

На правах рукописи

ЛЕОНТЬЕВ

Леонид Леонидович

Большой еловый лубоед
***Dendroctonus micans* Kug. (Coleoptera: Scolytidae)**
на Северо-Западе России

03.00.09 - Энтомология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2004

Работа выполнена в Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии.

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор
Катаев Олег Александрович

Официальные оппоненты:

доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Стадницкий Георгий Вадимович,

доктор биологических наук, профессор
Булыгинская Мария Александровна

Ведущая организация:

Зоологический институт РАН .

Защита диссертации состоится "08" июля 2004 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д.006.015.01. при Всероссийском научно-исследовательском институте защиты растений по адресу: 196608, Санкт-Петербург - Пушкин - 8, шоссе Подбельского, 3, ВИЗР.

Факс: 470-51-10 E-mail: vizrspb@mail333.com

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений РАСХН.

Автореферат разослан "04" июня 2004 г.

Ученый секретарь диссертационного
совета, кандидат биологических наук

И\А.Наседкина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Настоящая работа посвящена гоучению большого елового лубоеда (короеда-дендрохтона) - *D. micans* Kug. (Coleoptera: Scolytidae) на Северо-Западе России.

До некоторого времени большой еловый лубоед не вызывал опасений лесоводов. Его массовое размножение началось в еловых лесах Грузии в конце 50-х годов, а позднее - в культурах сосны в Сибири и Эстонии.

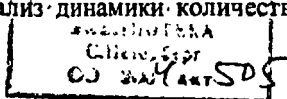
В 80-х годах массовое размножение лубоеда началось и на Северо-Западе России, в результате чего были повреждены и погибли культуры сосны на больших площадях. В этом регионе ведется интенсивное лесное хозяйство, и культуры сосны и ели создаются постоянно в различных типах леса и занимают большие площади. В связи с этим, существует реальная потенциальная угроза появления и массового размножения большого елового лубоеда в культурах хвойных пород.

Большинство работ по изучению *D. micans* проводилось в период массового размножения лубоеда и либо в культурах, либо после его интродукции за пределы ареала, т.е. в не типичных условиях обитания вида. Изучение особенностей развития *D. micans* в типичных условиях обитания (на сосне и ели естественного происхождения, в пределах ареала, при низком уровне численности) необходимо для объективного понимания и оценки взаимодействия лубоеда с кормовыми породами, степени его агрессивности и опасности, и вероятности появления в новых насаждениях.

В связи с этим, необходима и оценка эффективности имеющихся на сегодняшний день рекомендаций по защите от массового размножения большого елового лубоеда в различных насаждениях.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы была оценка значения и опасности большого елового лубоеда на Северо-Западе России, на основе выявления особенностей развития в типичных для данного вида условиях - лесах естественного происхождения, и взаимоотношений с кормовыми породами в различных культурах хвойных в этом же регионе.

В связи с этим, в задачи исследования входили следующие вопросы: определение современного ареала большого елового лубоеда на основе изучения коллекционных материалов и литературных данных; выявление биологических особенностей *D. micans* на основе полевых исследований и анализа систематического положения вида и характеристик близкородственных короедов рода *Dendroctonus*; изучение взаимодействия вида с кормовыми породами на основе анализа морфометрических характеристик различных стадий развития лубоеда на Северо-Западе и состояния заселенных деревьев; анализ динамики количества поселений



лубоеда в различных насаждениях; выявление лесохозяйственного значения лубоеда и оценка потенциальной угрозы насаждениям.

Научная повизна работы.

Уточнен ареал *D.micans*. Установлено первостепенное значение для успешного развития лубоеда не кормовой породы, а состояния заселенного участка дерева. Установлено, что большой еловый лубоед не поселяется и не развивается на участках стволов, обладающих устойчивостью, а при столкновении с активными защитными реакциями дерева личинки в поселениях лубоеда прекращают питаться, испытывают угнетение и погибают. Впервые проведенное изучение послойной влажности прикамбиальных слоев луба и древесины сосны и ели выявило значительные нарушения водного режима участков стволов или деревьев, выбираемых для поселения большим еловым лубоедом, даже при отсутствии внешних признаков ослабления. Установлено, что *D.micans* не преодолевает активные защитные реакции заселенных деревьев и не является агрессивным видом. Изучение роста деревьев, поврежденных лубоедом, выявило, что значительное снижение прироста происходит только при окольцевании лубоедом ствола более чем на 75% по периметру.

Теоретическая и практическая ценность работы. Установлено, что *D.micans* является не агрессивным, а узкоспециализированным видом, занимающим очень специфичную экологическую нишу, недоступную другим короедом. Установлено, что успешное развитие *D.micans* возможно только на участках стволов, не обладающих устойчивостью. Вероятность массового размножения лубоеда оценивается как весьма высокая, особенно при завозе на новые территории. Установлено, что существующие методы ограничения численности большого елового лубоеда малоэффективны и их применение не целесообразно.

Апробация, публикации, доклады» По материалам диссертации опубликовано 10 работ. Результаты работы докладывались лично или представлялись в виде стендовых сообщений на конференции молодых ученых лесохозяйственной отрасли, Москва, 1989; X съезде ВЭО, Ленинград, 1990; конференции молодых ученых западного отделения ВАСХНИЛ, Гомель, 1990; конференции по совершенствованию научного обеспечения лесохозяйственного производства, Пушкино, 1990; конференции по защите питомников и молодняков от вредителей и болезней, Москва, 1990; второй всесоюзной научно-технической конференции, Москва, 1991.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 204 страницах машинописного текста, состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы, 11 таблиц приложений, включает 15 таблиц, 10 рисунков. Список литературы включает 319 работ, в том числе 106 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение.

Обоснована актуальность темы диссертации, сформулированы цели и задачи исследования, кратко проанализировано содержание работы.

Глава 1. Методика исследований. Глава содержит подробное описание основных методик, использованных в данной работе.

Вскрытие поселений большого елового лубоеда проводилось в течение 1988-1993 г. в различных типах леса и на различных породах в южной Карелии и Ленинградской области. Из каждого поселения собирались все особи (от яиц до имаго), которые изучались и измерялись в лаборатории.

Изучение динамики численности проводилось ежегодными учетами на постоянных пробных площадях, с использованием датировки поселений по радиальному приросту на отмерших или поврежденных ранее деревьях.

Оценка состояния деревьев проводилась по радиальному приросту, характеристикам кроны и по послойной влажности прикамбиальных слоев древесины и луба контрольных и заселенных деревьев.

