

**Новая вспышка массового размножения
Dendrolimus sibiricus Tschetv.
в Сибири (2012–2017 гг.): закономерности развития
и перспективы биологического контроля**

И. Н. ПАВЛОВ¹, Ю. А. ЛИТОВКА^{1,2}, Д. В. ГОЛУБЕВ^{1,3}, С. А. АСТАПЕНКО^{1,3}, П. В. ХРОМОГИН²

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28
E-mail: forester24@mail.ru

² Сибирский государственный университет науки и технологий
им. академика М. Ф. Решетнева
660049, Красноярск, просп. Мира, 82

³ Филиал ФБУ “Рослесозащита” “ЦЗЛ Красноярского края”
660036, Красноярск, Академгородок, 50А, корп. 2

Статья поступила 23.12.2017

Принята к печати 30.01.2018

АННОТАЦИЯ

Повреждение темнохвойных лесов Сибири в результате действующей в настоящее время вспышки массового размножения *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. к 2017 г. достигло площади более 1,4 млн га. Причиной, обусловившей выход популяции вредителя из депрессивного состояния, оказалась недостаточная влагообеспеченность мая 2011 г. и особенно сильная засуха июня – июля 2012 г. на фоне повышенных среднемесячных температур. Установлено значительное снижение вегетационного индекса SWVI в 2011–2012 гг. Исключительной особенностью текущей вспышки является низкая пораженность гусениц сибирского шелкопряда болезнями и паразитами. Площадь темнохвойных древостоев, находящихся в непосредственной близости от действующих очагов и пригодных по структуре, климатическим и лесорастительным условиям для распространения вредителя, составляет более 2,7 млн га. Перспективным природным агентом эффективной регуляции численности сибирского шелкопряда является энтомопатогенный гриб *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., чистые культуры которого выделены из мертвых гусениц *D. sibiricus* в очагах их массового размножения. Проведен многоступенчатый скрининг и отобран наиболее перспективный штамм для создания биоинсектицида prolongированного действия для превентивной обработки лесов по следующим показателям: высокая вирулентность, сохранение энтомопатогенной активности при пониженных температурах (7–10 °C) и способность к твердофазной ферментации растительных отходов.

Ключевые слова: *Beauveria bassiana*, *Dendrolimus sibiricus*, биоинсектицид, вирулентность, массовое размножение, скрининг.

Вспышки массового размножения *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. являются одним из наиболее значимых факторов, определяющих

размещение, продуктивность и сукцессии хвойных лесов Сибири, ведущим к массовому усыханию пихтово-кедровых лесов и по-

следующим катастрофическим пожарам. В течение XX в. площадь “шелкопрядников” – насаждений, погибших в результате периодических вспышек массового размножения сибирского шелкопряда (а также последующего развития в этих массивах хронических очагов черного пихтового усача и возникновения лесных пожаров), составило не менее 20 млн га [Гниненко, 2003].

Цикличность массовых размножений, определяемая влиянием модифицирующих факторов, а также сложным взаимодействием фитофагов с кормовой породой и естественными врагами – одна из характерных особенностей популяционной экологии сибирского шелкопряда [Кондаков, 2002]. Быстрое увеличение численности насекомых определяется сочетанием множества факторов [Пальникова и др., 2006]. Установлена ландшафтная приуроченность повреждений насаждений, особенно в начальный период вспышки [Kharuk et al., 2007].

Выявлена и не вызывает сомнения связь с погодными аномалиями, обеспечивающими не только переход части популяции на однолетний цикл развития, но и значительные нарушения во взаимоотношениях сибирского шелкопряда с паразитарной системой. Засушливые периоды сопровождаются снижением активности энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. [Doberski, 1981; Huafeng et al., 1998]. Весенние пожары лесной подстилки уничтожают одного из главных регуляторов численности шелкопряда – яйцееда рода *Telenomus* Haliday [Гродницкий, 2004]; также отмечена его массовая гибель в холодные малоснежные зимы. Не следует забывать и роль сверхпаразитов: в периоды между вспышками массового размножения вне резерваций от паразитов и болезней в среднем гибнет до 96 % всего потомства в каждом поколении; в резервациях смертность составляет 98 % [Рожков, 1965]. На фазе нарастания численности поражаемость от энтомофагов падает (яйца – до 50 %, гусеницы – до 11 %, куколки – до 23 %) [Чернова, Былова, 2004]. В свою очередь, при переходе от продромальной фазы вспышки к кризису смертность, например, от яйцеедов и тахин, возрастает в 1,5–4 раза [Юрченко, 2007].

