*ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2023, № 2, с. 132–141*

## ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*453*

# ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА И ЗЕЛЕНОЙ ДУБОВОЙ ЛИСТОВЕРТКИ ПРИ СОВМЕСТНОМ МАССОВОМ РАЗМНОЖЕНИИ

**© 2023 г. Н. И. Лямцев***

*Всероссийский НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства, ул. Институтская, д. 15, Московская обл., Пушкино, 141200 Россия*

**E-mail: nilyamcev@yandex.ru*

Поступила в редакцию 31.05.2022 г.
После доработки 28.07.2022 г.
Принята к публикации 18.10.2022 г.

Для эффективного прогнозирования и управления популяциями вредных лесных насекомых необходимы многолетние исследования. Целью статьи является количественное описание механизмов динамики численности непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) и зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) при их совместном и одновременном массовом размножении. Для этого выполнен сравнительный анализ данных стационарных наблюдений за популяциями насекомых в 1975–2021 гг. Установлено, что вспышки массового размножения непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки с образованием комплексных очагов в ослабленных лесостепных порослевых дубравах наблюдаются периодически. Продолжительность массового размножения непарного шелкопряда составляет 10–11 лет, а зеленой дубовой листовертки – около 20 лет. Характерной чертой является постоянная готовность популяций к массовому размножению, численность непарного шелкопряда не стабилизируется на низком уровне и практически не колеблется возле точки равновесия, а сразу начинает увеличиваться. Показаны механизмы, и дана количественная оценка влияния межвидовой конкуренции на динамику популяций. При доминировании в очагах зеленой дубовой листовертки массовое размножение непарного шелкопряда не прекращается, но становится менее интенсивным. Доля популяции непарного шелкопряда в чистых дубовых насаждениях снижается. Вследствие ухудшения условий обитания, повышения смертности гусениц наблюдается медленное нарастание численности и существенно более низкий ее максимальный уровень. Повышается эффективность энтомофагов, популяция непарного шелкопряда не выходит из-под их контроля, поэтому реализуется менее интенсивное массовое размножение. У листовертки, наоборот, биоценотическая регуляция популяции менее эффективна и характеризуется сильной инерционностью. Для зеленой дубовой листовертки характерно образование хронических очагов вследствие увеличения фазы максимума вспышки массового размножения и ее продолжительности в целом. Массовое размножение характеризуется высокой интенсивностью, наблюдается стабилизация популяции на высоком уровне численности. Непарный шелкопряд при одновременном размножении не оказывает на листовертку существенного негативного воздействия.

*Ключевые слова: лесостепные дубравы, насекомые-филлофаги, динамика популяций, очаги массового размножения, биоценотические механизмы регуляции.*

**DOI:** 10.31857/S0024114823020043, **EDN:** AKRJSB

Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) и зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.) – одни из наиболее распространенных и хозяйственно опасных вредителей леса. Они относятся к группе эруптивных видов насекомых, массовые размножения которых развиваются преимущественно по типу собственно вспышки (Исаев и др., 2001). Однако по своим экологическим параметрам зеленая дубовая листовертка существенно отличается. Особенностью популяционной экологии листовертки является монофагия, низкая плодовитость (в среднем бабочка откладывает 50 яиц), ограниченная миграция гусениц и бабочек, что является прямой противоположностью характеристикам непарного шелкопряда. Высокая способность зеленой дубовой листовертки к эруптивным вспышкам массового размножения обеспечивается за счет других адаптаций. Листовертка хорошо приспособлена к своему кормовому растению – дубу черешчатому (*Quercus robur* L.) ранней и промежуточных форм (Рубцов, Рубцова, 1984; Лямцев, 2011). Избирательная и не агрегированная откладка яиц в кроне, сложное эмбриональное развитие, синхронизированное с

развитием почек дуба, непродолжительный период развития активных фаз (1.5 месяца), низкая смертность яиц от энтомофагов и болезней, завершение питания в ранневесенний период, невысокая кормовая норма, способность гусениц использовать остатки листьев поврежденных деревьев обеспечивают высокий уровень выживаемости листовертки.

Для эффективного прогнозирования и управления численностью вредных насекомых, снижения негативного воздействия на леса требуется знание механизмов динамики их популяций, в том числе и особенностей взаимодействия при одновременном и совместном массовом размножении. Колебания численности эруптивных видов весьма значительны по амплитуде и проявляются в виде вспышек массового размножения, когда в градационном цикле можно выделить фазы депрессии, подъема, пика и спада численности. Несмотря на значительные успехи в области изучения динамики численности насекомых-филлофагов, многие проблемы еще далеки от решения (Лямцев, Дмитриева, 1998; Гамаюнова и др., 1999; Liebhold et al., 2000; Berryman, 2001; Исаев и др., 2001, 2015; Уткина, Рубцов, 2021). Важным моментом является количественная оценка периодичности и амплитуды колебаний численности вредных организмов. В этой связи большую ценность приобретают многолетние стационарные исследования, которые позволяют выявить не только долговременные тенденции, но и многие особенности популяционных циклов. Для этого необходимы наблюдения, базирующиеся на 40–60-летних временных рядах.

