выживаемость	Каннибализм	N	Выживаемость	Каннибализм
Контроль	6	6 a	52	45	45 c,d	25
Тепловой	22	22 b	5	58	58 d	10
Холодовой	14	14 a,b	43	34	34 c	20

Примечание: *- разными буквами отмечены достоверные отличия внутри популяции, $\chi^2, p < 0.05$

3.3 Различие СЭТ, необходимой для развития непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в зависимости от широтного происхождения популяции

В связи с тем, что изменение выживаемости при тепловом стрессе непарного шелкопряда может зависеть от широтного происхождения популяции, был проведен анализ длительности развития активных стадий непарного шелкопряда в разных частях ареала на основании данных феромонного мониторинга.

Получение необходимого количества тепла в регионах с выраженной сезонностью определяет успешность завершения активных фаз и подготовки к переживанию неблагоприятного периода в различных формах покоя (от оцепенения до диапаузы). Для оценки этого показателя обычно прибегают к подсчету СЭТ.

Классически считается, что для устойчивого существования популяции непарного шелкопряда необходимо около 1200 гр*дн (Кожанчиков, 1950; Ильинский, 1965). Для завершения развития от весеннего поздне-

эмбрионального доразвития до имагинальной стадии требуется СЭТ равная 930–990 гр•дн при пороге развития 7°C.

Теплообеспеченность за вегетационный сезон в северной части ареала находится на границе и даже ниже (согласно классическим представлениям) необходимого для сохранения присутствия вида в этих регионах (рисунок 1), однако это не препятствует ни сохранению ареала на этих территориях, ни возникновению вспышек массового размножения.

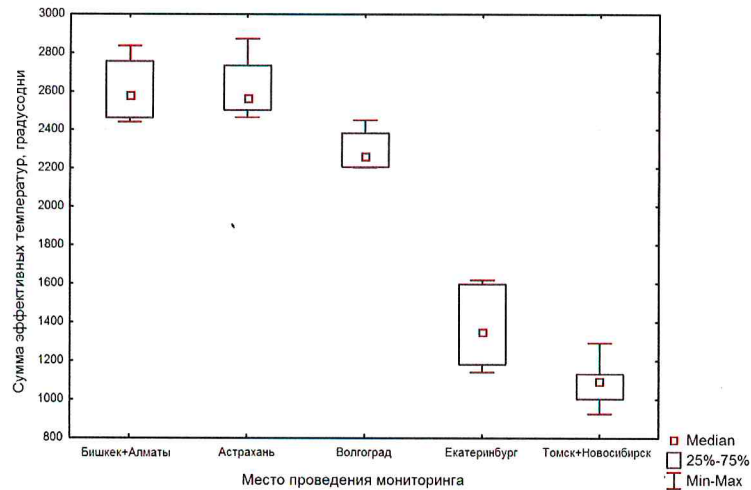


Рисунок 1 – Диапазон теплообеспеченности за вегетивный сезон в районах проведения наблюдений в годы мониторинга (порог 7°C)

Основываясь на результатах феромонного мониторинга был проведен расчет СЭТ, полученных для достижения имагинальной стадии особями из 7 точек, сопряженных с разными частями ареала: северной частью – Екатеринбург; Томск, Новосибирск; центральной – Волгоград, Астрахань; южной – Бишкек, Алма-Ата. При проведении анализа были использованы как собственные данные, так и данные, полученные сотрудниками лаборатории и привлеченные из литературных источников (Ильиных, Кривец, 2011). На рисунке 2 указаны средние значения СЭТ развития до стадии имаго.

Расчет СЭТ, необходимой для достижения имагинальной стадии, на основании феромонного мониторинга показал, что в северной части ареала СЭТ развития значительно ниже, чем в центральной и южной частях ареала. Это может быть обусловлено как прессом отбора, элиминирующего особей с длительным развитием, так и адаптационными характеристиками популяции.

