

Популяция азиатской формы непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в эруптивной фазе динамики численности

Д. К. КУРЕНЩИКОВ¹, В. В. МАРТЕМЬЯНОВ^{2, 3}, Е. Л. ИМРАНОВА¹

¹Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
680000, Хабаровск, ул. Дикопольцева, 56
E-mail: dkurenshchikov@gmail.com

²Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

³Биологический институт Томского государственного
Национального исследовательского университета
634050, Томск, просп. Ленина, 46
E-mail: martemyanov79@yahoo.com

Статья поступила 09.09.2019

После доработки 30.10.2019

Принята к печати 31.10.2019

АННОТАЦИЯ

Представлены данные по характеристике популяции непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на юге Хабаровского края во время эруптивной фазы динамики численности в 2008 г. Изучена смертность насекомых в результате воздействия биотических факторов (паразитоиды, вирус ядерного полиэдроза), определены половой индекс популяции, масса куколок самцов и самок, плодовитость самок. Показано, что основным фактором смертности гусениц и, как следствие, купирование эруптивной фазы численности явилось развитие инфекции вируса ядерного полиэдроза. Гибель гусениц от микозов не отмечена. Значительное снижение численности популяции частично обусловлено полоспецифичным паразитизмом и умеренной плодовитостью самок.

Ключевые слова: Хабаровский край, Россия, динамика популяций, *Lymantria dispar*, эруптивная фаза, вспышка численности.

Lymantria dispar L. (Lepidoptera, Eribidae) (непарный шелкопряд) – вид ночных бабочек, распространенных в умеренной зоне Евразии. После случайного заноса живых экземпляров непарного шелкопряда на территорию Северной Америки в 1869 г. вид продолжает формировать свой ареал на этом материке.

В настоящее время он достиг Нью-Брунсвика на северо-востоке, Вирджинии и Южной Вирджинии на юге и Великих озер на западе [Liebhold et al., 1992; Grayson, Johnson, 2018].

В различных частях своего обширного ареала популяции непарного шелкопряда демонстрируют значительное различие в био-

логии и экологии. Например, самки в Средней Азии и на Дальнем Востоке способны к активному полету, в Сибири могут пролететь несколько десятков метров, а в Северной Америке они не летают [Турова, 1986; Гниненко, 2003; Keena et al., 2008]. Гусеницы географически разделенных популяций имеют свои пищевые предпочтения: дуб монгольский (*Quercus mongolica*) и осина (*Populus tremula*) предпочтительны для дальневосточных популяций, берёза (*Betula* sp.), осина (*Populus tremula*) и лиственница (*Larix sibirica*) – для популяций в Сибири, на фисташковом дереве (*Pistacio* sp.), грецком орехе (*Juglans regia*) предпочитают развиваться гусеницы в Средней Азии [Гниненко, 2003]. Ярким примером различий в биологии популяций непарного шелкопряда является выбор места для кладок яиц: в Сибири это прикомлевая часть стволов деревьев, которая укрывается зимой мощным слоем снега, на Алтае – скальные обнажения, в Средней Азии у самок предпочтений в этом случае нет, и кладки можно обнаружить на почве, скальных обнажениях, в дуплах и щелях коры деревьев [Гниненко, 2003]. На Дальнем Востоке кладки можно наблюдать на нижней поверхности листьев различных деревьев [Юрченко, Турова, 1984; Юрченко и др., 2007] (рис. 1). Кроме того, недавняя работа с помощью косвенных генетических методов продемонстрировала существенный вклад парашютирования гусениц младших возра-

тов в распространение сибирских популяций [Martemyanov et al., 2019], что противоречит общепринятым канонам в расселительной способности гусениц [Bell et al., 2005].

Численность популяций непарного шелкопряда нестабильна и может изменяться в некоторые годы на порядки [Myers, 1998; Liebhold et al., 2000; Regnier, Nealis, 2002; Johnson et al., 2005; Суховольский и др., 2015; Martemyanov et al., 2019]. Период между вспышками численности может меняться под действием катастрофических абиотических (значительное резкое повышение/понижение температуры окружающей среды, изменение толщины снежного покрова и т. д.) [Martemyanov et al., 2015b, 2016; Inoue et al., 2019] или биотических (качественный состав кормового растения, хищники, паразиты, паразитоиды, возбудители болезней) факторов [Мартемьянов и др., 2010; Martemyanov et al., 2012a, b, 2013, 2015a; Белоусова и др., 2017]. Особенностью многолетней динамики численности популяций непарного шелкопряда на юге Дальнего Востока является короткая, 2–3 года, продолжительность эруптивной фазы [Чельшева, 1974; Чельшева, Чельшев, 1988; Кузнецов, Чистяков, 2000; Юрченко, Турова, 2009; Ильиных и др., 2011].