Моделирование возникновения, развития и завершения вспышки массового размножения при разных экологических условиях также остается одной из центральных проблем, в том числе из-за значительной изменчивости факторов, которые могут вызывать эти процессы (Рубцов, Рубцова, 1984; Berryman, 2001; Недорезов, Садыкова, 2005; Исаев и др., 2012, 2015). Накопление массива многолетних данных будет содействовать появлению моделей, адекватно описывающих и прогнозирующих развитие этих процессов. Целью настоящей работы является анализ результатов исследований на стационарных участках особенностей многолетней динамики численности непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки при их совместном и одновременном массовом размножении.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Экспериментальные данные по динамике численности непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки получены в дубравах Базарно-Карабулакского лесничества, расположенного на Приволжской возвышенности в северной части Саратовской обл. Дуб произрастает совместно с липой и кленом остролистным (*Acer platanoides* L.). Насаждения характеризуются значительной изменчивостью структуры и условий произрастания вследствие изрезанности рельефа, обилия склонов разной крутизны и экспозиции. Возраст насаждений на начало исследований варьировал от 20 до 90 лет, полнота – от 0.3 до 0.9, класс бонитета – от II до V, доля дуба в составе древостоев – от 0.1 до 1. Преобладали порослевые, одноярусные, с небольшим количеством подроста и подлеска, биологически малоустойчивые древостои. Последние двадцать лет в связи со снижением антропогенного воздействия наметились изменения в структуре насаждений: увеличилась доля клена и липы в их составе, количество подроста и подлеска.

В лесостепных дубравах благоприятные климатические условия и антропогенное изменение способствуют совместному размножению ряда видов насекомых, образованию комплексных и хронических очагов, практически ежегодной дефолиации насаждений (Знаменский, 1972). Изучение динамики численности непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки на стационарных участках выполнялось с разной степенью детальности в рамках НИР отдела защиты леса ВНИИЛМ с 1974 по 2015 гг. Оно проводилось под руководством В.С. Знаменского, а с 1996 г. осуществлялось самостоятельно. В течение этого периода насаждения пестицидами не обрабатывались.

В 1975–1980 и 1994–2000 гг. в дубравах доминировал непарный шелкопряд, в 1986–1989 и 2005–2015 гг. – зеленая дубовая листовертка. Сопутствующими видами были боярышниковая (*Archips crataegana* Hbn.) и другие листовертки, пяденицы-шелкопряды, златогузка (*Euproctis chrysorrhoea*), зимняя пяденица (*Operophthera brumata* L.) (Знаменский, 1972; Знаменский, Лямцев, 1990).

Популяционные показатели на постоянных участках оценивали методом случайной выборки. Расчет необходимой величины выборки для получения достоверных данных проводили с учетом характера варьирования параметров популяции (Знаменский, Белов, 1976; Белов, 1978; Знаменский, Лямцев, 1989; Панина, Белов, 2012).

Плотность популяции непарного шелкопряда на начальном этапе работ оценивали на 30 постоянных участках, затем их количество сократилось до 16. Кладки яиц учитывали на каждом участке ежегодно, осматривая комлевые части стволов при высокой численности кладок не менее 50, а при низкой – до 400 деревьев.

Численности кладок яиц зеленой дубовой листовертки учитывали на трех модельных деревьях на трех, двух и одной ветвях из верхней, средней и

нижней части кроны соответственно. В качестве унифицированной единицы учета использовали 100 побегов текущего года (точек роста) (Знаменский, Полякова, 1978). Для оценки количества яиц на единицу учета число кладок умножали на среднее число яиц в них, для листовертки использовали коэффициент 1.8.

Дефолиацию деревьев определяли глазомерно по 10%-м классам относительно полностью облиственного дерева. Степень объедания оценивали отдельно для верхней, средней и нижней части кроны, для характеристики дефолиации насаждения рассчитывали среднюю арифметическую.

Для интерпретации данных использовали методы анализа временных рядов, фазовые портреты популяций насекомых, классификацию типов динамики численности и вспышек массового размножения, терминологию градационных фаз, предложенных А.С. Исаевым (Исаев и др., 2001).

Общую картину взаимодействия популяций насекомых в лесных биогеоценозах дает исследование фазовых портретов фитофагов, где выявляются характерные точки и кривые, разграничивающие различные области и зоны, отражающие качественные варианты динамики популяций (Исаев и др., 2001). Воздействие на фитофагов других компонентов биоценозов здесь просматривается лишь в общем виде – через специфику областей, характеризующих наличие и тип (инерционный и безынерционный) регуляции численности. Для количественной оценки регуляторных механизмов использовали другую систему координат, анализировали зависимость между плотностью популяции фитофага и энтомофага (Лямцев, 2013).

Важное значение имеет сравнительный анализ фазовых портретов за разные периоды времени, различных популяций и видов насекомых (Семевский, 1972; Исаев и др., 2001; Лямцев, Исаев, 2005). Интегральной характеристикой популяции является ее плотность. Изменение этой величины изображается точкой на фазовой плоскости, на которой по оси абсцисс отложена плотность популяции, а по оси ординат скорость ее изменения (коэффициент размножения). Для более эффективного представления данных использована логарифмическая шкала.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Плотность популяции непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки рассчитывали как среднюю оценку результатов ежегодных учетов численности их зимующих стадий в различных насаждениях (локальных участках). Плотность популяции непарного шелкопряда в насаждении характеризовали количеством кладок яиц на дерево, а зеленой дубовой листовертки – количеством кладок яиц на 100 точек роста (т. р.). Многолетняя динамика плотности популяции насекомых в дубравах Базарно-Карабулакского лесничества по данным осенних учетов 1975–2021 гг. представлена на рисунке 1.

За этот период наблюдалось два длительных массовых размножения зеленой дубовой листовертки и пять массовых размножений непарного шелкопряда. Три из них (2002–2010 и 2011–2018 гг., а особенно 1983–1991 гг.) реализовались одновременно с размножением зеленой дубовой листовертки, формировали комплексные очаги и отличались существенно меньшей интенсивностью. Массовые размножения 1973–1981 и 1992–2001 гг. были эруптивного типа (по классификации А.С. Исаева (2001)). Максимальная численность насекомых в каждом из циклов массового размножения была следующей: 3.364 кладки на дерево (1976 г.), 0.663 – 1988 г., 4.769 – 1995 г., 1.485 – 2007 г. и 1.125 кладок яиц на дерево (2014 г.). Минимальная численность была в 1981 г. – 0.009 кладок на дерево, в 1991 г. – 0.025, в 2002 г. – 0.007, в 2010 г. – 0.003 и в 2019 г. – 0.006 кладок на дерево.