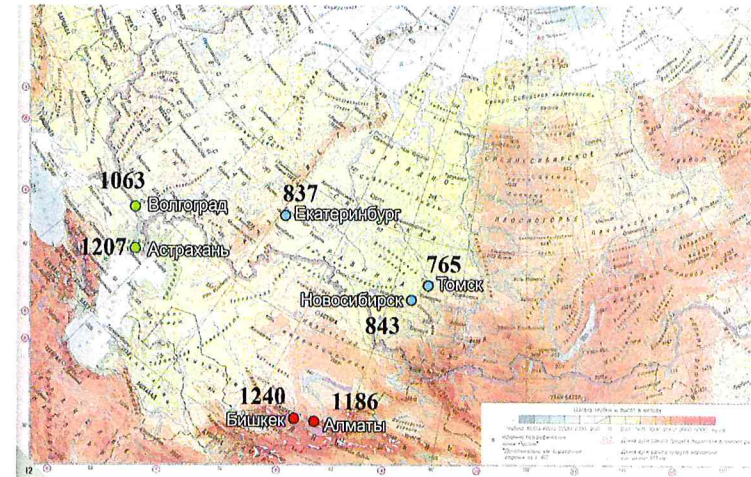


Рисунок 2 – Средние значения СЭТ развития до стадии имаго.

3.4 Зависимость морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) от температурных условий в период эмбрионального развития

В связи с тем, что наиболее уязвимая стадия по СЭТ на северной границе ареала – формирование эмбрионов, значительный интерес представляло исследование влияния летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами на показатели развития.

В ходе эксперимента проанализировано влияние СЭТ, получаемой на эмбриональной стадии развития, на морфофизиологические показатели особей непарного шелкопряда из двух популяций разного широтного происхождения в постэмбриональный период.

Были установлены, во-первых, сам факт наличия такого влияния, что раньше было не известно, во-вторых, более значительное влияние минимальной летне-осенней СЭТ, необходимой для формирования эмбрионов, на длительность развития гусениц из популяции северного происхождения (зауральской), в отличие от гусениц из популяции южного происхождения (нижневолжской) (таблицы 4, 5).

Сделано предположение, что выраженная реакция гусениц популяции из северной части ареала на снижение летне-осенней СЭТ, получаемой эмбрионами, может быть адаптивным признаком, связанным с периодическим риском недополучения потомством летне-осенней СЭТ, необходимой для завершения формирования эмбриона до наступления холодов в этой части ареала.

Таблица 4. - Показатели развития гусениц и масса куколок особей непарного шелкопряда, выращенных в групповом режиме из кладок, собранных в ареале зауральской популяции и получивших различные СЭТ в летне-осенний период после откладки яиц

Показатели	Кладки 2011 г.				Кладки 2012 г.			
	ИПС		ИПС Fe ²		ИПС		ИПС Fe ²	
	Питательная среда							
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни				ИПС			
N исходное, шт.	620	980	620	980	430	1230	430	1230
	100	75	100	75	100	80	100	80
Длительность развития до 3 возраста, дни	20,3±0,5a	22,3±0,6b	12,2±0,3a	13,3±0,4b	20,2±0,6a	25,6±0,8b	15,3±0,5a	21,8±0,7b
Выживаемость до 3 возраста, %	62	57	96	99	73	60	78	75
Развитие до окукливания ♀, дни	55,5±1,5	52,8±2,4	36,5±0,7a	38,4±0,6b	48,3±1,2a	54,4±1,2b	41,6±1,0a	49,1±1,0b
Развитие до окукливания ♂, дни	50,5±2,0	55,4±2,9	31,7±0,5	31,9±0,6	44,1±0,8a	53,7±3,5b	39,5±1,0a	46,1±1,3b
Масса куколки ♀, мг	1061±77	981±51	1310±43	1334±59	1016±49a	830±70 b	806±47	837±47
Масса куколки ♂, мг	391±83	327±21	526±16a	479±15b	432±14a	342±25b	376±15	386±33
Выживаемость до окукливания, %	34	31	89	97	65	47	77	70

Примечание: данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; статистически значимые различия внутри ежегодного варианта среды (p < 0,05) показаны разными буквами; статистически значимых различий по выживаемости и половому индексу не установлено.

