

ДИНАМИКА ВЗАИМООТНОШЕНИЙ «ПАЗАРИТ-ХОЗЯИИ» НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ГРАДАЦИОННОГО ЦИКЛА СОСНОВОЙ ПЯДЕНИЦЫ

Большая часть публикаций, касающихся паразитов насекомых-вредителей лесов Сибири, посвящена выявлению видового состава паразитокомплексов и биологии отдельных видов (Коломиец, 1962, 1987, 1990, Коломиец, Артамонов, 1994). Работы, содержащие сведения о роли паразитов в изменении численности популяции хозяина, часто мало сопоставимы, так как в них изучаются взаимодействия различных комплексов "паразит-хозяин" на разных фазах градации и в различных частях ареала вредителя.

Настоящая статья посвящена изучению особенностей взаимодействия системы "паразит-хозяин" на разных фазах градации сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* L. (Lepidoptera, Geometridae) с целью выявления роли паразитов в регуляции ее численности. В работе анализируются данные, собранные в лесостепных борах Сибири и Казахстана в периоды различных вспышек массового размножения сосновой пяденицы.

Фазовая изменчивость факторов смертности сосновой пяденицы

Обычно анализ факторов смертности и уровня зараженности сосновой пяденицы энтомофагами проводится на фазе куколки, т.к. среди паразитов пяденицы явно доминируют гусенично-куколочные виды, которые заражают хозяина на стадии гусеницы, а имаго паразитов вылетают на следующий год из куколок вредителя. Яйцееды и гусеничные паразиты пяденицы, особенно в лесах Сибири, не являются факторами, заметно снижающими численность хозяина. В лесах же Европы может наблюдаться значительный уровень зараженности яиц трихограммой, который достигает 49% (Schwerdtfeger, 1939), а в отдельных случаях - 60-70% (Subklew, 1939).

В литературе отмечаются даже случаи, когда трихограмма выступала как основной фактор снижения численности пяденицы, приводящий к прерыванию вспышки массового размножения вредителя (Марченко, 1981). В лесах же Сибири, по нашим данным, зараженность яиц не превышала 3 - 5%.

Обсуждая проблему регуляции численности сосновой пяденицы, исследователи оценивают влияние энтомофагов на динамику численности вредителя по-разному. Одни указывают на невысокую эффективность энтомофагов, а другие отводят им основную роль в затухании вспышек массового размножения пяденицы. Невысокая зараженность куколок сосновой пяденицы отмечалась в Германии в 1937 году, где она составила 11,5% (Schwerdtfeger, 1952). С.С.Прозоров (1956) отмечает низкую зараженность куколок пяденицы в лесах Западной Сибири в отдельные годы вспышек 30-х и 50-х годов. Так, в 1935 г. она составила 11,8%, а в 1953 г. - 9%. В 1943-1944 гг. в переуплотненных очагах сосновой пяденицы в условиях Татарской и Мордовской АССР зараженность всех фаз развития вредителя паразитами не превышала 15%, а в Московской области - 5% (Воронцов, 1963).

В то же время ряд авторов считают паразитов пяденицы основным регулирующим фактором в динамике численности вредителя. Так, Н.Н.Егоров (1959) отмечает, что паразиты явились причиной затухания очагов массового размножения сосновой пяденицы в ленточных борах в 1931-1936 гг. Г.Г.Мартынова (1967) в 1965 г. в Воронежской области наблюдала зараженность куколок пяденицы паразитами, равную 93,7%. По данным П.М.Распопова (1973), в Челябинской области в разные годы куколки сосновой пяденицы, зараженные паразитами, составили 85-100%. В лесах Сибири в качестве одного из основных регулирующих факторов динамики численности сосновой пяденицы могут выступать мухитахины, в частности тахина *Carcelia pollinosa* Mesn. (Коломиец, Литвинчук, 1976, Коломиец, 1980).

Вероятно, значительные расхождения в оценке роли паразитов в регуляции численности сосновой пяденицы связаны с тем, что авторы наблюдали не только различные фазы градации вредителя, но и различные типы вспышек его массового размножения.