Влияние поселений лубоеда на дальнейший прирост выживших деревьев изучалось по сравнению относительного прироста контрольных и заселенных деревьев в соответствующие годы.

Глава 2. Общая характеристика большого елового лубоеда» В данной главе подробно рассмотрено и проанализировано систематическое положение и распространение большого елового лубоеда, произведена группировка видов рода *Dendroctonus* с точки зрения систематики и биологии. Цель раздела - оценить биологические особенности и агрессивность вида на фоне других представителей рода; определить современный ареал лубоеда и причины, вызвавшие его расширение.

Нами кратко проанализированы особенности биологии и систематики видов рода *Dendroctonus*. На основе этого анализа произведено разделение видов рода *Dendroctonus* на три группы. Установлено, что и с точки зрения систематики, и по биологическим признакам *D.micans* наиболее близок североамериканским *D.punctatus*, *D.valens*, *D.terebrans* и *D.rhizophagus*. Эта группа видов по многим признакам биологии (особенности экологии, продолжительность генерации, особенности яйцекладки, маточных и личиночных ходов, и т.д.) существенно отличается от большинства других короедов и является наименее вредоносной.

На основе обширного коллекционного материала и многочисленных литературных данных изучено распространение *D.micans* в Евразии. В результате нами составлена оригинальная схема ареала большого елового лубоеда (рис. 1).

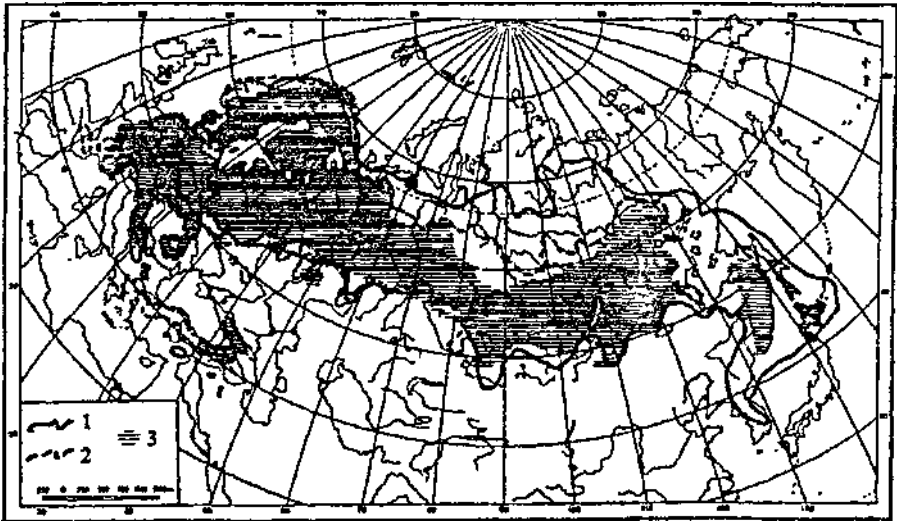


Рис. 1. Современный ареал *D.micans* и его кормовых пород в Евразии. 1 - обобщенный ареал видов рода *Picea*; 2 - обобщенный ареал видов рода *Pinus*, 3 - ареал *D.micans*.

Установлено, что по первым же находкам в XIX веке ареал *D.micans* полностью совпадал с ареалами его исконных кормовых пород - ели и сосны обыкновенной, причем в Европе лубоед отмечался даже в некоторых изолированных массивах ели, характерных для этой породы у западной границы ареала. На восточной границе ареал лубоеда резко смещается к югу.

Не выявлено фактов расширения ареала лубоеда, связанного с предполагаемой высокой агрессивностью вида, в пределах естественного ареала его исконных кормовых пород. Отмечено лишь локальное проникновение лубоеда в культуры хвойных вслед за их созданием на новых площадях, в основном за пределами естественного ареала этих пород. Значительное расширение ареала лубоеда связано со случайным завозом вида в леса Грузии и Турции и в культуры ели в Великобритании.

Сделан вывод, что причиной распространения лубоеда на новых территориях является значительное количество специфично ослабленных незаселенных деревьев, а не предполагаемая высокая агрессивность вида.

Глава 3. Продолжительность развития большого елового лубоеда.
На основе данных многолетних полевых исследований с учетом особенностей состояния насекомых во вскрытых поселениях составлена схема фенологического развития большого елового лубоеда (рис. 2).

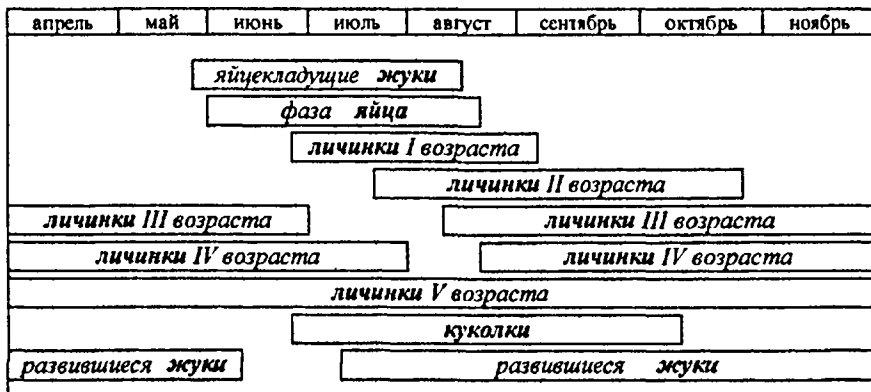


Рис. 2 . Обобщенная схема развития большого елового лубоеда.

На Северо-Западе России яйцекладка лубоеда обычно происходит с первых чисел июня до начала августа.

При типичном двухлетнем цикле развития в поселениях, основанных в июне-июле, насекомые к поздней осени обычно достигают III—V личиночного возраста, и уходят на зимовку. Появление молодых жуков в этих поселениях происходит к середине-концу следующего лета, и на вторую зимовку уходят жуки. Нами не отмечено ни одной позднелетней или осенней яйцекладки. Самки откладывают яйца на второй год, но для завершения полного цикла развития может потребоваться чуть менее 24 месяцев.

При достаточном количестве не обладающего устойчивостью луба на заселенном участке дерева, и крайне теплом и продолжительном летнем периоде особи из наиболее ранних яйцекладок к концу осени могут завершить свое развитие и на зимовку уйдут молодые жуки. Возможность такого развития подтверждается как нашими данными, так и опытами других авторов по подселению лубоеда на отрубки стволов в лабораторных условиях. Весной следующего года эти молодые жуки неизбежно будут проходить дополнительное питание и приступят к яйцекладке лишь с середины лета. Формально развитие таких поселений завершается за один календарный год, но фактически требует 13-14 месяцев и их потомство всегда будет развиваться по двухлетнему циклу.