В лиственничных лесах Амурской обл. в годы роста плотности популяции *D. sibiricus*

зараженность яиц достигала 50 %, в годы разреживания – 80–99 % [Юрченко, Туррова, 2002]. Отмечено затухание эруптивной вспышки сибирского шелкопряда (1966–1970 гг.) в лиственничных лесах Хабаровского края при высокой смертности на стадии яйца (70–99,5 %) от заражения *Telenomus* и *Ooencyrtus* Ashmead; отпад гусениц в результате болезней составил 60–70 % [Юрченко, 2007].

В послевспышечный период в сочетании с неблагоприятными погодными условиями наступает сильная депрессия популяции вследствие неполноценного питания гусениц в переуплотненных очагах [Кондаков, 2002], а также в результате стремительно возросшего количества паразитических насекомых, энтомопатогенных вирусов, бактерий и грибов. В дальнейшем по мере снижения численности сибирского шелкопряда закономерно уменьшается количество его паразитов, однако изменение численности паразитоидов запаздывает по отношению к изменению численности популяции жертвы и зависит от состояния среды. В лесах с прогнозируемой вспышкой массового размножения, необходимо содействие в формировании паразитарной системы, менее подверженой колебанию численности и способной быстро реагировать даже на небольшие изменения в популяции шелкопряда.

По мнению авторов, наилучшим природным агентом регуляции и удержания популяции в зоне депрессии численности являются энтомопатогенные микроорганизмы, способные расти и развиваться на различных субстратах животного и растительного происхождения. Этот биологический ресурс предусматривает использование природных энтомопатогенов с высокой вирулентностью как основы биологических инсектицидов. Применение аборигенных энтомопатогенных видов, доминирующих в конкретном регионе, может существенно увеличить эффективность применения биопрепаратов в определенных почвенно-климатических условиях [Половинко и др., 2010; Штерншиц, 2012].

Перспективными агентами биоконтроля численности популяций хвоегрызущих насекомых являются анаморфные аскомицеты, включая представителей рода *Beauveria*. Многочисленными исследованиями доказана вы-

сокая вирулентность *Beauveria bassiana* sensu lato в отношении широкого круга насекомых-хозяев в природных и лабораторных условиях. Это гусеницы *Dendrolimus superans* Butler, *Pieris rapae* Linnaeus, *Aporia crataegi* Linnaeus, *Yponomeuta evonymella* Linnaeus, *Lymantria dispar* Linnaeus [Половинко и др., 2010]; клопы *Cimex lectularius* Linnaeus [Barbarin et al., 2012] и *Palomena prasina* Linnaeus; имаго *Ips typographus* Linnaeus [Севницкая, 2016], *I. sexdentatus* Boerner, *I. acuminatus* Gyll. [Draganova et al., 2007; Steinwender et al., 2010], *Leptinotarsa decemlineata* Say, *Brachysomus echinatus* (Bonsd.), *Agilastica alni* Baly [Половинко и др., 2010], *Polygraphus proximus* [Керчев и др., 2016], *Xylosandrus germanus* Blandford [Castrillo et al., 2011] и *Scolytus scolytus* Fabricius [Doberski, 1981]; слизни *Deroceras caucasicum* Simroth, таракан *Nauphoeta cinerea* Olivier, сверчок *Gryllus bimaculatus* De Geer, итальянский прус *Calliptamus italicus* Linnaeus [Половинко и др., 2010].

Несомненным преимуществом биоинсектицидов является высокая степень экологиче-

ской безопасности и специфичности, однако их эффективность не всегда соизмерима с химическими препаратами вследствие высокой чувствительности к факторам окружающей среды. В связи с чем изучение механизмов взаимодействия биологического агента с мишенью с учетом лимитирующих факторов для усиления энтомопатогенной активности в не-оптимальных для микроорганизма условиях приобретает особую значимость.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория, на которой возник новый очаг вредителя, входит в Енисейский район периодических вспышек массового размножения сибирского шелкопряда, но при этом является самой северной из ранее известных в Сибири (рис. 1).