Изучение факторов смертности на разных фазах градационного цикла, а также анализ литературных данных многолетних исследований динамики численности сосновой пяденицы показали, что существует закономерность в изменении удельного веса того или иного фактора смертности в зависимости от характера очага или фазы градации вредителя.

В условиях ограниченного роста численности вредителя среди факторов смертности доминируют хищники, смертность куколок от паразитов невысока, а болезни уничтожают незначительную часть особей (табл. 1). В случае стабильно повышенной плотности

Таблица 1

Соотношение отдельных факторов смертности на разных уровнях численности сосновой пяденицы (стадия куколки)

Уровень численности и источник данных	Факторы смертности и уровни элиминации, %			
	паразиты	болезни	хищники	общая смертность
Ограниченный рост (Марченко, 1978)	22.8	2.6	43.2	68.4
Стабильная численность (Клопр, 1966)	38.5	17.4	-	53.2
Максимум численности (Мартынова, 1966)	82.0	11.0	4.0	97.0

пяденицы смертность ее от паразитов возрастает. При вспышке массового размножения основными факторами смертности выступают паразиты (Табл.1).

По нашим наблюдениям, в очагах сосновой пяденицы в борах Сибири и Казахстана паразиты являются ведущим фактором смертности пяденицы на протяжении всех фаз развития вспышки массового размножения вредителя (Табл. 2).

Минимальной смертностью куколок пяденицы характеризуется фаза роста численности, когда общая смертность не превышает 22%, а гибель от паразитов - 16%. Общий пресс факторов смертности на фазе роста численности остается недостаточным, что позволяет вредителю быстро наращивать численность. На фазе максимума численности практически вся смертность куколок обусловлена действием паразитов. Высокая выживаемость вредителя, связанная с отставанием роста численности паразитов и незначительным отпадом за счет эндогенных факторов, характерна лишь для начала фазы максимума. Во второй ее половине смертность вредителя возрастает, что связано как с усилением пресса паразитов, так и с увеличением роли факторов эндогенного отпада.

Таблица 2

Смертность куколок сосновой пяденицы на разных фазах градационного цикла

Регион	Фаза вспышки*	Факторы смертности, %				
		паразиты		болезни	другие при- чины	итого
		тахины	наезд- ники			
Алтай	I	6.6	9.2	2.8	3.2	21.8
Минусинск	IIa	14.0		0.4	-	26.7
Казахстан	IIб	18.4	6.4	13.4	3.2	41.4
Минусинск	IIIa	29.6	13.9	21.9	5.6	71.0
Казахстан	IIIб	48.7	10.0	16.4	2.0	77.2
Минусинск	IVa	35.0	22.5	32.5	2.5	92.5

* Примечание: I - фаза роста численности; II - фаза максимума (а - начало фазы; б - конец фазы); III - фаза разреживания численности; IV - фаза депрессии (классификация фаз градации приведена по Исаеву и др., 1984).

Начальный этап фазы разреживания характеризуется уже значительной смертностью вредителя (табл. 2). Общая смертность куколок в популяции достигает 70% и более, при этом смертность от паразитов превышает 40%. На более поздних этапах этой фазы смертность от паразитов еще возрастает и может составлять уже более 50%. Все возрастающее давление различных факторов смертности ускоряет переход вспышки массового размножения в фазу депрессии. Смертность куколок пяденицы от паразитов на фазе депрессии увеличивается до 58%. Интересно отметить, что близкими величинами смертности от паразитов (62,6%) характеризуется фаза кризиса и по данным К.Эшериха (Escherich, 1931).

Как видно из таблицы 2, уровни зараженности куколок паразитами и общей смертности на протяжении развития соответствующих фаз градации вредителя остаются достаточно близкими по значениям в борах Сибири и Казахстана. Как следует из анализа литературных данных, приведенные выше показатели смертности по каждой из фаз градации достаточно постоянны и близки по значениям в различных частях ареала сосновой пяденицы (Мартынова, 1966; Коломиец, Литвинчук, 1976; Катаев, Щербакова и др. 1977; Steiner, 1930).

Однако, в определенных случаях может наблюдаться иная картина, когда фаза роста численности протекает на фоне высокого уровня смертности вредителя. Так, в 1987 г. в Минусинских борах было отмечено начало роста численности пяденицы, однако смертность куколок при этом была значительной. В 1988 г. зараженность куколок пяденицы паразитами составила 29,4%, а общая смертность достигла 50% (табл. 3).