В 2006–2008 гг. XX в. на территории российского Дальнего Востока (Амурская и Еврейская автономная области, Хабаровский и Приморский края) и на северо-восточных

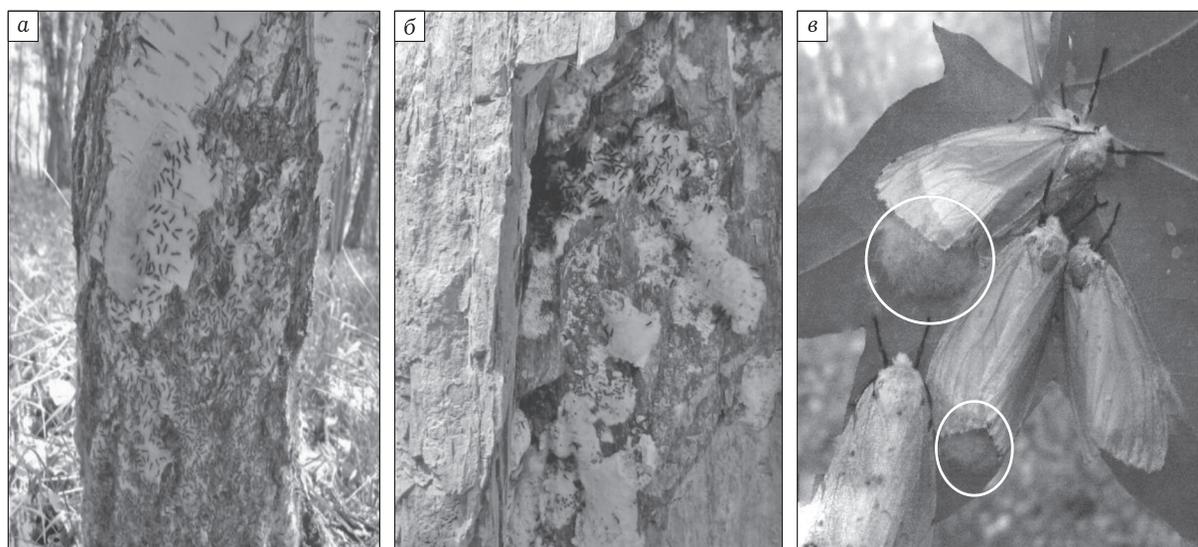


Рис. 1. Кладки яиц непарного шелкопряда. а – в Сибири (фото В. В. Мартемьянова); б – на Алтае (фото А. В. Колосова), в – на Дальнем Востоке (фото Д. К. Куренщикова)

территориях КНР наблюдалась наиболее мощная вспышка непарного шелкопряда за всю историю наблюдений (с 1930-х годов).

Целью исследования было определение характеристик популяции непарного шелкопряда и интенсивности воздействия на нее биотических факторов на второй год эруптивной фазы многолетней динамики численности. Исследования включали: определение смертности гусениц от воздействия вируса ядерного полиэдроза (ВЯП), определение смертности куколок от воздействия паразитоидов (отр. Diptera: сем. Tachinidae, Sarcophagidae), вычисление полового индекса популяции, вес куколок самцов и самок, количество яиц в кладках непарного шелкопряда.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились на участке постоянного наблюдения (УПН), расположенном в 17 км на юг от г. Хабаровска на юго-восточном отроге хр. Большой Хехцир с географическими координатами 48°18' с. ш. и 135°03' в. д. Растительность на УПН описывалась ранее [Ильиных и др., 2011] и представляет собой вторичный древостой различного возраста, подвергавшийся в прошлом рубкам и низовым пожаром. В настоящее время растительность имеет сложный состав, в котором отсутствуют хвойные породы. В состав растительности УПН входят: осина *Populus tremula* Lamarck, ива козья *Salix caprea* Lamarck (сем. Salicaceae), дуб монгольский *Quercus mongolica* Fischer ex Ledebour (сем. Fagaceae), ольха пушистая *Alnus hirsuta* (Turczaninow), березы плосколистная *Betula platyphylla* Sukaczew и даурская *B. davurica* Pallas (сем. Betulaceae), ясень маньчжурский *Fraxinus mandshurica* Ruprecht (сем. Oleaceae), клены мелколистный *Acer mono* Maximovitz и зеленокорый *A. tegmentosum* (Maximovitz) (сем. Sapindaceae), липа амурская *Tilia amurensis* Ruprecht (сем. Malvaceae), орех маньчжурский *Juglans mandshurica* Maximovitz (сем. Juglandaceae) и некоторые другие виды деревьев. Исследования проводились в двух микростациях: с преобладанием дуба (4Дуб монгольский; 2Осина; 2Береза даурская; 1Липа амурская; 1Клен моно) и преобладанием осины (4Осина; 2Береза белая; 2Дуб монгольский; 1Ива; 1Ольха). Возраст основ-

ной части деревьев составил 40–60 лет, возраст отдельных дубов (диаметром 50–60 см) достигал 120–150 лет. Общее проективное покрытие составляло 0,7–0,8; средний диаметр деревьев 24 см, средняя высота деревьев 20 м. Средняя плотность подлеска достигала 50 %, с доминированием лещины амурской (*Corylus mandshurica* Maximovitz (сем. Betulaceae)). Кроме того, подлесок включал: чубушник тонколистный *Philadelphus tenuifolius* Ruprecht and Maximovitz (сем. Hydrangeaceae); барбарис амурский *Berberis amurensis* Ruprecht (сем. Berberidaceae); бересклет малочветковый *Euonymus pauciflora* Maximovitz (сем. Celastraceae); леспедеца двуцветная *Lespedeza bicolor* Turczaninow (сем. Fabaceae) и т. д. Средняя плотность травяного яруса (папоротниково-осокового типа), равная 60 %, включала в себя осоки мочевидную *Carex xiphiyom* Komarov и кривоносою *C. campylorhina* Kreczetowicz (сем. Cyperaceae), кочедыжники Мономаха *Athyrium monomachi* Komarov и игольчатый *A. spinulosum* Maximovitz (сем. Athyriaceae), щитовник толстокорневищный *Dryopteris crassirhizoma* Nakai (сем. Dryopteridaceae), адiantум стоповидный *Adiantum pedatum* Lamarck (сем. Pteridaceae).