Холодный и короткий летний период может значительно замедлять развитие, которое затягивается до 3 лет.

Возможность чередования одно- и двухлетних циклов развития нарушает изолированность гетероциклических фенологических популяций большого елового лубоеда и усложняет биологическую структуру популяции, что имеет большое положительное значение для генетики вида.

Глава 4. Биология большого елового лубоеда. В данной главе приводятся результаты проведенного нами изучения биологии большого елового лубоеда на Северо-Западе России, результаты изучения морфометрических показателей различных стадии развития и анализ репродуктивной стратегии этого вида.

Типичными кормовыми породами большого елового лубоеда, с которыми он исконно связан, являются сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L и различные виды ели - *Picea abies* (L) Karst., *P. obovata* Ledeb., *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisek ex Carr. Ареал *D.micans* практически совпадает с объединенным ареалом этих кормовых пород. В условиях Северо-Запада лубоед повсеместно заселяет и сосну, и ель обыкновенную, без какого-либо предпочтения одной из этих пород.

D.micans обнаружен нами в различных типах леса: на сосне - от брусничного до травяного и сфагнового (чаще встречается на сосне естественного происхождения по болоту), на ели - от приручейного до сфагнового и брусничного (строгой приуроченности к определенным типам леса не установлено). Вместе с тем, встречаемость лубоеда в отдельных насаждениях трудно предсказать. Во многих насаждениях, несмотря на тщательные поиски и наличие типичных ослабленных участков на стволах деревьев, нами не было обнаружено ни действующих поселений, ни следов попыток поселения *D.micans*.

Большой еловый лубоед в исконных условиях обитания, как на Северо-Западе, так и в других регионах, обычно отличается очень низким уровнем численности и встречается крайне редко. Повышение численности наблюдается при появлении лубоеда в хвойных культурах (Коломиец, Богданова, 1976; Воолма, 1983; Узенбаев, Кругов, 1986; и др.), при завозе на новые территории и кормовые породы (Супаташвили, 1957; Положенцев, 1963; Benz, 1984; Bevan, King, 1983; и др.), или при значительном ослаблении локальных участков леса в типичных условиях обитания лубоеда (Юрченко, 1964; Рожков и др., 1975; Кривошеина, Аксентьев, 1984; Марков, 1985; и др.). На Северо-Западе повышение численности лубоеда наблюдалось нами в культурах сосны и ели по осушенному болоту или на отвалах карьеров открытых разработок, а также в естественных насаждениях сосны по болоту.

Следует отметить, что число деревьев с действующими поселениями лубоеда и на сосне и на ели во всех исследованных нами насаждениях, даже при низкой численности, было значительно меньше количества деревьев со смоляными воронками. Подобное явление отмечалось и многими другими авторами (Воронцов, 1951; Положенцев, 1963 б; Юрченко, 1964; Агафонова, Анисимова, Марьенко, 1978; Кривошеина, Аксентьев, 1984; Мурусидзе, Джавелидзе, 1984; и др.). Смоляные воронки часто образуются при неудачных попытках поселения лубоеда, что

позволяет нам предположить завышение процента заселенности лубоедом, при разовых учетах без вскрытия поселений.

В отличие от многих других короедов новые поселения большого елового лубоеда основываются исключительно самкой, без участия самца. Самки выбирают ослабленные участки в нижней части стволов сосен и елей. На ели, обладающей толстым лубом, поселения могут подниматься вверх по стволу на значительную высоту: нами были отмечены поселения на высоте до 10 м. Обычно поселения основываются рядом с различными повреждениями ствола - зарубками, сухобокостями, повреждениями молнией или огнем, морозными трещинами, грибными поражениями древесины (гнилями) и т.п. На ели мы часто встречали поселения на участках стволов с естественным нарушением влагопроводности или ослаблением физиологических процессов (участки луба ниже основания сучьев, средняя часть развилок двувершинных стволов и т.п.). Часто поселения развиваются ниже уровня корневой шейки и переходят на нижнюю сторону ствола стоящего дерева в зону разветвления корней; эта зона также находится вне основных путей водного транспорта и крайне удалена от кроны.

Маточный ход *D.micans* представляет собой площадку выгрызенного луба неправильной формы, сильно отпечатывающуюся на заболони и обычно более или менее вытянутую вдоль волокон. Мы считаем, что обязательное повреждение заболони самкой необходимо для окончательной индикации состояния заселяемого участка ствола.

Если не происходит сильного выделения живицы, самка откладывает яйца продолговатой кучкой (кучками) вдоль любой стенки маточного хода. Количество яиц, которое может отложить одна самка велико - до 200-250 шт. по нашим данным и данным многих других авторов. Однако определить точно максимальную продукцию самок *D.micans* в природе невозможно, т.к. по нашим наблюдениям самка может прервать процесс яйцекладки на любой стадии. В большинстве случаев и на сосне и на ели нами отмечался значительно меньший размер яйцекладки - от 20-40 до 120-150 шт.; часто встречались покинутые самкой маточные ходы с немногими (до 10 шт.) отложенными яйцами или личинками младших возрастов. По нашим наблюдениям самки лубоеда покидают основанные ими поселения либо сразу после откладки яиц, либо через некоторое время. Очевидно, что самки, не реализовавшие свою полную яйцепродукцию при основании одного поселения, могут продолжить яйцекладку после устройства нового маточного хода.

Личинки первого возраста выгрызают самостоятельные ходы, но они часто перепутываются между собой. Индивидуальные ходы личинок I возраста обусловлены относительной растянутостью периода откладки яиц самкой и появления личинок: в поселениях нами часто

обнаруживались вместе личинки первого возраста и яйца. По мере увеличения размеров тела, даже в первом возрасте, личинки *D.micans* начинают объединяться и прокладывать общий семейный ход. Личинки в таком ходе образуют сплошной фронт питания и выгрызают большие площадки под корой, что позволяет им использовать весь доступный корм в районе поселения. По нашим наблюдениям личинки нередко оставляют выбранное направление питания и расползаются по пластам буровой муки. Обнаружив пригодный для питания корм, они начинают грызть луб, выделяют агрегационный феромон и снова собираются вместе.