Таблица 5. - Показатели развития гусениц и масса куколок непарного шелкопряда, выращенных в одиночном и групповом режиме из кладок, собранных в ареале нижневолжской популяции и получивших различные СЭТ в летне-осенний период после откладки яиц

Показатели	Кладки 2012 г.				Кладки 2013 г.			
	Групповое выращивание		ИПС Fe ²		Групповое выращивание		ИПС	
	Питательная среда							
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни				ИПС			
N исходное, шт.	1500	1900	1500	1900	430	1230	430	1230
	100	80	100	80	100	100	50	50
Развитие до 3 возраста	21,2±0,8	19,5±0,8	21,0±0,7	20,4±0,1	20,2±0,9	19,7±0,5	16,7±0,6	17,7±0,7
Выживаемость до 3 возраста, %	54	74	53	66	82	85	92	94
Развитие до окукливания, дни, ♀	62,8±4,0	65,3±3,7	50,6±1,5	47,1±1,3	62,3±1,4a	69,1±1,7b	61,8±1,7a	67,9±2,3b
Развитие до окукливания, дни ♂	54,0±2,3	49,0±3,6	47,1±1,4	45,1±1,4	58,0±1,5	60,1±1,0	57,4±2,4	63,4±2,5
Масса куколки ♀, мг	598±77	626±99	1109±80	1262±79	992±64	844±60	1418±109	1237±122
Масса куколки ♂, мг	254±11	343±49	435±25	421±23	377±22	335±18	432±29	398±30
Выживаемость до окукливания, %	9	20	47	52	64	69	82	82

Примечание: данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; статистически значимые различия внутри ежегодного варианта среды (p < 0,05) показаны разными буквами; статистически значимых различий по выживаемости не отмечено.

Данные исследования показывают, что снижение СЭТ, необходимой для прохождения полного цикла онтогенеза на северной границе ареала связано не только с отбором по скорости развития гусениц, но и с изменением адаптационных характеристик.

3.5 Возможное влияние летне-осенних сумм эффективных температур на динамику плотности популяции непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) на северной границе ареала

В связи с выводом, полученным в предыдущем пункте, возникает необходимость анализа возможных модифицирующих факторов, влияющих на изменение плотности непарного шелкопряда на северной границе ареала.

Практически одновременно в 2016 г. во всех областях вдоль северной границы ареала непарного шелкопряда в Зауралье (зауральская популяция, последняя вспышка затухла в 2012 г.) и в Западной Сибири (Тюменская обл. и г. Тюмень) (западносибирская популяция, эруптивная фаза началась в 2012 г.) было зафиксировано образование новых очагов с угрозой средней, сильной и сплошной дефолиации в 2017 г.

Кроме того, резко увеличилась плотность популяции и в г. Екатеринбурге. Плотность в центре города в парках составила – 1,5–3,0 кладки/дерево березы; на периферии города в парках – 0,2–0,8 кладки/дерево березы; в примыкающих к городу лесных насаждениях – 0,03 кладки/дерево березы (таблица 6). Такой высокой плотности этого вида в Екатеринбурге не фиксировали за все время наблюдений.

Таблица 6. - Динамика плотности популяции на эмбриональной стадии развития непарного шелкопряда в г. Екатеринбурге, его окрестностях и на постоянных пробных площадях в Каменск-Уральском районе

Год учета	Плотность популяции на эмбриональной стадии развития кладок, шт./дер.		
	Каменск-Уральский р-н*	Екатеринбург**	Пригород г. Екатеринбурга***
2011	6,57±1,30	<0,008	0,01
2012	0,11±0,04	<0,008	0,005
2013	0,13±0,02	0,03	0,01
2014	0,03±0,01	0,008	0,005
2015	0,03±0,01	<0,008	<0,005
2016	0,46±0,06	0,73	0,04
2017	0,07±0,01	0,04	0,02

Примечание: * Усредненные данные со стандартной ошибкой по семи постоянным пробным площадям (ППП) (около 800 деревьев); ** Данные по мониторингу парка им. 50-летия ВЛКСМ (периферия г. Екатеринбурга, около 250 деревьев березы); *** - Сосново-березовые насаждения (15 км к юго-западу от города).