Во время полевых исследований использовались стандартные для этой области знаний методики [Юрченко и др., 2007].

Для сбора и количественного учета гусениц непарного шелкопряда средних и старших возрастов использовался метод настольных поясов. Для гусениц III–VI возрастов характерна обязательная суточная вертикальная миграция. На высоте 150 см над уровнем почвы на стволе деревьев располагалась ткань в виде пояса, который служил непреодолимым препятствием для мигрирующих гусениц. Пояс фиксировался на стволе дерева контрастным (красным) скотчем, что в дальнейшем облегчало поиск модельного дерева. Во время проверки таких ловушек учитывалось общее количество живых и, отдельно, погибших гусениц. Учеты гусениц на настольных поясах проводились с 12 июня по 1 июля ежедневно. В качестве модельных использовались: семь экземпляров дуба монгольского (средний диаметр 31,2 см), шесть экземпляров березы плосколистной (средний диаметр 24,8 см), пять экземпляров осины (средний диаметр 31,6 см).

Живые особи гусениц непарного шелкопряда III–V возрастов собирали возле наствольных поясов и в других местах УПН и переносили в лабораторию для дальнейшего культивирования. При содержании насекомых в лабораторных условиях ежедневно учитывались как живые, так и погибшие от воздействия ВЯП или от наличия паразитоидов экземпляры. Для подтверждения причины гибели трупы гусениц исследовались под оптическим микроскопом. Так, погибшие от ВЯП гусеницы обычно прикрепляются центральными или задними ложными ногами за субстрат, таким образом происходит лизис тканей, тело наполняется темной мутной жидкостью. Покровы теряют свою прочность. В ходе микропирования жидкости наблюдается масса вирусных белковых включений (полиэдров) размером 1–2 мкм. В случае, если причиной гибели стал бактериоз, труп некоторое время сохраняет тургор. Гусеница прикреплена к субстрату. Для выделения бактерий из трупов гусениц используются стандартные микробиологические методики: патоматериал высеивается на агаровую среду в чашках Петри, в нашем случае – на рыбо-пептонный агар (РПА). Далее гусеницы перорально заражались полученными бактериями, и, если погибло 65–70 % зараженных гусениц, причиной гибели считались культивированные на РПА бактерии (согласно правилам Коха). В случае микозного заражения труп гусеницы мумифицировался и через несколько суток покрывался белым пушком. Для культивирования патогенных грибов использовались стандартные микробиологические методики. Патоматериал высеивался на агаровую среду в чашке Петри. В нашем случае это была среда Чапека.

Гусеницы содержались на букетах дуба монгольского (предпочтительного кормового растения для гусениц непарного шелкопряда) при температуре +25 °С, естественных освещении и влажности, в пятилитровых пластиковых контейнерах, по 20 экземпляров в каждом. Исследования в лаборатории проводились с 8 июня по 16 июля.

Половой индекс определяли на стадии куколки на основе материала, собранного на УПН, и, второй раз, на основе данных, полученных во время содержания насекомых в лабораторных условиях, и вычисляли по стандартной формуле: количество

самок / (количество самок + количество самцов).

Куколок в лаборатории проверяли также на наличие паразитоидов. Паразитоидов из отряда Двукрылые (Diptera) учитывали во время их выхода из тела гусеницы и сохраняли в лабораторных условиях. Таксономическую принадлежность паразитоидов определяли по имаго. В случае заражения личинка выходила из тела гусеницы, активно передвигалась, стремясь зарыться в субстрат. Через несколько часов формировался пупарий. Разница в весе куколок самцов и самок непарного шелкопряда определялась с помощью теста Манна – Уитни.

Плодовитость самок оценивали для популяции *L. dispar* на территории УПН. Поскольку самка непарного шелкопряда за свою жизнь откладывает одну кладку, то плодовитость самок характеризуется количеством яиц в одной кладке. Кладки яиц собирали случайным образом на листьях липы амурской и ореха маньчжурского. Количество яиц в кладках, собранных на указанных выше видах деревьев, подсчитывали отдельно. Различия плодовитости рассчитывали с применением t-критерия Стьюдента. Предварительно выборку проверяли на нормальность распределения (Шапиро – Уилка W тест) и равенства дисперсий (критерий Левене).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во время полевых исследований с использованием наствольных поясов большинство гусениц отмечено на дубе монгольском и осине, значительно меньше – на березе плосколистной (рис. 2). Максимальная смертность от ВЯП имела место 14–15 июня.