Многие авторы отмечают, что личинки лубоеда могут питаться, будучи полностью залитыми живицей (Прозоров, 1929; Воронцов, 1951; Княжецкий, 1951; Крушев, Машнина, 1968). Наши наблюдения показали, что личинки, залитые живицей, могут встречаться в поселениях лубоеда, но со временем они погибают, оставаясь вместе на линии питания, или разбредаясь в сильно просмоленных пластах буровой муки. Нормальное питание личинок возможно лишь при отсутствии обильного выделения живицы.

Перед окукливанием личинки V возраста перестают питаться и разбредаются. Окукливание происходит обычно в пластах буровой муки или в толще корки (на сосне). Спаривание молодых жуков происходит в местах отрождения или дополнительного питания на этом же дереве. Дополнительное питание самок может проходить и на других деревьях, например, при основании нового поселения. В культурах сосны нами отмечена гибель деревьев небольшого диаметра (до 2 см) в результате окольцевания ходами дополнительного питания лубоеда.

Лёт *D.micans* как таковой не выражен. Это обусловлено, с одной стороны, тем, что на зимовку уходят разнокачественные особи, и после зимовки самкам требуется индивидуальное (в том числе и по продолжительности) питание. С другой стороны, вылет лубоеда происходит после оплодотворения и виду не требуется массового лёта, гарантирующего встречу полов. На растянутость лёта (яйцекладки) может влиять и вероятное основание самками более одного поселения.

Количество развившихся жуков в поселениях большого елового лубоеда очень сильно варьирует и зависит не только от количества отложенных яиц, но и от количества доступного корма на заселенном участке ствола. Соотношение полов у *D.micans* всегда резко смещено в сторону самок: по нашим данным на одного самца в среднем приходилось 17,6 самок (в некоторых поселениях до 50-100 самок), хотя в 67% поселений их было менее 10 шт. В части развившихся поселениях обнаружены одни только самки (табл. 1).

На обширном материале нами проведено изучение морфометрических характеристик большого елового лубоеда на Северо-Западе России.

Установлено, что средние размеры яиц в яйцекладке не зависят от даты основания поселения или от количества яиц в яйцекладке. Связь между средним размером яиц и размерами отложившей их самки оказалась не четкой ($r = 0,41 - 0,66$). Отмечена значительная изменчивость размеров яиц и в поселении (яйцекладке) и между отдельными поселениями.

Нами не установлено четких закономерностей изменения размеров (по ширине головных капсул) личинок *D. micans* в зависимости от заселенной породы, условий произрастания деревьев или района исследования. Отмечен значительный разброс средних арифметических значений размеров личинок одного возраста в разных поселениях, даже в пределах одной породы и одного района, значительный коэффициент вариации средних значений и практически полное совпадение диапазонов минимальный-максимальный размер при сравнении разных условий развития лубоеда.

Как и в других регионах, на Северо-Западе средний размер тела самцов лубоеда был всегда значительно ниже среднего размера тела самок в поселении, а средние размеры тела жуков, развившихся на ели были меньше, чем развившихся на сосне.

Проведенная нами статистическая обработка средних значений размеров жуков в поселениях, показала отсутствие или снижение достоверности различий между размерами жуков, развившихся на сосне или ели (табл. 1). По размерам тела жуки большого елового лубоеда, развившиеся на ели в культурах по осушенному болоту, не отличались от жуков, развившихся в этих же условиях на сосне (культуры или деревья естественного происхождения), но достоверно отличались от жуков, развившихся в естественных насаждениях ели.

Таким образом, нами установлено, что основное влияние на размеры личинок и жуков большого елового лубоеда оказывает не кормовая порода, а условия развития конкретного поселения.

Результаты наших наблюдений и данные других авторов позволяют утверждать, что основным типом размножения *D. micans* является узкосемейная (инбридинговая) полигамия - разновидность двуполого размножения, при котором спаривание происходит в местах отрождения между потомками одной матери (Kirkendall, 1983). Узкородственная полигамия у короедов обычно характеризуется также меньшими размерами самцов, которые не способны летать и недолго живут; соотношение полов, при этом, резко смещено в сторону самок, а новые поселения основываются одной лишь самкой. Все эти особенности характерны для большого елового лубоеда, и были отмечены нами выше.

Вторым, весьма вероятным и, скорее всего, довольно распространенным типом размножения большого елового лубоеда является факультативный партеногенез. По нашим наблюдениям стадии имаго часто достигают лишь немногие особи в поселении лубоеда. Так как

Таблица 1. Результаты статистической обработки средних для поселения размеров тела жуков *D. micans*.

Порода	Место и дата сбора, происхождение деревьев	Пол жуков	Всего поселений	Вариирование числа жуков в поселении	Число поселений без самцов	Ширина ПСП		Длина тела	
						M ± m, мм	V, %	M ± m, мм	V, %
Ель	Ленингр. область, естествен., кислич.	♀	4	9 – 132	-	2,878 ± 0,025 d	1,73	7,288 ± 0,051 a	1,39
		♂		1 – 14	-	2,665 ± 0,013 d	0,85	6,757 ± 0,054 c	1,38
Сосна	Кингисеп, отвалы, культуры	♀	12	6 – 88	5	2,979 ± 0,038 be	4,36	7,678 ± 0,088 be	3,96
		♂		1 – 10	-	2,761 ± 0,007 be	4,37	7,074 ± 0,146 be	3,58
	Карелия, осушенное болото, культуры	♀	11	4 – 34	3	2,953 ± 0,028 e	3,12	7,752 ± 0,068 e	2,93
		♂		1 – 6	-	2,694 ± 0,047 e	3,51	7,053 ± 0,116 e	3,29
	Всего культуры	♀	23	4 – 88	8	2,967 ± 0,023 f	3,77	7,714 ± 0,056 f	3,46
		♂		1 – 10	-	2,723 ± 0,039 f	3,79	7,062 ± 0,083 f	3,11
	Ленингр. область, естественное, неосушенное болото	♀	13	3 – 67	3	3,035 ± 0,025 f	2,91	7,802 ± 0,080 f	3,70
		♂		1 – 12	-	2,798 ± 0,039 f	3,68	7,209 ± 0,096 f	3,53
Всего сосна	♀	36	3 – 88	11	2,991 ± 0,018 d	3,60	7,746 ± 0,046 a	3,53	
	♂		1 – 12	-	2,760 ± 0,028 d	3,86	7,136 ± 0,064 c	3,38	
Всего сосна + ель	♀	40	3 – 132	11	2,980 ± 0,017	3,65	7,700 ± 0,047	3,84	
	♂		1 – 14	-	2,743 ± 0,025	3,76	7,069 ± 0,064	3,76	

Примечание: При сравнении средних значений между ♀ и ♂, размеры различающиеся при P=99% не отмечались буквой, а различающиеся при P=95% отмечались буквой "b". При сравнении различных условий обитания и пород размеры, различающиеся при P=99% отмечались буквой "a", при P=95% отмечались буквой "c", а не различающиеся при P=95% отмечались другими одинаковыми буквами.