Таблица 3

Смертность сосновой пяденицы в период подъема численности популяций в 1987-1991 г.г.

Год	Регион	Факторы смертности, %				
		паразиты		болезни	другие причины	итого
		тахины	наездники			
1987	Алтай	18.2	27.3	9.1	18.2	72.8
1987	Минусинск	6.3	12.5	37.6	6.3	62.7
1988	Минусинск	6.9	22.5	16.7	3.6	49.7
1989	Минусинск	16.8	29.2	21.0	6.6	74.3
1990	Краснотуранск	21.9	21.9	18.7	3.1	65.6
1991	Краснотуранск	50.0	12.5	25.0	12.5	100.0

Такая высокая смертность характерна для более поздних фаз градации и на ее фоне быстрый рост плотности вредителя невозможен. В 1989 г. смертность от паразитов составила 46,7%, а общая - достигла 74% и в этих насаждениях угроза значительного повреждения древостоя отпала. В 1990 г. численность сосновой пяденицы в Минусинских борах резко сократилась и практически вышла на межвспышечный уровень.

В эти же годы наблюдался подъем численности сосновой пяденицы и в Краснотуранском бору, где увеличение плотности вредителя проходило также на фоне высокой его смертности. В 1990 г. смертность куколок от паразитов составила около 44%, а общая - 65,6%. В 1991 г. смертность куколок сосновой пяденицы в отдельных участках этого насаждения составляла 100% при этом 63% особей погибло от паразитов (табл. 3).

Анализируя характер протекания градации сосновой пяденицы в ленточных борах Минусинской котловины в конце 80-х годов,

следует отметить, что она проходила по продромальному типу. Одним из факторов, обусловивших такое течение градации вредителя, явилась высокая смертность пяденицы на стадии куколки на протяжении всех лет подъема численности, при этом среди факторов смертности на протяжении всего периода доминировали паразитические насекомые. Исключение составил лишь 1987 г., когда ведущим фактором выступали болезни.

В Алтайских ленточных борах в эти же годы наблюдался подъем численности пяденицы, однако плотность вредителя также не достигла высокого уровня. Заметных повреждений древостоя не было отмечено ни на Алтае, ни в борах Минусинской котловины.

Увеличение степени влияния паразитов на популяцию сосновой пяденицы на начальных фазах градации в 1987-90 гг. могло быть обусловлено несколькими возможными причинами. Во-первых, это могло быть следствием опережающего подъема численности экологически близкого вида, каким для сосновой пяденицы является углокрылая сосновая пяденица *Semiothisa liturata* L. (Lepidoptera, Geometridae). В этом случае численность паразитов могла возрасти еще до начала подъема численности сосновой пяденицы и паразиты могли интенсивно заражать особей сосновой пяденицы на ранних этапах подъема численности. Однако в эти годы увеличение численности углокрылой сосновой пяденицы не отмечалось. В то же время в период подъема численности сосновой пяденицы в ленточных борах Алтая в 1981 г. наблюдался опережающий подъем численности углокрылой сосновой пяденицы, но это не повлияло на уровень зараженности сосновой пяденицы паразитами. Уровень зараженности паразитами обоих видов пядениц был низким.

Во-вторых, причиной интенсивного воздействия паразитов на ранних фазах градации сосновой пяденицы могло быть доминирование в комплексе энтомофагов отдельных видов паразитов, эффективность поиска и заражения хозяина у которых выше, чем у других видов паразитов. В этом случае запаздывание реакции паразитокомплекса на развитие вспышки массового размножения сосновой пяденицы в период предыдущих градаций может быть связано с тем, что тогда подобные эффективные виды энтомофагов не проявлялись или были немногочисленны. Действительно, в период подъема численности сосновой пяденицы 1987-90 гг. структура паразитокомплекса значительно отличалась от структуры комплекса, действующего в период предыдущей вспышки сосновой пяденицы. Во-первых, наблюдалось большее число видов наездников, а во-вторых, одним из наиболее массовых видов наездников являлся *Poecilostictus cothurnatus* Grav.- вид, который практически не

встречался в период вспышки 70-х годов, но был наиболее массовым в период вспышки массового размножения 60-х годов (Кондаков, Сорокопуд, 1982). Однако оценить эффективность воздействия этого вида достаточно сложно.