Во время проведения лабораторного эксперимента по культивированию гусениц, собранных на УПН, максимальная естественная смертность гусениц отмечена в конце первой и в конце третьей недели июля (рис. 3).

В большинстве случаев (почти 85 %) смерть гусениц наступала в результате воздействия ВЯП (рис. 4).

Летом 2008 г. на УПН собрано 245 куколок: 161 самец, 84 самки. Данные сборы позволили вычислить половой индекс популяции непарного шелкопряда на стадии куколки и вес куколок самцов и самок. Кроме

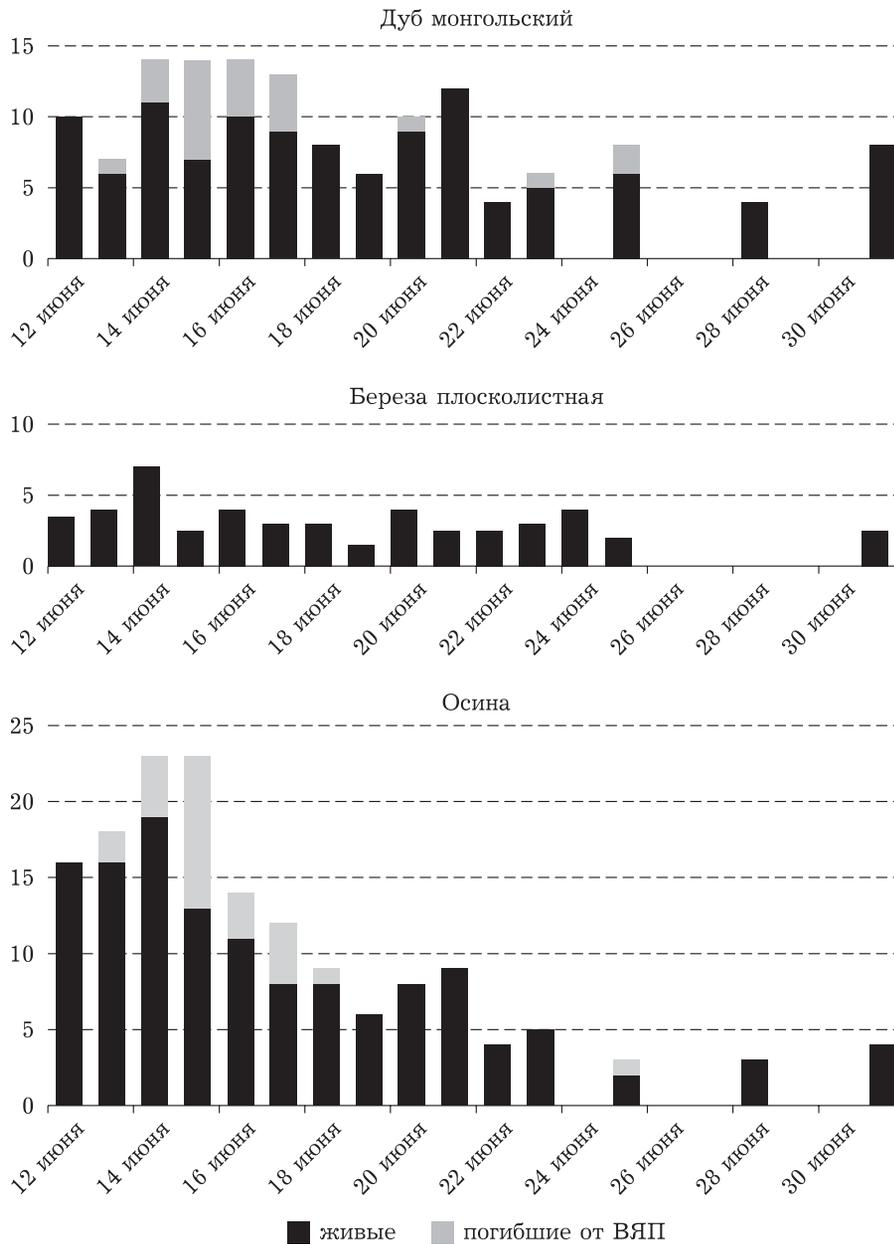


Рис. 2. Динамика активности гусениц *L. dispar* на трех видах деревьев. По вертикали – количество отмеченных гусениц возле настольных поясов в среднем на дерево; по горизонтали – дата учетов

того, в ходе исследований вычислили половой индекс для изучаемой популяции на стадии имаго.

Половой индекс является одним из основных показателей во время изучения динамики численности популяции [Campbell, 1967]. В наших исследованиях на стадии куколки половой индекс составил 0,34, а на стадии имаго в результате гибели лабораторных насекомых от паразитоидов – 0,23.

Определение веса показало, что средняя масса куколок самок двукратно превышала массу самцов ($1,14 \pm 0,32$ и $0,50 \pm 0,21$ г соответственно; $Z = -11,85$; $p < 0,001$ при сравнении тестом Манна – Уитни).