соотношение полов у *D.micans* резко смещено в сторону самок, вероятность развития из личинок одних только самок в поселении весьма велика, что подтверждается нашими данными (табл. 1): в некоторых насаждениях самцы отсутствовали в 25-30% всех поселений с развившимися жуками.

Кроме того, даже при наличии небольшого числа самцов в поселении существует высокая вероятность того, что некоторые самки все равно останутся неоплодотворенными. Отсутствие партеногенеза в таких условиях, в конечном счете, неизбежно привело бы к гибели вида.

С другой стороны, партеногенез усиливает преимущества узкосемейной полигамии. При партеногенезе даже один экземпляр может воспроизвести себя, а вид может выжить, несмотря на крайне низкую плотность популяции (Went, 1984). Происхождение партеногенеза также связано с усилением межвидовой борьбы и обитанием в наиболее тяжелых условиях. Партеногенетические виды характеризуются ограниченным перемещением имаго, длительным личиночным развитием, относительно большими размерами и необходимостью в длительном дополнительном питании имаго (Арнольда, 1953). Эти особенности также были отмечены у большого елового лубоеда.

У большого елового лубоеда может происходить и двуполое размножение без инбридинга. Этот тип размножения возникает, когда на одном дереве происходит слияние двух или нескольких поселений, основанных разными самками, и крайне важен с генетической точки зрения. На отдельных деревьях нами собрано более 1000 личинок старших возрастов, которые не могли являться потомством одной самки; очень большое число личинок или жуков на отдельных деревьях отмечено и другими авторами. На многих деревьях, даже при небольшом общем количестве отложенных яиц или молодых личинок, мы встречали 2-3 яйцекладущих самок.

Проведенный нами анализ репродуктивной стратегии большого елового лубоеда показал, что она является результатом приспособления вида к обитанию в жестких условиях на локально ослабленных участках стволов растущих деревьев.

Глава 5. Экологические особенности большого елового лубоеда. В данном разделе нами рассматриваются особенности взаимоотношений большого елового лубоеда с его кормовыми породами, оценивается влияние кормового дерева на успешность развития лубоеда, проводится анализ экологических особенностей вида. Данный раздел исследования был необходим для определения экологической ниши *D.micans* и оценки агрессивности и опасности вида.

Состояние заселяемых лубоедом участков стволов оценивалось нами по полойной влажности прикамбиальных слоев луба и заболони.

Средние значения влажности заболони ели в районе поселения *D. micans* (поверхностных $86,5 \pm 14,1$, внутренних $66,7 \pm 4,7\%$) значительно и достоверно ниже влажности заболони контрольных деревьев (поверхностных $188,3 \pm 16,2$, внутренних $151,7 \pm 6,9\%$). Заболонь сосны естественного происхождения, произрастающей на болоте, по влажности достоверно не различалась на высоте 1,3 м и в районе корневой шейки, и практически совпадала с влажностью угнетенных сосен (IV-Va класс роста) в сосняке брусничнике. Кроме того, деревья сосны по болоту, выбираемые большим еловым лубоедом для поселения, отличаются наличием сухих зон в заболони. На сосне по болоту влажность как поверхностных ($84,9 \pm 5,5$), так и внутренних ($106,6 \pm 4,3$) слоев заболони рядом с поселением лубоеда была достоверно ниже, чем в контроле ($128,1 \pm 6,9\%$ и $127,2 \pm 3,6\%$, соответственно).

По нашим расчетам влажность сосны и ели 110-120% соответствует 50% утрате водопроводящей функции у этих пород, а при влажности около 50% полости всех ранних трахеид пусты. Эти цифры свидетельствуют об очень сильном нарушении водного режима заселенных лубоедом деревьев сосны и ели.

Ель отличается более толстым и менее влажным лубом. Средняя влажность луба ели в контроле составляет 140-160%, а в районе поселений большого елового лубоеда снижается до 128,3%. При этом влажность луба, которым питаются личинки (125,6%) не отличается от общей влажности луба района поселения лубоеда.

При послойном анализе влажности луба ели установлено, что влажность дилатационного луба (наружные слои) района поселения мало отличается от контроля. Влажность непроводящего луба (средние слои) отличается существенней ($P=99\%$), составляя 119,3 % против 140-157% в контроле. Наибольшие различия наблюдаются во влажности физиологически активных слоев - проводящего луба, примыкающего к камбию: их влажность в районе поселения в 1,7 раза меньше, чем в контроле, и составляет всего 209,6%.

На сосне общая влажность луба выше, чем на ели, достигая в условиях болота 160-176% в районе корневой шейки и 170-188% на высоте 1,3 м. Но влажность луба сосны на болоте значительно ниже, чем у деревьев II класса роста в сосняке брусничнике или сосны в ельнике кисличнике, и близка к влажности луба угнетенных деревьев (IV-Va класс роста) в сосняке брусничнике.

Не установлено различий в общей влажности луба у сосны по болоту, как между разными группами деревьев (по успешности поселения лубоеда), так и между заселенной и незаселенной лубоедом сторонами одного дерева. Лишь у деревьев с неудачными поселениями лубоеда

отмечена достоверно ($P=99\%$) более низкая влажность луба в районе поселения *D.micans*.

Влажность проводящего луба сосен в ельнике кисличнике и сосняке брусничнике (не угнетенные) превышала 400%, тогда как у сосен на болоте составляла менее 340% (а с учетом деревьев с поселениями лубоеда реально была ещё меньше). Влажность проводящего луба деревьев сосен на болоте, как с неудачными, так и с успешно развившимися поселениями лубоеда, была существенно, но в большинстве случаев не достоверно ниже, чем у неповрежденных лубоедом деревьев. Влажность проводящего луба сосен в культурах по осушенному болоту и у угнетенных сосен в брусничнике не превышала 260%.

При этом влажность дилатационного луба практически одинакова во всех группах деревьев - 152-170%, снижаясь до 140% лишь у угнетенных сосен в брусничнике.