В третьих, причиной наблюдавшихся в 1987-90 г.г. особенностей развития градации сосновой пяденицы могло стать неблагоприятное изменение общей экологической ситуации для развития вредителя. Косвенно об этом можно судить по низкому весу куколок пяденицы. В течение 1987-89 гг. вес куколок сосновой пяденицы был значительно ниже, чем он бывает на фазе подъема численности. Это, в свою очередь, обусловило и меньшую плодовитость вида, и меньшую устойчивость вредителя к различным как абиотическим, так и биотическим факторам, в частности, болезням и энтомофагам. Пониженной устойчивостью куколок можно объяснить и высокий уровень поражения их болезнями грибкового и вирусного характера, на фоне которого наблюдался подъем численности вредителя (табл. 3). Как правило, такой уровень пораженности куколок болезнями характерен для более поздних фаз градации (табл.2).

В конечном итоге, можно говорить, что видимой причиной развития градации пяденицы по продромальному типу выступал высокий уровень смертности куколок, в том числе и от паразитических насекомых, однако он, в свою очередь, был обусловлен общим состоянием экосистемы, которое не способствовало реализации вспышки по эруптивному типу.

Учитывая, что по такому же типу проходил подъем численности пяденицы в борах Алтая, можно предположить, что в эти годы в ленточных борах Сибири модифицирующие факторы влияли на местные популяции вредителя так, что градации могли реализоваться только по продромальному типу.

Реакция энтомофагов на увеличение плотности популяции хозяина

Характер реакции энтомофагов на увеличение плотности хозяина является одним из важнейших моментов в возможности регулирования его численности. Практически возможны два типа реакции энтомофагов на увеличение плотности хозяина. Первый - увеличение уровня зараженности хозяина с ростом его численности, что наблюдается при выраженной поведенческой реакции. Второй тип заключается в снижении количества зараженных особей с ростом плотности хозяина, когда рост численности насекомого-хозяина заметно опережает возможность паразита его заражать. Заметная

регулирующая роль паразитов в динамике численности хозяина может наблюдаться только в случае первого типа реакции.

Связь между плотностью куколок пяденицы и количеством особей, зараженных паразитами, изучалась нами в очагах пяденицы на разных уровнях плотности вредителя. В табл. 4 приведены коэф-

Таблица 4

Уровни корреляции между плотностью куколок пяденицы и зараженности их отдельными группами энтомофагов

Год	Регион	Фаза градации	Коэффициент корреляции*		
			r_1	r_2	r_3
1981	Алтайский край	I	0.69	0.65	0.59
1988	Минусинск	I	0.71	0.43	0.73
1977	Краснотуранск	II	0.90	0.84	0.89
1985	Казахстан	II	0.92	0.92	0.60
1978	Краснотуранск	III	0.98	0.98	0.85
1986	Казахстан	III	0.99	0.99	0.93

* Примечание: r_1 – коэффициент корреляции между плотностью пяденицы и общей плотностью паразитов; r_2 – коэффициент корреляции между плотностью пяденицы и плотностью тахин; r_3 – коэффициент корреляции между плотностью пяденицы и плотностью наездников

фициенты корреляции между этими показателями для разных уровней плотности сосновой пяденицы.

Как видно из таблицы 4, максимально высокие коэффициенты корреляции между плотностью пяденицы и плотностью паразитов наблюдались на высоких уровнях плотности хозяина, т.е. на фазах максимума и начальных этапах фазы разреживания. Коэффициенты корреляции между плотностью пяденицы и плотностью всего комплекса энтомофагов на фазе максимума и разреживания численности колеблются в пределах 0,90-0,99, что говорит о высоком уровне связи этих показателей. Как показали исследования, отмеченные закономерности прослеживаются как в борах Сибири, так и в сосняках Казахстана (табл. 4). При максимальных уровнях смертности (Краснотуранск, 1978, Казахстан, 1986) коэффициенты корреляции между плотностью хозяина и уровнем зараженности его комплексом энтомофагов достигают 0,98-0,99 (табл. 4).