Оценки плодовитости непарного шелкопряда как популяционного параметра в дубравах Саратовской обл. варьировали (в разные годы) от 172.0 до 427.2 яиц в кладке Плодовитость оказалась минимальной, когда численность насекомого была наибольшей, что обусловлено неблагоприятным влиянием высокой плотности популяции и связанного с этим недостатком корма, ухудшением микроклиматических условий. Максимальная плодовитость наблюдалась при низкой плотности популяции на фазе роста численности (Лямцев, 2013).

Очаги непарного шелкопряда в лесостепных порослевых дубравах наблюдаются практически ежегодно. В целом для популяционной динамики характерно отсутствие длительных межвспышечных периодов и интенсивного снижения численности непарного шелкопряда, сравнительно невысокие размах колебания плотности популяции и ее максимальная величина. Насаждения в сильной степени повреждаются в основном один раз. Это свидетельствует о перманентном характере массовых размножений непарного шелкопряда в дубравах южной части лесостепи (Лямцев, Исаев, Зукерт, 2000).

Уровень изменчивости численности насекомого характеризуется антилогарифмом утроенного стандартного отклонения логарифма плотности популяции (antilog 3σ), равным 820. При интенсивном массовом размножении плотность популяции колебалась от 0.009 до 4.8 кладок на дерево, при менее интенсивном – от 0.023 до 0.663 кладок на дерево.

Реализация наименее интенсивного массового размножения непарного шелкопряда (продромальный тип вспышки) была обусловлена нега-

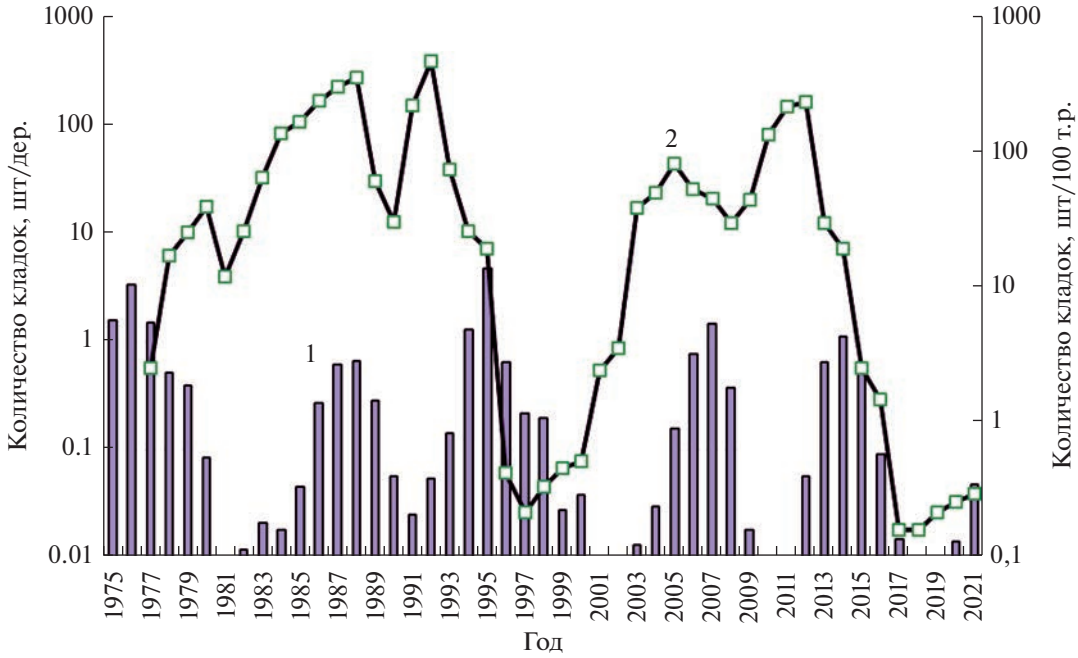


**Рис. 1.** Динамика численности непарного шелкопряда (1) и зеленой дубовой листовертки (2) по данным учетов осенью 1975–2021 гг.

тивным влиянием проходившего одновременно в этих насаждениях массового размножения зеленой дубовой листовертки.

В результате сильного заморозка 19 мая 1981 г. и обмерзания листьев численность листовертки резко снизилась с 71.7 до 21.6 яиц на 100 точек роста. Однако она не только быстро восстановилась за два последующих года, но и превысила уровень 1981 г. в 1.66 раз (118.9 яиц на 100 точек роста). Плотность популяции непарного шелкопряда и дефолиация деревьев также стали увеличиваться. При этом в 1981–1985 гг. средняя степень объедания насаждений (5–17%) в формирующихся комплексных очагах оставалась еще низкой (табл. 1). Поэтому межвидовая конкуренция существенно не лимитировала развитие и размножение зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда. При увеличении численности листовертки за 1984–1985 гг. до 309 яиц на 100 точек роста дефолиация в 1986 г. достигла среднего уровня, а на следующий год стала сильной (71%). К 1987 г. листовертка заняла все насаждения с дубом, в том числе и наиболее благоприятные для развития непарного шелкопряда. Степень объедания насаждений на различных участках составила 55–85%, когда гусеницы листовертки заканчивали питание, а гусеницы непарного шелкопряда достигали только III возраста. Это вынуждало гусениц непарного шелкопряда развиваться в нижней части кроны дуба или сосредоточиваться на других древесных породах и подлеске.