Отношение влажности проводящего луба к влажности дилатационного луба в кисличнике и брусничнике (деревья II класса роста) составило 2.56 - 2.69. У угнетенных деревьев в сосняке брусничнике, в культурах и естественных насаждениях сосны по болоту это отношение было значительно меньше - 1.79, 1.62 и 2.10, соответственно.

Полученные нами результаты позволяют сделать вывод, что большой еловый лубоед для своего развития выбирает сильно ослабленные, физиологически инертные участки стволов (а на сосне - и ослабленные насаждения), на которых значительное нарушение водного режима, а, следовательно, и устойчивости произошло независимо от и до внедрения лубоеда. Вместе с тем, лубоед заселяет участки ствола, не отличающиеся пониженной общей влажностью луба. Это позволяет насекомому свести к минимуму вероятность гибели его потомства из-за чрезмерного высыхания корма в процессе длительного личиночного развития.

Количественная оценка влияния кормового дерева на успешность развития лубоеда получена нами на основе анализа морфометрических показателей личинок и молодых жуков лубоеда в различных поселениях.

В результате установлена четкая положительная зависимость между интенсивностью угнетения особей в поселении с одной стороны, и относительным уменьшением размеров личинок с другой (табл. 2). С переходом в любую последующую более угнетенную группу поселений средняя ширина головной капсулы личинок достоверно (при $p<0.001$) уменьшалась независимо от возраста, причем тем больше, чем сильнее было угнетение. Нами не установлена зависимость между успешностью развития поселения и размером основавших поселение самок.

По нашим данным угнетение особей в поселении может начаться на любом этапе развития лубоеда и может закончиться гибелью насекомых независимо от их числа или среднего возраста. Основным фактором,

Таблица 2. Показатели развития личинок большого елового лубоеда в зависимости от состояния поселения. Вырицкий лесхоз, август-октябрь 1993г.; кормовая порода - сосна обыкновенная, возраст 50-120 лет, естественного происхождения, болото¹.

Характеристика поселений	Условная средняя стадия развития	Результаты измерения ширины головной капсулы личинок							
		2 возраст		3 возраст		4 возраст		5 возраст	
		N, шт	M/m, мм	N, шт	M/m, мм	N, шт	M/m, мм	N, шт	M/m, мм
1. Удачные поселения	$\frac{3.69}{0.01}$	70	$\frac{0.704}{0.003}$	691	$\frac{0.969}{0.002}$	1131	$\frac{1.329н}{0.002}$	108	$\frac{1.824}{0.005}$
2. Удачные с началом слабого угнетения ² : а) не угнетенные личинки б) угнетенные личинки	$\frac{3.56}{0.01}$	97	$\frac{0.681}{0.002}$ -	353 340	$\frac{0.945а}{0.002}$ $\frac{0.922}{0.002}$	21 865	$\frac{1.332н}{0.005}$ $\frac{1.261}{0.001}$	- 99	- $\frac{1.711}{0.004}$
3. Удачные с более сильным угнетением ² : а) не угнетенные личинки б) угнетенные личинки	$\frac{3.01}{0.01}$	235 -	$\frac{0.689}{0.001}$ -	94 638	$\frac{0.951а}{0.002}$ $\frac{0.905}{0.001}$	- 136	- $\frac{1.225}{0.003}$	- 57	- $\frac{1.613}{0.005}$
4. Угнетенные поселения	$\frac{2.69}{0.01}$	249	$\frac{0.667}{0.001}$	514	$\frac{0.893б}{0.001}$	11	$\frac{1.175}{0.012}$	-	-
5. Погибающие поселения	$\frac{2.48}{0.01}$	195	$\frac{0.651}{0.002}$	319	$\frac{0.898б}{0.002}$	-	-	-	-

Примечание: 1 - В числителе указано среднее арифметическое значение, в знаменателе - ошибка среднего; средние значения не помеченные буквой достоверно различаются при $p < 0.001$, помеченные буквами "а" и "б" достоверно различаются при $p < 0.05$, а помеченные буквой "н" между собой достоверно не различаются.

2 - В каждом поселении угнетенные личинки последнего возраста отделялись от не угнетенных личинок всех предшествующих возрастов и в дальнейшем обрабатывались по отдельности.

вызывающим угнетение личинок младших возрастов является столкновение с активной защитной реакцией дерева, возможно из-за восстановления устойчивости дерева или заселенных участков ствола. У личинок старших возрастов восстановление устойчивости также может вызывать угнетение личинок или гибель поселения. Но наряду с этим фактором, угнетение личинок старших возрастов часто не связано с действием защитных механизмов дерева. Нами отмечено угнетение личинок из-за влияния повышенной влажности (подтопление поселения), пересыхания тканей дерева при полном окольцевании и питании личинок вверх по стволу, или в результате действия межличиночной конкуренции в больших поселениях (возможно также сочетание двух последних факторов).

В некоторых случаях, при резком подъеме грунтовых вод, наблюдалась гибель поселений лубоеда, оказавшихся под водой, и без какого-либо угнетения личинок.

С усилением угнетения среднее число личинок в поселениях уменьшалось (от 155 в удачных до 97 в угнетенных и 46 в погибающих поселениях на сосне по болоту), однако достоверными были различия только между угнетенными и погибающими ($p < 0.01$) поселениями (при сравнении соседних групп), а в каждой группе поселений наблюдалась большая вариация (от 30 до 77%). Отмечено также снижение скорости развития (по условной средней стадии развития лубоеда в поселении) с усилением угнетения.

Угнетение личинок лубоеда может происходить и при большом их количестве в поселении и почти полном окольцевании дерева. Нами не установлено четкой связи между состоянием поселения и степенью окольцевания им дерева. Окольцевание стволов сосны по болоту поселениями лубоеда изменялось от 10 до 100% почти во всех группах деревьев, однако в группе с погибающими поселениями и неудачными попытками поселений оно в большинстве случаев не превышало 20-25%.

Не установлено четкой связи между состоянием поселения *D. micans* и возрастом дерева, его размерами, показателями прироста по радиусу и содержанием заболони (в % по радиусу) на высоте 1,3 м, или состоянием кроны дерева. В культурах сосны и насаждениях ели все заселенные деревья имели нормальную, зеленую развитую крону. Определенные закономерности наблюдались только в естественных насаждениях сосны по болоту, где незаселенные контрольные деревья имели нормальную крону в 85% случаев, деревья с угнетенными или погибающими поселениями - в 60%, а деревья с удачными поселениями - лишь в 37% случаев. В то же время, деревья с сильно угнетенной кроной встречались во всех группах, включая контроль и деревья с неудачными или погибающими поселениями.