На фазе нарастания численности коэффициенты корреляции между плотностью пяденицы и уровнем зараженности паразитами

заметно ниже и составляют 0,69-0,71 (табл.4). Это свидетельствует о том, что на фазе нарастания численности существуют участки насаждений, где при одинаковой плотности пяденицы уровень зараженности вредителя паразитами может сильно отличаться. Если анализировать начало движения численности вредителя на низких уровнях, то можно отметить, что в этот период наблюдается обратная зависимость между плотностью вредителя и его зараженностью энтомофагами (табл.5).

Таблица 5

Уровень зараженности куколок сосновой пяденицы паразитами на разных уровнях плотности популяции (Алтай, Барнаульское лесничество, кв. 39, 1981 г.)

Плотность куколок, шт/м ²	Уровень зараженности куколок паразитами, %		
	наездниками	тахинами	всего
1.3	20.0	0	20.0
5.2	34.6	11.5	46.1
27.5	0	14.3	14.3
39.5	0	0	0

Так, в ленточных борах Алтая (1981 г.) в период фазы роста численности сосновой пяденицы уровень зараженности паразитами в пределах первичного очага снижался с увеличением плотности вредителя, а в отдельных участках при значительной численности вредителя зараженные паразитами куколки практически отсутствовали (табл. 5). Как следует из таблицы 5, если в участке со средней плотностью куколок 5,2 шт/м² общая зараженность паразитами составила 46,1 %, то в пределах этого же квартала отмечались участки, где при плотности куколок около 40 шт/м² зараженность куколок паразитами практически отсутствовала.

Наблюдающийся "отрыв" хозяина от паразита свидетельствует о неспособности паразитов быстро реагировать на увеличение плотности хозяина даже в случае близкого расположения участков с различной плотностью вредителя. На последующих фазах градации паразиты, располагая большой кормовой базой, начинают активно увеличивать численность.

На высоких плотностях вредителя связь плотности хозяина и уровнем зараженности куколок энтомофагами становится ярко выраженной. Наличие участков насаждений с разной степенью зараженности куколок энтомофагами свидетельствует о том, что паразиты увеличивают число атак с ростом концентрации хозяина (функциональная реакция). С другой стороны, происходит скопление

паразитов в местах максимальных плотностей пяденицы (численная реакция) (Туганов, 1978; Гурьянова, 1980).

Если анализировать характер связи между плотностью пяденицы и уровнем зараженности его всем комплексом энтомофагов и отдельными его частями - комплексом тахин и комплексом наездников, то можно отметить, что суммарная реакция паразитов на увеличение плотности хозяина наиболее выражена. Из анализа связей "плотность хозяина - уровень зараженности тахинами" и "плотность хозяина - уровень зараженности наездниками", следует, что связь между плотностью куколок пяденицы и уровнем зараженности их тахинами, по крайней мере во второй половине градации, более выражена, чем связь между плотностью пяденицы и уровнем зараженности куколок наездниками (табл. 4).

Заключение

Паразиты насекомого-фитофага, являясь в трофической цепи консументами второго порядка, всегда ограничены количеством корма. При малом количестве корма численность паразитов, естественно, будет мала. В условиях ленточных боров Сибири сосновая пяденица дает вспышки массового размножения в чистых высокополнотных сосняках, практически без подроста и подлеска. В этих насаждениях, с одной стороны, достаточно беден видовой состав насекомых-филлофагов, а с другой стороны, нет благоприятных условий для дополнительного питания паразитов. Следствием этого является низкий природный уровень численности паразитов пяденицы к моменту начала подъема численности вредителя. Таким образом, вредитель не "ускользает" от паразитов, а начинает рост численности на фоне низкой их плотности, обусловленной состоянием экосистемы. Это подтверждается тем, что в межвспышечные годы на крайне низком уровне численности пяденицы, единично найденные куколки практически не были заражены паразитами. Постепенно, с ростом численности пяденицы происходит и рост численности энтомофагов. Однако к моменту достаточного увеличения плотности паразитов, плотность пяденицы достигает уже такого уровня, когда вредитель начинает испытывать резкий недостаток корма, что влечет за собой быстрое снижение всех популяционных показателей и начало затухания вспышка массового размножения. Таким образом, при развитии вспышки массового размножения сосновой пяденицы по эруптивному типу, наблюдается закономерное увеличение уровня смертности куколок и уровня зараженности их паразитами на каждой последующей фазе градации.