Резкое увеличение плотности популяции произошло после двух прохладных вегетационных сезонов. В этом отношении условия вегетационных сезонов 2014–2016 гг. в г. Тюмени незначительно отличаются от условий г. Екатеринбурга – комфортные температурные условия для развития гусениц младших и средних возрастов и низкие температуры в период формирования эмбрионов (таблица 7).

Анализ традиционного модифицирующего фактора – засухи – показал, что данное явление не является модифицирующим фактором, спровоцировавшим образование значительных площадей очагов непарного шелкопряда в Свердловской и Тюменской обл. в 2016 г. Вегетационные сезоны 2014-2015 гг. были не только прохладными, но и дождливыми (таблица 8).

Таблица 7. - Температура в вегетационные сезоны 2013-2016 гг. (по данным метеостанций г. Тюмени и г. Екатеринбурга)

Метеостанция	Месяцы	Годы							
		2013		2014		2015		2016	
		°C	Δ*	°C	Δ	°C	Δ	°C	Δ
г. Тюмень	май	11,6	0,3	14,6	3,3	13,3	2,0	13,5	2,2
	июнь	18,6	1,5	16,3	-0,8	19,7	2,6	17,5	0,4
	июль	19,7	0,7	14,4	-4,6	15,4	-3,6	20,2	1,2
	август	17,6	1,7	17,2	1,3	13,3	-2,6	23,0	7,1
г. Екатеринбург	май	9,6	-1,5	12,5	1,6	13,4	2,1	12,2	0,9
	июнь	17,3	0,8	16,6	-0,5	20,0	2,9	17,2	0,1
	июль	19,4	0,4	14,6	-4,2	16,4	-2,4	19,8	1,0
	август	17,1	1,3	18,1	2,3	13,1	-2,7	21,8	5,4

Примечание: * – отклонение от средней многолетней нормы согласно данным метеостанций.

Таблица 8. - Количество осадков в вегетационные сезоны 2011-2016 гг. по данным метеостанций г. Тюмени и Екатеринбурга

Метеостанция	Период	Количество осадков в разные годы											
		2011		2012		2013		2014		2015		2016	
		мм	%*	мм	%	мм	%	мм	%	мм	%	мм	%
Тюмень	май-июнь	137	137	52	52	98	98	87	87	135	135	64	64
	июль-август	88	59	46	31	165	111	160	107	147	99	87	56
Екатеринбург	май-июнь	132	106	84	67	108	86	148	118	153	122	52	42
	июль-август	111	68	86	53	83	51	186	114	236	145	55	34

Примечание: * – проценты от средней многолетней (согласно данным метеостанции) нормы осадков.

Мониторинг площадей очагов в вегетационный сезон 2017 г. показал, что очаги в насаждениях, в которых предыдущая вспышка затухла в 2012 г. (Челябинская область; юг, юго-запад Свердловской области) оказались нереализованными и плотность кладок осенью 2017 г. здесь значительно упала, в то время как на юго-востоке Свердловской области и на севере Тюменской области была отмечена значимая дефолиация и плотность кладок осенью 2017 г. продолжала оставаться очень высокой, не смотря на прохладный вегетационный сезон 2017 г.

Снижение плотности кладок также наблюдалось и в городских насаждениях г. Екатеринбурга.

Ведущим модифицирующим фактором, спровоцировавшим появление значительных площадей очагов на северной границе ареала в 2016 г., могли быть низкие температуры во второй половине вегетационных сезонов 2014–2015 гг., которые привели как к элиминации особей популяции с большой длительностью развития, так и к сокращению длительности развития выживших особей. Такое снижение длительности развития, в свою очередь, могло привести к уходу популяции от таких регулирующих факторов, как, например, пресс паразитов и хищников.