При высокой численности листовертка объедала листья не только в верхней, но и средней частях крон деревьев. Она внедрялась в раскрывающиеся почки и повреждала их еще до начала питания гусениц непарного шелкопряда. Это снижало количество и качество корма. Она оказалась более конкурентоспособной и по мере роста численности популяций вытеснила непарного шелкопряда в менее пригодные для развития местообитания. К ним относятся смешанные, более высоко полнотные насаждения из дуба, липы, клена, осины, в которых доля дуба составляла менее 70%. Однако благодаря тому, что экологические ниши дубовой листовертки и непарного шелкопряда перекрываются лишь частично, обе популяции смогли реализовать одновременное и совместное массовое размножение и сформировали комплексные очаги.

При максимальном насыщении местообитаний (1986–1989 гг.) численность отродившихся гусениц листовертки была в 50 раз выше, чем непарного шелкопряда. За 1988 г. плотность ее популяции увеличилась с 557.8 до 654 яиц на 100 точек роста, а непарного шелкопряда стала снижаться. В комплексных очагах максимальная плотность популяции шелкопряда (12.63 и 11.6 яиц на 100 точек роста весной 1988 и 1989 г.) составила лишь около 20% от численности, наблюдавшейся в предыдущую вспышку (55.65 яиц на 100 точек роста весной 1977 г.).

Гусеницы непарного шелкопряда были вынуждены концентрироваться в нижней, еще не

**Таблица 1.** Изменение численности зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда весной 1981–1990 гг., а также степени объедания насаждений

| Год | Количество яиц на 100 точек роста, шт. | | Дефолиация, % | |
|---|---|---|---|---|
| | листовертки | шелкопряда | средняя | наибольшая |
| 1981 | 71.7 | 1.10 | 5 | 15 |
| 1982 | 21.6 | 0.18 | 7 | 20 |
| 1983 | 47.3 | 0.22 | 10 | 25 |
| 1984 | 118.9 | 0.43 | 17 | 35 |
| 1985 | 248.6 | 0.44 | 15 | 30 |
| 1986 | 308.9 | 1.03 | 34 | 45 |
| 1987 | 436.4 | 6.56 | 71 | 85 |
| 1988 | 557.8 | 12.68 | 81 | 95 |
| 1989 | 654.0 | 11.60 | 56 | 85 |
| 1990 | 110.9 | 4.58 | 25 | 30 |

**Таблица 2.** Изменение численности зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда (яиц на 100 точек роста) в чистых и смешанных дубравах весной 1977–1991 гг.

| Год | Плотность популяции непарного шелкопряда в дубравах | | | а/б | Коэффициент размножения шелкопряда в дубравах | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | чистых (а) | смешанных (б) | средняя | | чистых | смешанных |
| 1977 | 64.79 | 44.47 | 55.65 | 1.46 | 0.22 | 0.29 |
| 1978 | 14.02 | 13.09 | 13.63 | 1.07 | 0.70 | 0.35 |
| 1979 | 9.88 | 4.65 | 7.68 | 2.13 | 0.98 | 0.37 |
| 1980 | 9.71 | 1.70 | 6.24 | 5.70 | 0.18 | 0.18 |
| 1981 | 1.71 | 0.21 | 1.10 | 5.73 | 0.17 | 0.13 |
| 1982 | 0.28 | 0.04 | 0.18 | 7.59 | 1.09 | 2.77 |
| 1983 | 0.31 | 0.10 | 0.22 | 2.95 | 2.20 | 1.04 |
| 1984 | 0.68 | 0.11 | 0.44 | 6.21 | 0.77 | 3.14 |
| 1985 | 0.53 | 0.34 | 0.44 | 1.54 | 2.49 | 1.84 |
| 1986 | 1.32 | 0.63 | 1.03 | 2.06 | 7.48 | 3.09 |
| 1987 | 9.88 | 1.96 | 6.56 | 5.04 | 1.28 | 6.47 |
| 1988 | 12.59 | 12.68 | 12.63 | 0.99 | 0.78 | 1.11 |
| 1989 | 9.85 | 14.02 | 11.60 | 0.70 | 0.57 | 0.22 |
| 1990 | 5.64 | 3.10 | 4.58 | 1.82 | 0.19 | 0.13 |
| 1991 | 1.10 | 0.36 | 0.80 | 3.06 | 0.46 | 1.12 |

поврежденной листоверткой части кроны, или частично питаться вторичной листвой. Они мигрировали в рядом расположенные менее благоприятные для своего развития насаждения. Поэтому осенью 1988 г., когда численность листовертки достигла пика (363.4 кладок или 654 яйца на 100 точек роста), плотность популяции непарного шелкопряда в менее благоприятных для его развития насаждениях (14.02 яиц на 100 точек роста) была существенно (на 40%) выше, чем в благоприятных условиях (9.85 яиц на 100 точек роста) (табл. 2).

При отсутствии листовертки на такой же фазе предыдущей градации заселенность шелкопрядом благоприятных для развития насаждений (64.79 яиц на 100 точек роста), наоборот, была в 1.46 раза выше, чем менее благоприятных (44.47 яиц на 100 точек роста). Более высокий (почти в 5 раз) уровень численности шелкопряда на фазе макси-

мума этого массового размножения тоже приводил к миграциям и росту заселенности менее благоприятных насаждений. Однако после снижения плотности популяции заселенность чистых дубрав быстро восстанавливалась. Это свидетельствует о том, что проявление межвидовой конкуренции (с зеленой дубовой листоверткой) более значительно, чем внутривидовой. Так, в 1979–1982 гг. плотность популяции непарного шелкопряда в чистых дубравах была в 2–7 раз выше, чем в смешанных насаждениях, а в сопоставимых условиях, но при совместном размножении с листоверткой (1988–1991 гг.) – только в 0.7–3.1 раза (табл. 2), т.е. листовертка в комплексных очагах массового размножения вытесняет непарного шелкопряда из наиболее оптимальных для развития чистых дубрав.