Уровень зараженности куколок паразитами может служить диагностическим признаком фазы градации. В данном случае следует, вероятно, говорить не об активной регуляции численности насекомого-хозяина, если ее понимать в смысле резкого снижения численности на ранних этапах градации, а о роли паразитов, как фактора, способствующего естественному более или менее ускоренному завершению вспышки массового размножения вредителя.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 99-04-49450)

Литература

- Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса. - М.: Высшая школа, 1963. - 324 с.
- Воронцов А.И. Биологическая защита леса. - М.: Лес. промыш., 1984. - 264 с.
- Гурьянова Т.М. // Роль дендрофильных насекомых в таежных экосистемах. - Красноярск: ИЛИД, 1980. - С. 38-39.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др. Динамика численности лесных насекомых. - Новосибирск: Наука, 1984. - 224 с.
- Дубровин В.В. // Защита леса от вредителей и болезней. - М.: ВНИИЛМ, 1986. - С. 28-31.
- Егоров Н.Н. // Лесное хозяйство. - 1959. - N 1. - С. 47-50.
- Катаев О.А., Щербакова Л.Н., Шевченко А.О. // Защита леса. - 1977. - Вып. 2. - С. 85-88.
- Коломиец Н.Г. Паразиты и хищники сибирского шелкопряда. - Новосибирск: РИО СО АН СССР, 1962. - 173 с.
- Коломиец Н.Г. // Известия СО АН СССР. - 1980. - № 10, Вып. 2. - С. 48-51.
- Коломиец Н.Г. // Известия СО АН СССР. - 1987. - Сер. биол. наук, вып. 1. - С. 83-89.
- Коломиец Н.Г. // Известия СО АН СССР. - 1989. - Сер. биол. наук, вып. 1. - С. 70-77.
- Коломиец Н.Г. // Членистоногие и гельминты. Фауна Сибири. - Новосибирск: Наука, 1990. - С. 242-251.
- Коломиец Н.Г., Артамонов С.Д. Двукрылые насекомые-энтомофаги лесных шелкопрядов. - Новосибирск: Наука, 1994. - 151 с.
- Коломиец Н.Г., Литвинчук Л.Н. // Проблема динамики численности насекомых вредителей таежных лесов. - Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1976. - С. 109-120.

- Кондаков Ю.П., Сорокопуд Е.Н. // Насекомые лесостепных боров Сибири. - Новосибирск: Наука, 1982. - С. 34-56.
- Мартынова Г.Г. Динамика численности, биология, и лесохозяйственное значение сосновой пяденицы в лесах лесостепи. Автореф. дис. ...кан. биол. наук. - М., 1966. - 21 с.
- Мартынова Г.Г. // Вопросы защиты леса. - М.: МЛТИ, 1967. - № 15. - С. 35-40
- Марченко Я.И. // Защита леса. - Л.: ЛТА, 1978. - Вып. 3. - С. 28-32.
- Марченко Я.И. // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование борьбы с ними. - М.: МЛТИ, 1981. - С. 128-129.
- Прозоров С.С. // Труды Сиб.ЛТИ. - 1956. - Т.12. - С. 13-84.
- Туганов С.Р. Факторы, определяющие уровни паразитизма куколок сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius* L.). - Автореф.дис. канд. биол. наук. М., 1978. - 22 с.
- Embree D.G. // Mem. Entomol. Soc. Can. - 1965. - N 46. - P. 57.
- Escherich K. Die Forstinsecten Mitteleuropas. - Berlin: P.Parey, 1931. - Bd. 3. - S. 463-568.
- Schwerdtfeger F. // MFF, Hannover, 1939. - S. 123-126.
- Schwerdtfeger F. // Z. ang. Entomol. - 1952. - Bd. 34, N 2. - S. 216-283.
- Steiner P. // Z. ang. Entomol. - 1930. - Bd.17. - S. 601-630.
- Subklew W. // MFF. - 1939. - Bd.10. - S. 10-51.