Полученные результаты показывают, что спектр модифицирующих факторов, провоцирующих вспышки, значительно шире ранее предполагавшегося и не ограничивается засухой, а также подтверждают вывод о том, что популяция с более узкой нормой реакции реагирует на модифицирующие факторы более активно, чем популяция, находящаяся в фазе кризиса и депрессии (Пономарев и др., 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ метеоданных на северной границе ареала непарного шелкопряда показал, что теплообеспеченность вегетационного сезона находится на границе или ниже необходимой (по литературным данным) для сохранения присутствия вида в этих регионах СЭТ, однако это не препятствует ни сохранению ареала на этих территориях, ни возникновению вспышек массового размножения.

Дефолиация непарным шелкопрядом насаждений в период вспышки массового размножения на северной границе ареала приводит к значительному ослаблению насаждений, что требует проведения мероприятий по предотвращению дефолиации. Такие мероприятия проводят на основании прогнозов, которые включают в себя и анализ влияния абиотических факторов на популяционные показатели филлофага.

На основе анализа феромонного мониторинга непарного шелкопряда в популяциях разного широтного происхождения установлено, что в северной части ареала непарного шелкопряда СЭТ необходимая для развития до имагинальной стадии значительно ниже, чем в более южных его частях.

Температурные условия в период раннеэмбрионального развития влияют не только на прохождение «зимовки» эмбрионами непарного шелкопряда, но и

на дальнейшие этапы онтогенеза особей этого вида. При снижении летне-осенней СЭТ, получаемой эмбрионами, установлено сокращение длительности развития гусениц двух географических популяций: нижневолжской (южная часть ареала) и зауральской (северная граница ареала). При схожих тенденциях в различии показателей роста и развития гусениц, в зависимости от полученной эмбрионами летне-осенней СЭТ, выраженность этих различий значительно выше в зауральской популяции. Более значительная реакция гусениц зауральской популяции на снижение летне-осенней СЭТ может быть обусловлена тем, что на северной границе ареала непарного шелкопряда высока вероятность получения эмбрионами летне-осенней СЭТ, недостаточной для их полного формирования, что приводит к риску сокращения ареала.

Снижение СЭТ, необходимой для прохождения полного цикла онтогенеза на северной границе ареала связано не только с отбором по скорости развития гусениц, но и с изменением адаптационных характеристик.

В результате проведенного анализа динамики плотности непарного шелкопряда и погодных условий показано, что засуха не является модифицирующим фактором, спровоцировавшим образование значительных площадей очагов непарного шелкопряда в Свердловской и Тюменской областях в 2016 г.

Ведущим модифицирующим фактором, повлиявшим на изменение численности непарного шелкопряда, могли быть низкие температуры во второй половине вегетационных сезонов 2014–2015 гг., которые привели как к элиминации особей популяции с большой длительностью развития, так и к сокращению длительности развития выживших особей. Рассматриваемая гипотеза в случае подтверждения позволяет дать адекватное объяснение ряду явлений, алогичных с позиции классических подходов к причинам вспышек массового размножения непарного шелкопряда, в том числе и характеру протекания длительной эруптивной (2005–2011 гг.) фазы в зауральской популяции.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

В изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

Пономарев, В.И. Возможное влияние летне-осенних сумм эффективных температур на динамику плотности популяции непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) на северной границе ареала / В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, В.В. Напалкова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. - 2017. - № 220. - С. 46–62.

Пономарев, В.И. Влияние условий эксперимента на проявление эффекта группы у непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) / В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, В.В. Напалкова, И.А. Кшнясев // Экология. - 2017. - № 4. - С. 304–311. (Ponomarev, V.I. Influence of experimental conditions on manifestation of the group effect in the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) / V.I. Ponomarev, G.I. Klobukov, V.V.

8481-А

Napalkova, I.A. Kshnyasev // Russian Journal of Ecology. - 2017. - № 4. - С. 377-383).

Пономарев, В.И. Зависимость морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) от температурных условий в период эмбрионального развития / В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, В.В. Напалкова // Вестник Томского государственного университета. Биология. - 2016. - № 3(35). - С. 107-127.

В прочих изданиях:

Пономарев, В.И. Возможные модифицирующие факторы, влияющие на динамику численности непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.) Lepidoptera, Erebidae, Lymantriinae) / В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, В.В. Напалкова // XV Съезд Русского энтомологического общества: материалы съезда (Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г.). - Новосибирск: Издательство «Гарамонд», 2017. - С. 396-397.