О вынужденной концентрации непарного шелкопряда в совместных очагах с листоверткой в менее благоприятных для своего развития насаждениях свидетельствует и анализ динамики его коэффициентов размножения (табл. 2). Так, за 1987 г. при сильной дефолиации (до 85%) в чистых дубравах плотность популяции выросла только 1.28 раза, в то время как в смешанных насаждениях она увеличилась в 6.47 раз, что существенно выше. За 1988 г. при дефолиации (до 95%) в чистых дубравах плотность популяции шелкопряда стала снижаться (коэффициент размножения 0.78), а в смешанных насаждениях несколько выросла (коэффициент размножения 1.11).

Дальнейшее ухудшение трофических и микроклиматических условий в комплексных очагах, увеличение площади насаждений с высокой степенью объедания листоверткой способствовали снижению коэффициента размножения (0.22 в 1989 г.) уже и в смешанных дубравах.

Таким образом, при увеличении численности насекомых происходит постоянное перераспределение популяции в пространстве, направленное на снижение внутри- и межвидовой конкуренции. Данный лесной массив – ленточного типа, сравнительно небольшой по площади (около трех тысяч гектаров). Поэтому в нем смещение зоны очага в виде образования типичных миграционных очагов по мере развития массового размножения не выражено. В связи с этим территория была объективно дифференцирована на два типа локальных очагов (чистые и смешанные дубравы), но они все являются очагами одного массового размножения. В неблагоприятных для развития непарного шелкопряда насаждениях амплитуда колебания плотности популяции меньше, период депрессии больше, но продолжительность цикла сохраняется. Пространственная дифференциация очагов зеленой дубовой листовертки существенно меньше, они формировались преимущественно в чистых дубравах, и стабилизация ее численности на высоком уровне обусловлена спецификой (недостаточной эффективностью) механизмов регуляции.

Ухудшение условий обитания приводило к росту смертности непарного шелкопряда. Для фазы максимума вспышки массового размножения характерна высокая зараженность специализированными паразитами (табл. 3). Наибольшее значение в динамике численности непарного шелкопряда имели паразитические двукрылые: тахины *Parasetigena silvestris* R.D. и *Blepharipoda scutellata* R.D. (Лямцев, 2013). В комплексных очагах при медленном росте и невысоком уровне численности непарного шелкопряда зараженность гусениц в 1988–1989 гг. была существенно выше (38.5–52.4%), чем на фазе максимума интенсивных вспышек – 28.0–30.0% в 1976–1977 гг. и 26.8–31.2% в 1995–1996 гг. Зараженность куколок характеризовалась той же тенденцией и была 48.3–53.7%, 24.0–34.4% и 23.6–37.5% соответственно. Таким образом, в очагах с доминированием листовертки при менее интенсивной вспышке массового размножения непарного шелкопряда (1982–1991 гг.) паразитоиды действовали фактически без запаздывания, что явилось одной из причин завершения вспышки.

Для лесостепных дубрав Саратовской обл. характерны перманентные вспышки массового размножения непарного шелкопряда (Лямцев, 2013). Их формированию способствуют высокая частота и интенсивность засух (модифицирующих воздействий), низкая биологическая устойчивость насаждений, высокая эффективность внутрипопуляционных регуляторов и достаточно эффективный комплекс специализированных энтомофагов. Такой тип динамики популяции является оптимальным для дубрав южной части лесостепи, так как не вызывает существенной дестабилизации лесных экосистем.

Для зеленой дубовой листовертки условия в дубравах лесостепи и степи также наиболее благоприятны. Ее эруптивные массовые размножения специфичны и значительно отличаются от динамики популяций других насекомых. Анализ многолетней динамики численности показывает, что для зеленой дубовой листовертки характерен более продолжительный (4–5 лет), чем у непарного шелкопряда, межвспышечный (межочаговый) период. Наиболее важным отличием являются чрезвычайно продолжительные массовые размножения. Листовертка хорошо приспособлена к своему кормовому растению и наиболее конкурентоспособна по сравнению с листогрызущими насекомыми, развивающимися медленнее, ее гусеницы устойчивы к неблагоприятным воздействиям биотических и абиотических факторов.

Полученные нами данные, как и результаты других исследований (Рубцов, Рубцова, 1984), по-

**Таблица 3.** Динамика плотности популяции и коэффициента размножения непарного шелкопряда, его зараженности паразитическими двукрылыми на фазе максимума трех последовательных массовых размножений

| Год | Количество кладок яиц весной, шт./дер. | Зараженность гусениц и куколок, % | | Коэффициент размножения |
|---|---|---|---|---|
| | | *P. silvestris* | *Bl. scutellata* | |
| Массовое размножение 1973–1981 гг. | | | | |
| 1975 | 0.520 | – | – | 4.2 |
| 1976 | 2.200 | 30.0 | 24.0 | 1.5 |
| 1977 | 3.364 | 28.0 | 34.4 | 0.45 |
| Массовое размножение 1982–1991 гг. | | | | |
| 1987 | 0.270 | 35.1 | 54.0 | 2.3 |
| 1988 | 0.613 | 38.5 | 53.7 | 1.1 |
| 1989 | 0.663 | 52.4 | 48.3 | 0.43 |
| Массовое размножение 1992–2000 гг. | | | | |
| 1994 | 0.142 | 21.6 | 9.4 | 9.3 |
| 1995 | 1.322 | 31.2 | 23.6 | 3.6 |
| 1996 | 4.769 | 26.8 | 37.5 | 0.14 |