Примерно 15% особей *L. dispar* погибло в результате заражения паразитоидами. Установлено, что выход паразитоидов продолжался в течение семи дней. Большинство погибших куколок были самками, что повлия-

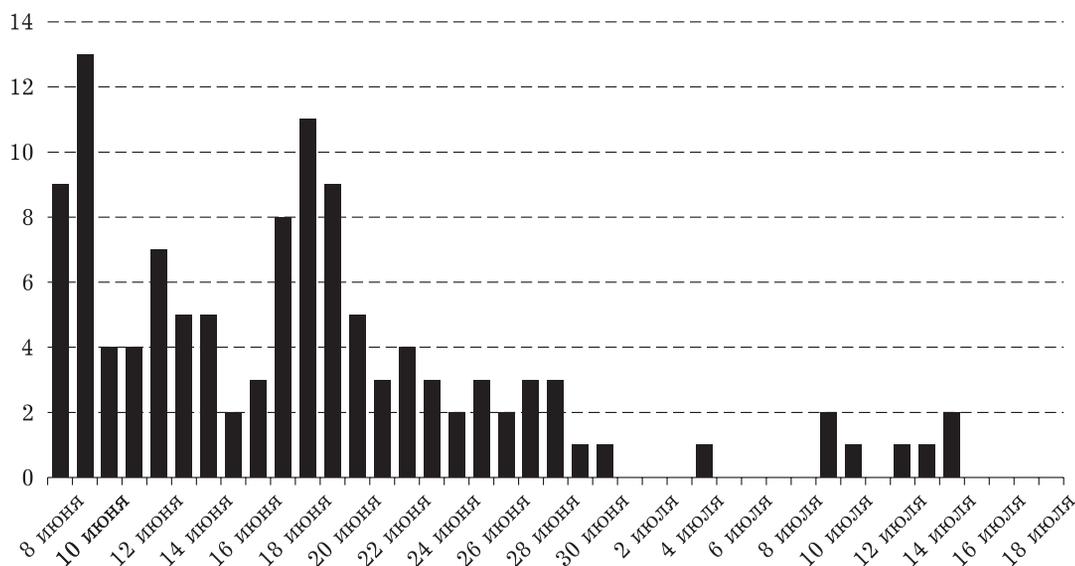


Рис. 3. Динамика смертности от ВЯП в лабораторных условиях у гусениц *L. dispar*. По вертикали – количество погибших гусениц, процент от общего числа (140 экземпляров), по горизонтали – дата наблюдений

яло на изменение полового индекса на стадии имаго (таблица).

На УПН собрано по 25 кладок непарного шелкопряда на листьях липы амурской и ореха маньчжурского. В результате подсчета яиц в кладках, собранных на листьях липы амурской, выяснилось, что их количество варьировало от 100 до 700, в среднем 350 яиц на кладку, на листьях ореха маньчжурского – от 100 до 900, в среднем 465 (рис. 5).



Рис. 4. Этиология кумулятивной смертности гусениц *L. dispar* в лабораторных условиях

Динамика выхода паразитоидов из куколок *L. dispar* в лабораторных условиях

Дата	♀♀	♂♂
10 июля	4	1
11 июля	5	1
12 июля	7	1
13 июля	6	6
14 июля	0	0
15 июля	1	0
16 июля	2	4

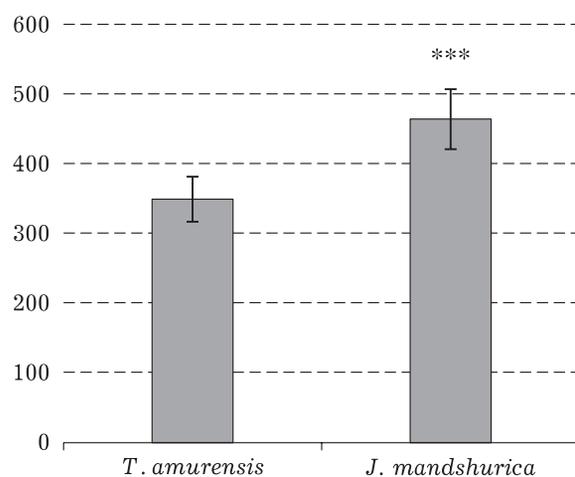


Рис. 5. Распределение плодовитости самок в зависимости от вида растения-хозяина, на которое отложены яйца. По вертикали – количество яиц в кладке, по горизонтали – вид растения-хозяина; *** при $p < 0,001$