В то же время, по нашим данным, деревья сосны и ели естественного происхождения, заселенные лубоедом, отличались пониженным приростом за ряд лет, предшествующих поселению. Особенно сильное снижение радиального прироста наблюдалось в заселенных лубоедом насаждениях сосны по болоту.

Размер особей является основной переменной, во многом определяющей стратегию жизненного цикла насекомых (Gilbert, 1988). Исключительно большие для короедов размеры *D.micans* с одной стороны предоставляют ему большие возможности (более крупные виды могут откладывать больше яиц, размер яиц может быть больше, и т.д.), по сравнению с другими короедами. С другой стороны, они требуют относительно длительного периода развития и делают вид менее конкурентноспособным и более уязвимым в условиях постоянного прессинга со стороны быстро развивающихся и массово заселяющих отмирающие деревья видов короедов. Выживание крупного вида в этих условиях возможно лишь при выработке соответствующих адаптации, снижающих или исключающих конкурентное давление и разделяющих, в конечном счете, экологические ниши.

Проведенное нами изучение экологии *D.micans* выявило, что большой еловый лубоед избежал конкурентного исключения за счет освоения специфичной очень узкой экологической ниши - небольших по площади, но не обладающих устойчивостью участков стволов растущих деревьев. При освоении этой ниши биология большого елового лубоеда претерпела значительные и целенаправленные изменения, которые не привели к повышению агрессивности вида.

Поселение относительно крупного и долго развивающегося *D. micans* на небольших по площади, но не обладающих устойчивостью участках стволов растущих деревьев, позволило виду уйти от конкуренции с массово селящимися на дереве и быстро развивающимися короедами. Но обитание в таких условиях стало возможно благодаря появлению целого ряда адаптации. Большая яйцепродукция самки, резкое увеличение доли самок, спаривание и оплодотворение самок в местах отрождения, устройство маточного хода самкой без участия самца - адаптации, значительно увеличивающие количество расселяющихся жуков, а, следовательно, повышающие вероятность успеха при поиске небольшого участка ствола для основания поселения.

Большой еловый лубоед может переносить непродолжительный контакт с живицей кормового дерева, что крайне важно при обитании на небольших ослабленных участках ствола, граничащих с нормальными зонами, и не является признаком агрессивности.

Ограниченное количество пригодного корма выработало уникальный механизм личиночного питания - групповое питание, поддерживаемое

феромонной коммуникацией личинок. Групповое питание личинок не является способом преодоления сопротивления дерева лубоедом, поскольку при столкновении с устойчивыми тканями личинки перестают питаться и разбредаются.

Проведенное нами изучение экологии лубоеда показало, что *D. micans* является узкоспециализированным, но не агрессивным видом короедов. Установлено, что поселения лубоеда не являются причиной ослабления заселенных участков ствола. Наоборот, успех развития этого вида полностью зависит от состояния заселенного им участка ствола: успешное развитие возможно только на участках, не обладающих устойчивостью.

Глава 6. Лесохозяйственное значение большого елового лубоеда. В результате проведенных нами обследований насаждений на Северо-Западе установлено, что лубоед в естественных насаждениях сосны и ели существенного лесохозяйственного значения не имеет. На Северо-Западе России наибольшее практическое значение лубоед приобретает в культурах, прежде всего сосновых. В связи с этим, нами проведено обследование различных культур, и проанализирована динамика заселения деревьев в культурах сосны по осушенному болоту на основе многолетних наблюдений и изучения спилов и кернов поврежденных лубоедом деревьев. Изучение прироста контрольных и окольцованных в различной степени лубоедом сосен послужило основой для изучения влияния поселений лубоеда на прирост деревьев в последующие годы.

Наиболее характерная динамика заселения и отпада деревьев в культурах сосны по осушенному болоту представлена на рисунке 3. При развитии вспышки в более молодых культурах (ПП-7) гораздо чаще происходило полное окольцевание стволов сосен и гибель деревьев. С увеличением возраста культур (ПП-15) диаметр сосен становился больше, полного окольцевания часто не происходило, и деревья реже погибали после завершения развития лубоеда. При этом общий процент абсолютно неповрежденных лубоедом деревьев на обоих участках был практически одинаковым (18,4 и 18,8%, соответственно).

Окольцевание деревьев поселением лубоеда менее чем на 75% по периметру ствола достоверно не влияет на последующий прирост деревьев по высоте, радиусу или объему в культурах сосны по осушенному болоту. Окольцевание 75-95% вызывает снижение прироста по радиусу и объему в первый год после завершения развития лубоеда не более чем на 20-30%. На второй год происходит относительное повышение прироста. Начиная с 3 года после повреждения, происходит снижение прироста на 50-60% в течение всех последующих лет. У деревьев, окольцованных более чем на 95%, прирост по объему и радиусу снижается значительно в первый год после повреждения (на 50-60%), а, начиная с 4 года, составляет лишь 15-20% от значения прироста

контрольных деревьев. Прирост по высоте в целом в меньшей степени зависит от повреждения дерева большим еловым лубоедом.

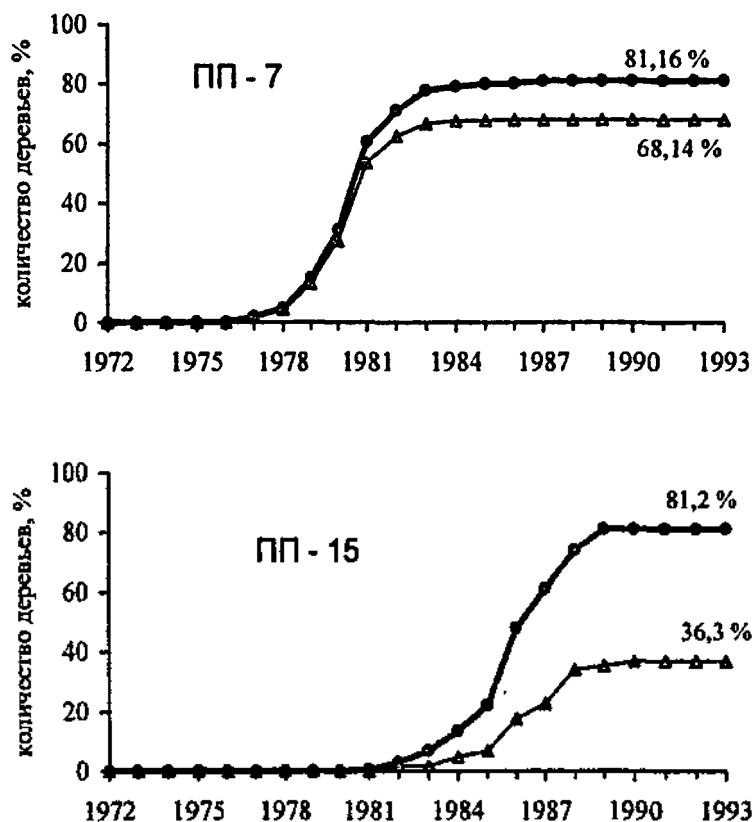


Рисунок 3. Динамика заселения и отпада деревьев на пробных площадях 7 и 15 в культурах сосны по осушенному болоту (Олонецкий ЛПХ). Толстая линия - всего поврежденных лубоедом деревьев, тонкая - количество деревьев, погибших после поселения лубоеда.