казывают, что массовые размножения листовертки затягиваются до 10 и даже 20 лет. Дубравы не повреждаются листоверткой одновременно, ежегодно происходит территориальное перераспределение очагов, внутрипопуляционные регуляторы предотвращают сильную (сплошную) дефолиацию, что позволяет восстанавливать листву и предотвращает массовое усыхание деревьев. В Саратовской обл. неблагоприятные метеорологические условия (поздние заморозки и морозы в декабре–феврале) снижали численность листовертки (1981 г.), но не прерывали ее массового размножения (Знаменский, Лямцев, 1990). Гусеницы дубовой листовертки при высокой их численности слабо поражались инфекционными болезнями. Большое значение в динамике численности имели неинфекционные болезни, смертность от которых увеличивается с ростом плотности популяции листовертки, особенно в период полного объедания листьев кормовых пород (Schwerdtfeger, 1961; Знаменский, Куприянова, 1980; Horstmann, 1984; Лямцев, 2011). Так, если в 1986–1988 гг. смертность гусениц дубовой листовертки составила 60–70%, то в 1989 г. при максимальной численности – 94.0%, что явилось одной из главных причин кризиса массового размножения. В качестве регулирующего фактора гусеничные паразиты могут выступать при плотности популяций листовертки менее 10 особей на 100 побегов текущего года. Самым многочисленным и эффективным паразитом листовертки, заражая около 37% куколок, является наездник феогенес (*Dirophanes invisor* (=*Phaeogenes invisor* Thund.)). Однако увеличение зараженности наездником происходит лишь в интервале от 5 до 20 куколок на 100 побегов текущего года.

Таким образом, при сильном ослаблении дубрав комплекс энтомофагов листовертки осуществляет регуляцию только в узком интервале ее численности. Зона действия безынерционных механизмов регуляции (неинфекционных болезней) также недостаточно широка и не пересекается с зоной действия инерционных механизмов регуляции (энтомофагов). Поэтому при высокой плотности популяции листовертки начавшееся ее снижение часто прекращается и происходит восстановление численности. Безынерционные механизмы не сокращают популяцию настолько сильно, чтобы в процесс включились энтомофаги и завершили его, что приводит к колебаниям плотности популяции на фазе максимума массового размножения и образованию хронических очагов (Лямцев, 2011).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесостепные порослевые дубравы наиболее благоприятны для массового размножения листогрызущих насекомых. Доминирующими видами являются дубовая зеленая листовертка и непарный шелкопряд. Экологические ниши этих насекомых перекрываются лишь частично, что дает возможность им существовать на одних и тех же участках и создавать комплексные очаги. Это приводит к формированию специфических особенностей динамики популяций. Периодичность вспышек массового размножения непарного шелкопряда составляет 10–11 лет, а зеленой дубо-

вой листовертки – около 20 лет. Характерным (особенно для непарного шелкопряда) является постоянная готовность популяций к массовому размножению, так как численность насекомых не стабилизируется на низком уровне и практически не колеблется возле точки равновесия, а сразу начинает увеличиваться.

Специфической особенностью массовых размножений листовертки является стабилизация численности на высоком уровне и продолжительный период существования популяций с повышенной плотностью (образование затяжных массовых размножений, хронических очагов). Они характерны для популяций листовертки в ослабленных, теряющих биологическую устойчивость дубравах, где воздействие человека ведет к снижению численности энтомофагов и ослаблению их регулирующей роли.

При доминировании в очагах зеленой дубовой листовертки массовое размножение непарного шелкопряда не прекращается, но становится существенно менее интенсивным.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Белов А.Н.* Размер выборки при учете кладок яиц непарного шелкопряда в дубовых древостоях // Лесоведение. 1978. № 3. С. 77–83.

*Гамаюнова С.Г., Новак Л.В., Войтенко Ю.В., Харченко А.Е.* Массовые хвое- и листогрызущие вредители леса. Харьков, 1999. 173 с.

*Знаменский В.С.* О формировании и развитии комплексных очагов листогрызущих насекомых в дубравах // Биологические науки. 1972. № 11. С. 19–23.

*Знаменский В.С.* Динамика численности непарного шелкопряда в дубравах лесостепи // Лесоведение. 1984. № 4. С. 12–20.

*Знаменский В.С., Белов А.Н.* Оптимизация системы учета гусениц и куколок непарного шелкопряда // Экспресс-информация. М.: ЦБНТИлесхоз, 1976. Вып. II. С. 14–15.

*Знаменский В.С., Куприянова В.А.* Роль паразитических насекомых и болезней в динамике численности зеленой дубовой листовертки // Защита леса от вредителей и болезней: Сборник научных трудов. М.: ВНИИЛМ, 1980. С. 83–93.

*Знаменский В.С., Лямцев Н.И.* Оптимизация методов учета листоверток и пядениц в дубовых древостоях // Лесное хозяйство. 1989. №6. С. 38–41.

*Знаменский В.С, Лямцев Н.И.* Особенности динамики численности непарного шелкопряда в комплексных очагах листогрызущих насекомых // Защита леса от вредителей и болезней: Сборник научных трудов. М.: ВНИИЛМ. 1990. С. 11–21.

*Знаменский В.С., Полякова Л.А.* Учет численности кладок яиц зеленой дубовой листовертки // Лесное хозяйство. 1978. № 3. С.75–79.

*Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В., Суховольский В.Г.* Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.

*Исаев А.С., Лямцев Н.И., Ершов Д.В.* Контроль численности лесных насекомых в системе лесоэнтомологического мониторинга // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. Кн. 1. С. 383–421.

*Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В.* Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 262 с.

*Лямцев Н.И.* Многолетняя динамика численности зеленой дубовой листовертки в Европейской России // Лесоведение. 2011. № 6. С. 79–85.

*Лямцев Н.И.* Динамика численности непарного шелкопряда в лесостепных дубравах Европейской России. Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. 98 с.

*Лямцев Н.И., Дмитриева И.В.* Влияние солнечной активности на изменение численности непарного шелкопряда // Биофизика. 1998. Т. 43. Вып. 4. С. 603–609.