Вычисление *t*-теста Стьюдента показало значительные различия в количестве яиц, отложенных на листьях двух указанных выше видов деревьев ($t = 0,038$; $p = 0,001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашего исследования подтверждают предположение, что основным фактором, определившим купирование вспышки численности *L. dispar* на юге Хабаровского края в 2006–2008 гг., стало воздействие на популяцию вируса ядерного полиэдроза. По результатам исследований можно утверждать, что гусеницы, питавшиеся на березе – предпочитаемой кормовой породе для сибирских популяций *L. dispar*, были менее подвержены заболеванию ВЯП по сравнению с гусеницами, питавшимися на осине и дубе монгольском – предпочитаемых кормовых породах для гусениц на Дальнем Востоке. Полученные результаты подтверждают взаимодействие в трехкомпонентной трофической системе: кормовое дерево – дефолиатор – патоген [Чельшева, Чельшев, 1988], продемонстрированное также на популяциях непарного шелкопряда в Северной Америке [Hunter, Schultz, 1993; Cory, Hoover, 2006], но не на сибирских популяциях этого вида насекомых [Martemyanov et al., 2012a, b]. Ранее опубликованы данные, согласно которым доминирующая роль в купировании вспышки численности *L. dispar* на Дальнем Востоке отводится микозам [Юрченко, Турова, 2009]. Наши данные, совместно с данными предыдущих исследований [Ильиных и др., 2011], показали, что микозы не являются обязательной причиной гибели гусениц непарного шелкопряда, а основным биотическим фактором является эпизоотия, вызванная ВЯП. В результате плотность популяции непарного шелкопряда после такой эпизоотии снижается очень быстро. Так, согласно личным наблюдениям авторов на УПН, количество кладок на гектар снизилось с нескольких сотен до 2–3 после эпизоотии в популяции непарного шелкопряда. Маловероятно, что при такой низкой плотности вирус, передаваемый горизонтально, будет эффективно регулировать плотность популяции в следующем году [Reilly, Hajek, 2008; Pavlushin et al., 2019], но скрытые бакуловирусные инфекции, передаваемые вер-

тикально, могут поражать последующие поколения *L. dispar* [Williams et al., 2017], особенно если популяции подвергаются воздействию различных стресс-факторов [Myers, 1998].

Паразитоиды непарного шелкопряда из отряда Diptera (Tachinidae gen. sp., Sarcophagidae gen. sp.) являются его природными врагами на Дальнем Востоке. Интересно, что самки *L. dispar* в преимагинальной стадии развития были примерно в два раза чаще заражены, чем самцы. Это явление также способствовало снижению плотности популяции непарного шелкопряда в последующих поколениях. Не исключено, что такие полоспецифические различия могут определяться неодинаковым ответом иммунной системы самцов и самок, что и продемонстрировано нами ранее [Martemyanov et al., 2013]. Современное развитие инструментария в экологии и, в частности, методов постмортального сексирования насекомых на любых стадиях онтогенеза [Belousova et al., 2019] позволит в перспективе наглядно показать вклад иммунной системы разных полов насекомых в формирование их резистентности против паразитов.

Полученные нами данные по значению пологового индекса популяции непарного шелкопряда в окрестностях г. Хабаровска в целом соответствуют данным, полученным ранее [Юрченко и др., 2007]. В этой же публикации авторы указывают на то, что средний вес куколок в эруптивной фазе численности, без различия полов, составляет 1–2 г в живом весе. Однако в наших исследованиях средний вес куколок обоих полов составил 0,72 г. Вес самок *L. dispar* тесно связан с их плодовитостью: низкий вес приводит к снижению плодовитости конкретного поколения [Miller, 2005], что и было подтверждено нами. Большинство кладок изученной популяции содержало 200–400 яиц, в то время как обычно яиц в кладках больше [Hough, Pimentel, 1978; Jones et al., 1990]. Вызывает интерес факт, что кладки яиц, собранных на листьях ореха маньчжурского, содержат достоверно больше яиц, чем таковые, собранные на листьях липы амурской. В момент откладки яиц самки *L. dispar* не связаны с этими породами деревьев никакими, в том числе трофическими, связями. Можно предположить, что предпочтение самками листьев ореха заключается в том, что они опадают примерно на две недели рань-

ше таковых липы амурской [Бабурин, Петров, 2004]. Кроме того, важно отметить, что на Дальнем Востоке самки непарного шелкопряда предпочитают делать кладки на деревьях, листья которых опадают в начале осени, но питаются гусеницы преимущественно листьями дуба, которые опадают только следующей весной.

На основании проведенных исследований можно утверждать, что одним из важнейших факторов, регулирующих плотность популяции *L. dispar* на Дальнем Востоке, является ВЯП. Значительное сокращение доли самок в популяциях, частично вызванное специфическим половым паразитизмом, также приводит к быстрому сокращению популяции.

Исследования поддержаны РФ (грант № 17-46-07002) в части оценки этиологии смертности преимагинальных стадий и камеральной обработки данных, полученных в ходе полевых исследований.

Мы благодарны Ph. D. Валери Бехан-Пеллетье, Оттава, Канада (Valerie Behan-Pelletier, Ottawa, Canada), за прочтение рукописи и полезные советы по ее содержанию.