Очередной подъем численности вредителя начался в 2011–2012 гг. спустя 14 лет после предыдущей массовой вспышки (1989–1996 гг.) в насаждениях, расположенных на

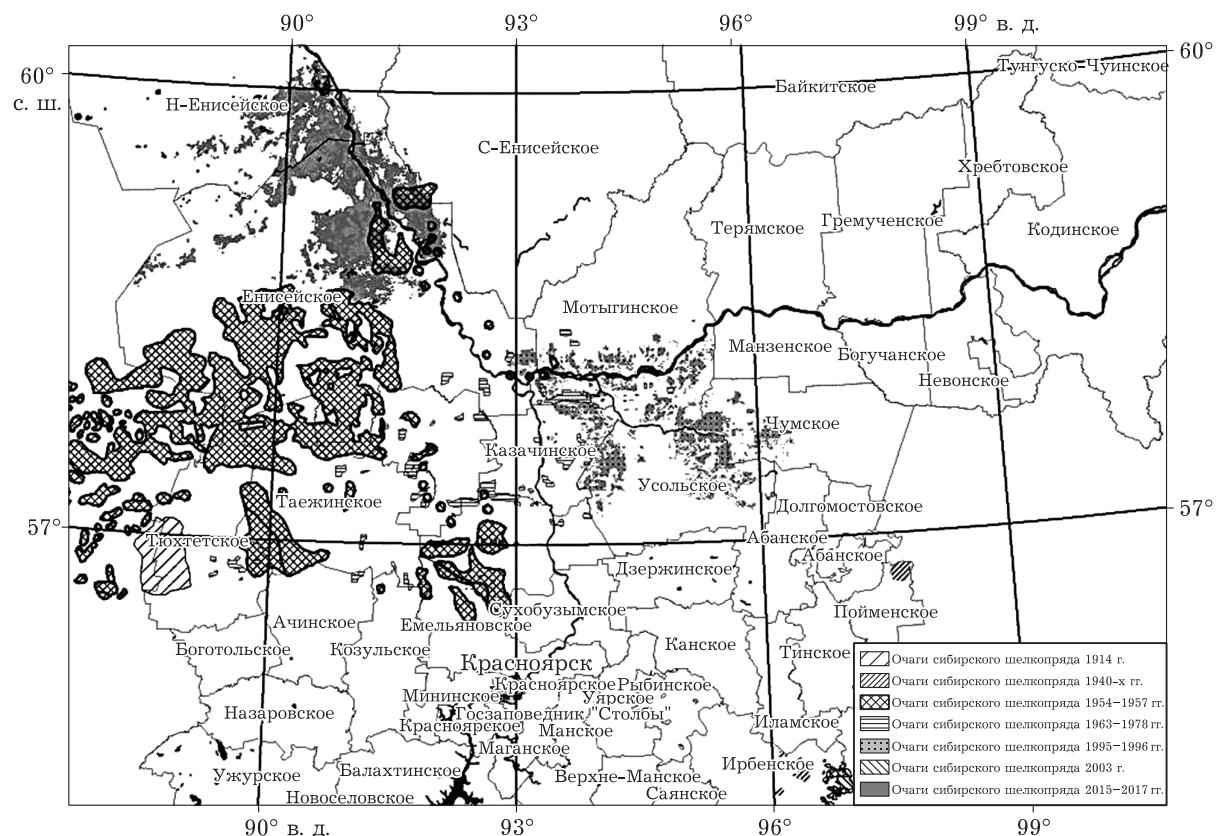


Рис. 1. Размещение основных очагов массового усыхания на территории Красноярского края за период 1914–2017 гг.

левом берегу р. Енисей, в юго-восточной части Западносибирской низменности. Климат района резко континентальный, зима длительная и холодная, лето – относительно короткое, умеренно теплое.

Повреждаемые сибирским шелкопрядом древостои представлены темнохвойными формациями, их основные комплексы составляют еловые, пихтовые и кедровые леса травяно-зеленомошных типов леса с примесью сосны, березы и осины до четырех единиц в составе. Возрастная структура преобладающей части насаждений однородная, состоящая из спелых и перестойных древостоев 2–5 бонитетов. Территория характеризуется равнинным рельефом, с небольшими всхолмлениями и грядами, абсолютные отметки высот которых колеблются от 140 до 350 м над ур. м.