*Лямцев Н.И., Исаев А.С.* Модификация типов вспышек массового размножения непарного шелкопряда в зависимости от эколого-климатической ситуации // Лесоведение. 2005. № 5. С. 3–9.

*Лямцев Н.И., Исаев А.С., Зукерт Н.В.* Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в европейской России // Лесоведение. 2000. № 1. С. 62–67.

*Недорезов Л.В., Садыкова Д.Л.* К проблеме выбора математической модели динамики популяции (на примере зеленой дубовой листовертки) // Евразиатский энтомологический журн. 2005. № 4. С. 263–272.

*Панина Н.Б., Белов А.Н.* Эффективность энтомофагов непарного шелкопряда в комплексных очагах насекомых-фитофагов в дубравах Приволжской возвышенности // Лесохозяйственная информация. 2012. Вып. 1. С. 26–34.

*Рубцов В.В., Рубцова Н.Н.* Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука, 1984. 183 с.

*Семевский Ф.Н.* Оценка регуляторной роли факторов динамики численности // Журн. общей биологии. 1972. Т. 33. № 5. С. 569–578.

*Уткина И.А., Рубцов В.В.* Взаимоотношения разных видов дуба и филлофагов как объект биогеоценотических исследований // Лесоведение. 2021. № 5. С. 547–554.

*Berryman A.A.* Functional web analysis: Detecting the structure of population dynamics from multi-species time series. Basic and Applied Ecology. 2001. № 2. P. 311–321.

*Horstmann K.* 16. Untersuchungen zum Massenwechsel des Eichenwicklers, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae) in Unterfranken // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. 1984. V. 98. № 1. S. 73–95.

*Liebhold A., Elkinton J., Williams D., Muzika R.M.* What causes outbreaks of the gypsy moth in North America? // Population Ecology. 2000. V. 42. № 3. P. 0257–0266.

*Schwerdtfeger F.* Das Eichenwickler als Problem // Forschung und Beratung. Reihe C. Heft 1, 1961. 174 s.

# The Gypsy Moths and the Green Oak Moths Population Dynamics during a Joint Mass Reproduction Outbreak

**N. I. Lyamtsev***

*All-Russian Research Institute of Silviculture and Mechanization of Forestry, Institutskaya st., 15, Pushkino, Moscow Oblast, 141200 Russia*

**E-mail: nilyamcev@yandex.ru*

Long-term studies are necessary for effective forecasting and management of the harmful forest insects populations. This article is aimed at the quantitative description of the population dynamics mechanisms of the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) and the green oak moth (*Tortrix viridana* L.) during their joint and simultaneous mass reproduction. To do this, a comparative analysis of data from stationary observations of insect populations in 1975–2021 was carried out. It has been established that outbreaks of mass reproduction of gypsy moth and green oak moth with the formation of complex foci in weakened forest-steppe oak forests have a periodic nature. The duration of a mass reproduction of the gypsy moth is 10–11 years, and of the green oak moth – about 20 years. A characteristic feature is the constant readiness of populations for mass reproduction, the number of gypsy moth does not stabilise at a low level and practically does not fluctuate around the equilibrium point, but immediately begins to increase. The mechanisms of the interspecific competition are shown, and its impact on population dynamics is assessed quantitatively. With the dominance of the green oak moth in the foci, the mass reproduction of the gypsy moth does not stop, but becomes less intense. The proportion of the gypsy moth population in pure oak plantations is declining. Due to the deterioration of living conditions and an increase in the caterpillars' mortality, a slow increase in numbers and a significantly lower maximum level are observed. The efficiency of entomophages increases, the gypsy moth population does not get out of their control, therefore, a less intensive mass reproduction scheme is realised. For the green oak moth, on the contrary, the biocenotic regulation of the population is less effective and is characterized by a strong inertia. The green oak moth is characterised by the formation of chronic foci due to an increase in the maximum outbreak of mass reproduction stage and its duration as a whole. Mass reproduction is very intensive, the population stabilises at a high level of abundance. Gypsy moth with simultaneous reproduction does not have a significant negative impact on the green oak moth.

*Keywords: forest-steppe oak forests, phyllophagous insects, population dynamics, mass reproduction outbreaks, biocenotic regulation mechanisms.*

## REFERENCES

Belov A.N., Razmer vyborki pri uchete kladok yaits neparnogo shelkopryada v dubovykh drevostoyakh (Sample size in studies of Gypsy moth's egg laying number in oak stands), *Lesovedenie*, 1978, No. 3, pp. 77–83.

Berryman A.A., Functional web analysis: Detecting the structure of population dynamics from multi-species time series, *Basic and Applied Ecology*, 2001, No. 2, pp. 311-321.

Gamayunova S.G., Novak L.V., Voitenko Y.V., Kharchenko A.E., *Massovye khvoe- i listogryzushchie vrediteli lesa* (Mass needle- and leaf-eating forest insects), Khar'kov: 1999, 173 p

Horstmann K., 16. Untersuchungen zum Massenwechsel des Eichenwicklers, Tortrix viridana L. (Lepidoptera, Tortricidae) in Unterfranken, *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 1984, Vol. 98, No. 1, pp. 73–95.

Isaev A.S., Khlebopros R.G., Kondakov Y.P., Nedorezov L.V., Kiselev V.V., Sukhovol'skii V.G., *Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh* (*Population dynamics of the forest insects*), Moscow: Nauka, 2001, 373 p.

Isaev A.S., Lyamtsev N.I., Ershov D.V., Kontrol' chislennosti lesnykh nasekomykh v sisteme lesoentomologicheskogo monitoringa (Regulation of the forest insect poulation as a part of the system of enthomological monitoring of forests), In: *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* (Forest ecosystems of Russia: diversity and dynamics), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2012, Vol. 1, pp. 383–421.