В процессе нашей работы было проведено обследование большого количества различных культур сосны. Во многих культурах *D.micans* обнаружен не был. Значительно пораженные лубоедом культуры и по осушенному болоту, и на отвалах открытых разработок отличались повышенным радиальным приростом и нестабильными гидрологическими условиями. В культурах сосны по болоту (при неработающей

осушительной системе), отличающихся невысоким радиальным приростом, в быстро растущих культурах сосны по осушенному болоту (с хорошо работающей осушительной системой), и в культурах на отвалах карьеров открытых разработок с умеренным радиальным приростом большой еловый лубоед отсутствовал или встречался крайне редко.

Массовые размножения большого елового лубоеда, в силу специфичности занимаемой им экологической ниши, могут происходить в быстрорастущих культурах хвойных и в лесах, как в пределах ареала этого вида, так и при завозе на новые территории, при наличии большого количества локально ослабленных участков стволов.

Глава 7. Лпализ лесозащитных мероприятий в отношении большого елового лубоеда. В данном разделе анализируются возможные мероприятия по снижению численности и борьбе с большим еловым лубоедом на основе проведенных наблюдений, пересмотренной биологии вида и лабораторных и полевых опытов. Наиболее реальные мероприятия по ограничению численности лубоеда в еловых насаждениях естественного происхождения, при их необходимости, сводятся к своевременной рубке потенциально пригодных для поселения лубоеда деревьев: перестойных, деревьев с многочисленными повреждениями ствола, внутренними гнилями и т.д. Новые культуры сосны и ели следует создавать в строгом соответствии с их экологическими требованиями. В уже созданных культурах по осушенному болоту, как минимум, следует обязательно обеспечить стабильность условий их произрастания, прежде всего - гидрологических условий (например, за счет мониторинга и постоянного ухода за осушительной системой).

Выводы

1. На Северо-Западе России развитие большого елового лубоеда обычно происходит по двухлетнему циклу, с зимовкой личинок старших возрастов и жуков. Реальная возможность развития по одно- или трехлетнему циклу приводит к нарушению изолированности гетероциклических популяций лубоеда.
2. Основным типом размножения *D.micans* является узкосемейная (инбридинговая) полигамия, которая резко повышает вероятность успеха при поиске самками новых мест для поселения.
3. Успешное развитие лубоеда возможно только на участках стволов, не обладающих устойчивостью. Восстановление устойчивости уже заселенных лубоедом участков ствола приводит к прекращению питания личинок, их угнетению и гибели.
4. *D.micans* является не агрессивным, а узкоспециализированным видом, занимающим очень специфичную экологическую нишу - небольшие

- по площади, но не обладающие устойчивостью участки стволов растущих деревьев, которые недоступны массовым видам короедов.
5. На Северо-Западе России в сосновых и еловых лесах большой еловый лубоед характеризуется крайне низким уровнем численности и не имеет хозяйственного значения.
 6. Массовое размножение лубоеда обычно происходит в культурах, отличающихся интенсивным ростом деревьев по радиусу, которые испытывают более сильный стресс при нарушении гидрологических условий.
 7. Деревья сосны в культурах, окольцованные поселением лубоеда менее чем на 75%, не снижают прироста в последующие годы. Деревья, окольцованные более чем на 75%, реагируют на повреждение значительным снижением прироста по радиусу в последующие годы, но встречаются крайне редко.
 8. Существующие меры по ограничению численности большого елового лубоеда малоэффективны и их применение не целесообразно. Реальные рекомендации сводятся к созданию культур в строгом соответствии с их экологическими требованиями, а в созданных культурах сосны по болоту - к поддержанию стабильных гидрологических условий.
 9. Несмотря на отсутствие агрессивности, массовое размножение *D. micans* весьма вероятно, в силу специфичной экологической ниши этого вида, и может произойти как в пределах ареала большого елового лубоеда, так и при его завозе на новые территории.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Леонтьев Л.Л. Короед-дендроктон на северо-западе РСФСР //Создание высокопродуктивных лесных культур. - Л., 1988.-С. 112-117.
2. Леонтьев Л.Л. К вредности короеда-дендроктона в сосновых культурах // Молодые ученые - лесному хозяйству.- М., 1989. - С. 53-54.
3. Леонтьев Л.Л. Лесопатологическое состояние культур сосны на отвалах карьеров открытых разработок //Совершенствование научного обеспечения лесохозяйственного производства. - Пушкино, 1990 а. - С. 130.
4. Леонтьев Л.Л. Экологические адаптации дендроктона к обитанию на ели //Успехи энтомологии в СССР: Лесная энтомология. - Л., 1990 б. - С. 74-76.
5. Леонтьев Л.Л. О морфометрических показателях короеда-дендроктона //Интенсификация лесного хозяйства в Западном регионе СССР. Гомель, 1990 в. С.86-89.
6. Леонтьев Л.Л. К вопросу о фенологии короеда-дендроктона //Защита питомников и молодняков от вредителей и болезней. М.,1990 г. С.55-57.

7. Леонтьев Л.Л. Короед-дендроктон и устойчивость насаждений. / Устойчивость лесов к воздействию насекомых.- Красноярск, 1991. - С. 50-51.
8. Леонтьев Л.Л. К вопросу об устойчивости древесных пород к ксилофагам. /Вторая всесоюзная научно-техническая конференция «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов», ч. 1.- М, 1991. - С. 76-77.
9. Леонтьев ЯЛ. Потенциально опасный вредитель. /Защита и карантин растений.- 2003.-№12. - С.36.
10. Леонтьев Л.Л. Лесозащитные мероприятия по ограничению численности большого елового лубоеда. /Вестник защиты растений.- 2003.- № 3. - С. 70-73.

12618