Авторы благодарят рецензентов, работа которых значительно повысила качество текста рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабурин А. А., Петров Е. С. Календарь природы города Хабаровска и его окрестностей / Приамурское географическое общество. Хабаровск, 2004. 96 с.
- Белоусова И. А., Мартемьянов В. В., Глупов В. В. Роль быстрой индуцированной энтоморезистентности кормового растения в трофических взаимодействиях *Betula pendula*–*Lymantria dispar*–*Bacillus thuringiensis* // Экология. 2017. № 2. С. 100–106.
- Гниненко Ю. И. Географические формы непарного шелкопряда в Северной и Центральной Азии // Лесн. вестн. 2003. № 2. С. 166–174.
- Ильиных А. В., Куренщиков Д. К., Бабурин А. А., Имранова Е. Л. Факторы, влияющие на продолжительность вспышки массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) // Экология. 2011. № 3. С. 211–217 [Ilyinykh A. V., Kurenschikov D. K., Baburin A. A., Imranova E. L. Factors influencing the duration of gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) population outbreaks // Russian Journal of Ecology. 2011. Vol. 42, N 3. P. 236–240].
- Кузнецов В. Н., Чистяков Ю. А. Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) в Приморском крае: уроки кризиса и подходы к решению проблемы. Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 9. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 17–32.
- Мартемьянов В. В., Домрачев Д. В., Павлушин С. В., Белоусова И. А., Бахвалов С. А., Ткачев А. В., Глупов В. В. Индукция синтеза терпеноидов в листьях березы повислой после ее дефолиации гусеницами непарного шелкопряда // Докл. РАН. 2010. Т. 435, № 2. С. 278–281.
- Суховольский В. Г., Пономарев В. И., Соколов Г. И., Тарасова О. В., Красноперова П. А. Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* L. на Южном Урале: особенности популяционной динамики и моделирование // Журн. общ. биологии. 2015. Т. 76, № 3. С. 179–194.
- Турова Г. И. Особенности биологии непарного шелкопряда на Дальнем Востоке. Проблемы рационального лесопользования на Дальнем Востоке // Тр. Дальневост. науч.-исслед. ин-та лесн. хоз-ва. 1986. Вып. 28. С. 117–124.
- Чельшева Л. П. О роли полиэдренных болезней в снижении численности некоторых дендрофильных чешуекрылых Дальнего Востока // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока: сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1974. С. 222–227.
- Чельшева Л. П., Чельшев Д. Е. Роль бакуловирусов и других патогенных микроорганизмов в динамике численности непарного шелкопряда на Дальнем Востоке // Использование и воспроизводство лесных ресурсов Дальнего Востока: сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1988. Вып. 30. С. 164–170.
- Юрченко Г. И., Турова Г. И. Размещение кладок яиц непарного шелкопряда в лесах Дальнего Востока и обоснование методики их учета // Использование и воспроизводство лесных ресурсов Дальнего Востока: сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск, 1984. Вып. 26. С. 141–151.
- Юрченко Г. И., Турова Г. И. Динамика численности непарного шелкопряда азиатской формы в дальневосточной части ареала // Вестн. Моск. гос. ин-та леса – Лесн. вестн. 2009. Т. 21, вып. 5. С. 97–101.
- Юрченко Г. И., Малоквасова Т. С., Турова Г. И. Рекомендации по мониторингу и мерам контроля численности непарного шелкопряда на Дальнем Востоке. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2007. 47 с.
- Bell J. R., Bohan D. A., Shaw E. M., Weyman G. S. Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models // Bulletin of Entomological Research. 2005. Vol. 95. P. 69–114.
- Belousova I. A., Ershov N. I., Pavlushin S. V., Ilinsky Y. Y., Martemyanov V. V. Molecular sexing of Lepidoptera // J. Insect Physiol. 2019. Vol. 114. P. 53–56.
- Campbell R. W. Studies on the sex ratio of the gypsy moth // Forest Science. 1967. Vol. 13. P. 19–22.
- Cory J. S., Hoover K. Plant-mediated effects in insect-pathogen interactions // Trends in Ecol. and Evol. 2006. Vol. 21. P. 278–286.
- Grayson K. L., Johnson D. M. Novel insights on population and range edge dynamics using an unparalleled spatiotemporal record of species invasion // J. Animal Ecol. 2018. Vol. 87, N 3. P. 581–593.
- Hough J. A., Pimentel D. Influence of host foliage on development, survival, and fecundity of the gypsy moth // Environ. Entomol. 1978. Vol. 7, N 1. P. 97–102.
- Hunter M. D., Schultz J. C. Induced plant defenses breached? Phytochemical induction protects an herbivore from disease // Oecologia. 1993. Vol. 94. P. 195–203.
- Inoue M. N., Suzuki-Ohno Y., Haga Y., Aarai H., Sano T., Martemyanov V. V., Kunimi Y. Population dynamics and geographical distribution of the gypsy moth, *Lymantria dispar*, in Japan // Forest Ecol. and Management. 2019. Vol. 434. P. 154–164.