Isaev A.S., Pal'nikova E.N., Sukhovol'skii V.G., Tarasova O.V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy* (Population dynamics of forest phyllophagous insects: models and prognoses), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2015, 262 p

Liebhold A., Elkinton J., Williams D., Muzika R.M., What causes outbreaks of the gypsy moth in North America?, *Population Ecology*, 2000, Vol. 42, No. 3, pp. 0257–0266.

Lyamtsev N.I., *Dinamika chislennosti neparnogo shelkopryada v lesostepnykh dubravakh Evropeiskoi Rossii* (Population dynamics of gypsy moth in the oak stands of the forest-steppe in European part of Russia), Pushkino: Izd-vo VNIILM, 2013, 98 p.

Lyamtsev N.I., Dmitrieva I.V., Vliyanie solnechnoi aktivnosti na izmenenie chislennosti neparnogo shelkopryada (Effect of the solar activity on variations in population of gypsy moth), *Biofizika*, 1998, Vol. 43, No. 4, pp. 603–609.

Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Modifikatsiya tipov vspyshek massovogo razmnozheniya neparnogo shelkopryada v zavisimosti ot ekologo-klimaticheskoi situatsii (Modification of gypsy moth outbreaks related to ecological-climatic situation), *Lesovedenie*, 2005, No. 5, pp. 3–9.

Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Zukert N.V., Vliyanie klimata i pogody na dinamiku chislennosti neparnogo shelkopryada v evropeiskoi Rossii (Effects of climate and weather on pop-

ulation dynamics of gypsy moth in European part of Russia), *Lesovedenie*, 2000, No. 1, pp. 62–67.

Lyamtsev N.I., Mnogoletnyaya dinamika chislennosti zelenoi dubovoi listovertki v Evropeiskoi Rossii (Long-term population dynamics of the European oak leafroller in the European part of Russia), *Lesovedenie*, 2011, No. 6, pp. 79–85.

Nedorezov L.V., Sadykova D.L., K probleme vybora matematicheskoi modeli dinamiki populyatsii (na primere zelenoi dubovoi listovertki) (A contribution to the problem of selecting a mathematical model of population dynamics with particular reference to the green oak tortrix), *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal*, 2005, No. 4, pp. 263–272.

Panina N.B., Belov A.N., Effektivnost' entomofagov neparnogo shelkopryada v kompleksnykh ochagakh nasekomykh-fitofagov v dubravakh Privolzhskoi vozvyshennosti (Gypsy moth entomophage efficiency in integrated outbreaks of insects-phytophages in Volga region highlands oak woods), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2012, No. 1, pp. 26–34.

Rubtsov V.V., Rubtsova N.N., *Analiz vzaimodeistviya listogryzushchikh nasekomykh s dubom* (Analysis of the interaction between leaf-eating insects and oaks), Moscow: Nauka, 1984, 183 p.

Schwerdtfeger F., Das Eichenwickler als Problem, *Forschung und Beratung*, Reihe C, Heft 1, 1961, 174 p.

Semevskii F.N., Otsenka regulyatornoi roli faktorov dinamiki chislennosti (Contribution of controls of the population dynamics), *Zhurnal obshchei biologii*, 1972, Vol. 33, No. 5, pp. 569–578.

Utkina I.A., Rubtsov V.V., Vzaimootnosheniya raznykh vidov duba i fillofagov kak ob"ekt biogeotsenoticheskikh issledovanii (Relationship of different types of oak and phillophages as an object of biogeocenotic research), *Lesovedenie*, 2021, No. 5, pp. 547–554.

Znamenskii V.S., Belov A.N., Optimizatsiya sistemy ucheta gusenits i kukolok neparnogo shelkopryada (Optimization of the accounting system for gypsy moth caterpillars and pupae), *Ekspress-informatsiya*, 1976, Vol. II, pp. 14–15.

Znamenskii V.S., Dinamika chislennosti neparnogo shelkopryada v dubravakh lesostepi (Population dynamics of gypsy moth in oak forests of forest-steppe), *Lesovedenie*, 1984, No. 4, pp. 12–20.

Znamenskii V.S., Kupriyanova V.A., Rol' paraziticheskikh nasekomykh i boleznei v dinamike chislennosti zelenoi dubovoi listovertki (The role of parasitic insects and diseases in the dynamics of the number of green oak leafworm), In: *Zashchita lesa ot vreditelei i boleznei (Protection of the forest from pests and diseases)* Moscow: VNIILM, 1980, pp. 83–93.

Znamenskii V.S., Lyamtsev N.I., Optimizatsiya metodov ucheta listovertok i pyadenits v dubovykh drevostoyakh (Optimization of accounting methods for leafworms and moths in oak stands), *Lesnoe khozyaistvo*, 1989, No. 6, pp. 38–41.

Znamenskii V.S., Lyamtsev N.I., Osobennosti dinamiki chislennosti neparnogo shelkopryada v kompleksnykh ochagakh listogryzushchikh nasekomykh (Features of population dynamics of the gypsy moth in complex centers of reproduction of leaf eating insects), In: *Zashchita lesa ot vrednykh nasekomykh i boleznei* (Protection of forests from pest insects and diseases), Moscow: Izd-vo VNIILM, 1990, pp. 11–21.

Znamenskii V.S., O formirovanii i razvitii kompleksnykh ochagov listogryzushchikh nasekomykh v dubravakh (On the formation and development of complex foci of leaf-eating insects in oak forests), *Biologicheskie nauki*, 1972, No. 11, pp. 19–23.

Znamenskii V.S., Polyakova L.A., Uchet chislennosti kladok yaits zelenoi dubovoi listovertki (Accounting for the number of egg raftings of the green oak leafworm), *Lesnoe khozyaistvo*, 1978, No. 3, pp. 75–79.