Клобуков, Г.И. Различие сумм эффективных температур необходимых для развития непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.) Lepidoptera, Erebidae, Lymantriinae) в зависимости от широтного происхождения популяции / Г.И. Клобуков, В.И. Пономарев, В.В. Напалкова // XV Съезд Русского энтомологического общества: материалы съезда (Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г.). - Новосибирск: Издательство «Гарамонд», 2017. - С. 236-237.

Пономарев, В.И. Влияние летне-осенних сумм эффективных температур на динамику плотности популяции непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) на северной границе ареала / В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, В.В. Напалкова // XI Чтения памяти О. А. Катаева «Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах»: материалы междунар. конф. (СПб, 23-25 нояб. 2016 г.). - СПб.: СПбГЛТУ, 2016. - С. 94.

Пономарев, В.И. Влияние феромонов на показатели развития гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в младших возрастах / В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, В.В. Напалкова, Т.М. Стрельская // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: материалы всеросс. конф. с междунар. участием (Москва, 18 - 22 апреля 2016 г.). - Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. - С. 188-189.

Клобуков, Г.И. Морфофизиологические и онтогенетические характеристики гусениц непарного шелкопряда в зависимости от сумм летне-осенних эффективных температур, полученных на эмбриональном этапе развития / Г.И. Клобуков, В.И. Пономарев, В.В. Озорнина (Напалкова), Т.М. Стрельская // VIII Чтения памяти О.А. Катаева «Вредители и болезни древесных растений России»: материалы междунар. конф., (СПб, 18-20 ноября 2014 г.). - СПб.: СПбГЛТУ, 2014. - С. 39-40.

Озорнина (Напалкова), В.В. Реакция гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) на тепловой стресс в зависимости от географического происхождения популяции / В.В. Озорнина (Напалкова), В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, Т.М. Стрельская // VIII Чтения памяти О.А. Катаева «Вредители и

болезни древесных растений России»: материалы междунар. конф., (СПб, 18-20 нояб. 2014 г.). - СПб.: СПбГЛТУ, 2014. - С. 56.

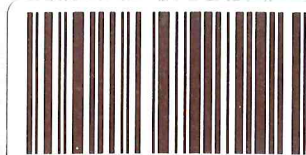
Пономарев, В.И. Влияние агрегированности особей на скорость развития и проявление эффекта группы гусениц непарного шелкопряда в младших возрастах / В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, В.В. Озорнина (Напалкова) // VIII Чтения памяти О.А. Катаева «Вредители и болезни древесных растений России»: материалы междунар. конф., (СПб, 18-20 ноября 2014 г.). - СПб.: СПбГЛТУ, 2014. - С. 61-62.

Клобуков, Г.И. Предпочтение мест для откладки самками непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) зауральской популяции / Г.И. Клобуков, В.И. Пономарев, В.В. Озорнина (Напалкова), Т.М. Стрельская // Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: сб. ст. участников всеросс. науч.-практ. конф. молодых ученых. (Екатеринбург, 7-10 октября 2014 г.). - Екатеринбург, 2014. - С. 31-35.

Озорнина (Напалкова), В.В. Реакция гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на температурный стресс в зависимости от широтного градиента ареала популяции. Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач / В.В. Озорнина (Напалкова), Г.И. Клобуков, В.И. Пономарев, Т.М. Стрельская // Сб. ст. участников Всеросс. науч.-практ. конф. молодых ученых (Екатеринбург, 7-10 октября 2014 г.). - Екатеринбург, 2014. - С. 83-85.

Отзывы на автореферат просим направить в 3 экземплярах по адресу: 620100 г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37 УГЛТУ, ученому секретарю диссертационного совета Д212.281.01 Магасумовой А.Г.
e-mail: dissovets@usfeu@mail.ru

Подписано в печать 17.10.2018 г. Объем 1.0 авт.л. Заказ № 487. Тираж 100. 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37. ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет». Отдел оперативной полиграфии.



800063834