- Johnson D. M., Liebhold A. M., Bjornstad O. N., McManus M. L. Circumpolar variation in periodicity and synchrony among gypsy moth populations // *J. Animal Ecol.* 2005. Vol. 74. P. 882–892.
- Jones C. G., Steininger M. K., Luciano P., Moore K. E. B. Estimating gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) fecundity in the field: comparison of data from North America and Sardinia // *Italy Environ. Entomol.* 1990. Vol. 19. P. 108–110.
- Keena M. A., Côté M.-J., Grinberg P. S., Wallner W. E. World distribution of female flight and genetic variation in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) // *Environ. Entomol.* 2008. Vol. 37, N 3. P. 636–649.
- Liebhold A. M., Elkinton J. S., Williams D., Muzika R.-M. What causes outbreaks of the gypsy moth in North America? // *Population Ecol.* 2000. Vol. 42. P. 257–266.
- Liebhold A. M., Halverson J. A., Elmes G. Gypsy moth invasion in North America: a quantitative analysis // *J. Biogeogr.* 1992. Vol. 19, N 5. P. 513–520.
- Martemyanov V. V., Belousova I. A., Pavlushin S. V., Dubovskiy I. M., Ershov N. I., Alikina T. Y., Kabilov M. R., Glupov V. V. Phenological asynchrony between host plant and gypsy moth reduces insect gut microbiota and susceptibility to *Bacillus thuringiensis* // *Ecol. Evolut.* 2016. Vol. 6, N 20. P. 7298–7310.
- Martemyanov V. V., Bykov R. A., Demenkova M. A., Gninenko Y. I., Romancev S. A., Bolonin I. P., Mazunin I. O., Belousova I. A., Akhanaev U. B., Pavlushin S. V., Krasnoperova P. A., Ilinsky Y. Y. Genetic evidence of broad spreading of *Lymantria dispar* in the West Siberian Plain // *PLoS One.* 2019. Vol. 14, N 8. e0220954.
- Martemyanov V. V., Dubovskiy I. M., Belousova I. A., Pavlushin S. V., Domrachev D. V., Rantala M. J., Salminen J.-P., Bakhvalov S. A., Glupov V. V. Rapid induced resistance of silver birch affects both innate immunity and performance of gypsy moths: the role of plant chemical defenses // *Arthropod – Plant Interactions.* 2012a. Vol. 6. P. 507–518.
- Martemyanov V. V., Dubovskiy I. M., Belousova I. A., Shokorova N. S., Pavlushin S. V., Glupov V. V. Sex-specific variations in gypsy moth fitness, immune function, and parasite resistance mediated by background defoliation of the host plant // *Ecol. Parasitol. Immunol.* 2013. Vol. 2. P. 7.
- Martemyanov V. V., Dubovskiy I. M., Rantala M. J., Salminen J.-P., Belousova I. A., Pavlushin S. V., Bakhvalov S. A., Glupov V. V. The effects of defoliation-induced delayed changes in silver birch foliar chemistry on gypsy moth fitness, immune response, and resistance to baculovirus infection // *J. Chem. Ecol.* 2012b. Vol. 38, N 3. P. 295–305.
- Martemyanov V. V., Pavlushin S. V., Dubovskiy I. M., Belousova I. A., Yushkova Y. V., Morosov S. V., Chernyak E. I., Glupov V. V. Leaf Surface Lipophilic Compounds as One of the Factors of Silver Birch Chemical Defense against Larvae of Gypsy Moth // *PLoS One.* 2015a. Vol. 10, N 3.
- Martemyanov V. V., Pavlushin S. V., Dubovskiy I. M., Yushkova Y. V., Morosov S. V., Chernyak E. I., Efimov V. M., Ruuhola T., Glupov V. V. Asynchrony between Host Plant and Insects Defoliator within a Tritrophic System: The Role of Herbivore Innate Immunity // *PLoS One.* 2015b. Vol. 10, N 6. e0130988.
- Miller W. E. Extrinsic effects on fecundity–maternal weight relations in capital-breeding Lepidoptera // *J. Lepidopterists' Society.* 2005. Vol. 59, N 3. P. 143–160.
- Myers J. H. Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect // *Ecology.* 1998. Vol. 79. P. 1111–1117.
- Pavlushin S. V., Belousova I. A., Chertkova E. A., Kryukova N. A., Glupov V. V., Martemyanov V. V. The effect of population density of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebididae) on its fitness, physiology and activation of the covert nucleopolyhedrovirus // *Eur. J. Entomol.* 2019. Vol. 116. P. 85–91.
- Regnier J., Nealis V. Modeling seasonality of gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), to evaluate probability of its persistence in novel environments // *Can. Entomol.* 2002. Vol. 134. P. 805–824.
- Reilly J. R., Hajek A. E. Density-dependent resistance of the gypsy moth *Lymantria dispar* to its nucleopolyhedrovirus, and the consequences for population dynamics // *Oecologia.* 2008. Vol. 154. P. 691–701.
- Williams T., Virto C., Murillo R., Caballero P. Covert Infection of Insects by Baculoviruses // *Front. Microbiol.* 2017. Vol. 8. P. 1337.

Features of the far eastern population of *Lymantria dispar* L. outbreak

D. K. KURENSHCHIKOV¹, V. V. MARTEMYANOV^{2, 3}, E. L. IMRANOVA¹

¹*Institute for Aquatic and Ecological Problems of FEB RAS
680000, Khabarovsk, Dikopoltsev str., 56
E-mail: dkurenschchikov@gmail.com*

²*Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11*

³*Biological Institute, National Research Tomsk State University
634050, Tomsk, Lenin ave., 46
E-mail: martemyanov79@yahoo.com*

Lymantria dispar features of a population at the peak phase in Far East territory are presented. We studied the death of insects based on biotic factors (parasitoids, nuclear polyhedrosis virus), the sex ratio, masses of male and female pupae, and female's fecundity. We show that the main reason for population collapse was nucleopolyhedrovirus. It appeared no cadavers died from entomopathogenic fungi. A strong decrease in the proportion of females was partially mediated by sex-specific parasitism, moderate fecundity, and a high rate of virus-induced mortality was responsible for the fast decline of *L. dispar* population density in Far East territory.

Key words: Khabarovsk territory, Russia, population dynamic, *Lymantria dispar*, eruptive phase, outbreak.