На водораздельных пространствах равнин, представленных плоско-увалистыми поверхностями, встречаются площади неглубоких котловин, занятые грядо-мочажными и коч-

карными кустарниково-осоковыми болотами. В 2016 г. повреждения с дефолиацией 50 % и более выявлены на правом берегу р. Енисей, отличающемся низкогорным рельефом с наличием большого числа мелких пересыхающих в летнее время ручьев. Абсолютные отметки высот достигают 500 м над ур. м. В целом к началу вегетационного периода 2017 г. площадь поврежденных темнохвойных лесов в Сибирском федеральном округе достигла 1,4 млн га, в Красноярском крае – 619,8 млн га (рис. 2).

Скрининг биоконтрольных агентов с выраженной энтомопатогенной активностью в отношении *D. sibiricus* осуществляли среди аборигенных штаммов гриба *B. bassiana*. Чистые культуры выделяли из погибших гусениц, обнаруженных в подстилке и кроне деревьев на территории 26 участков, расположенных в разных кварталах Енисейского и Нижне-Енисейского лесничеств Красноярского края в 2016–2017 гг. (рис. 3). Также использовались живые гусеницы старших возрас-

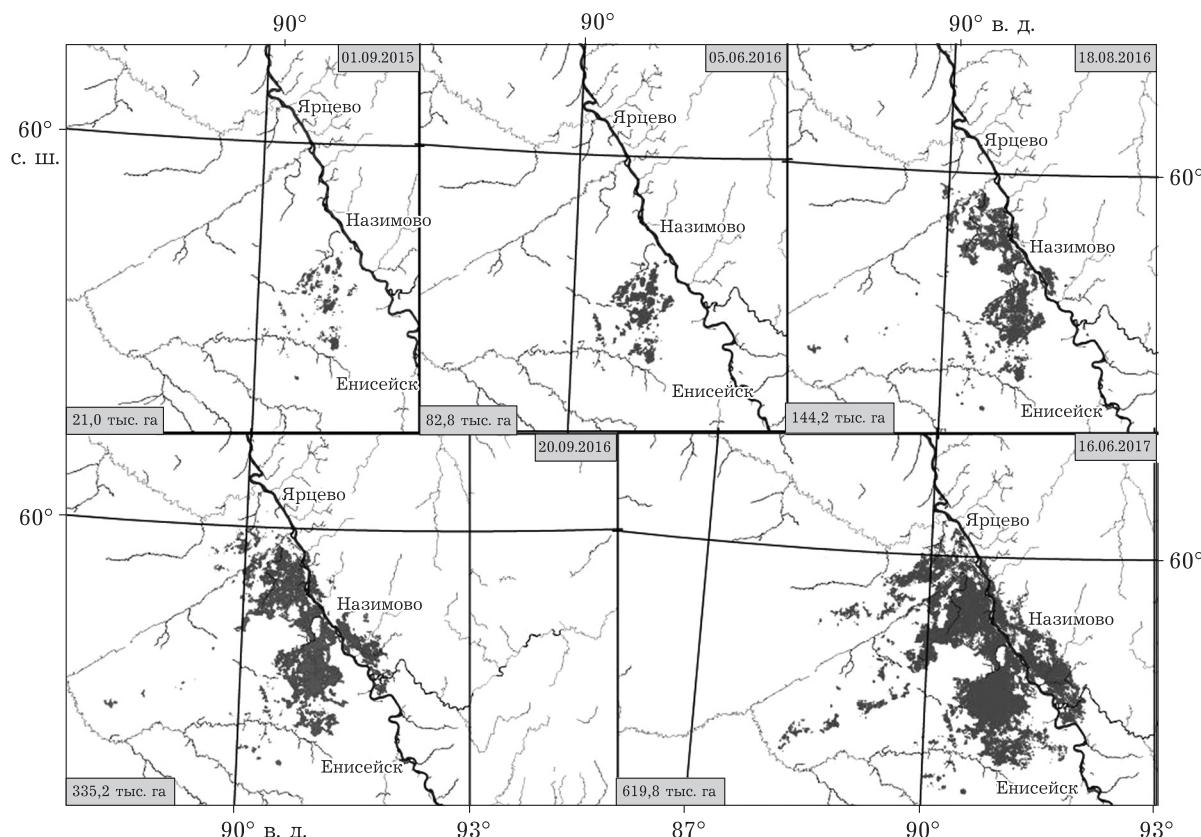


Рис. 2. Динамика повреждений темнохвойных насаждений сибирским шелкопрядом на исследуемой территории

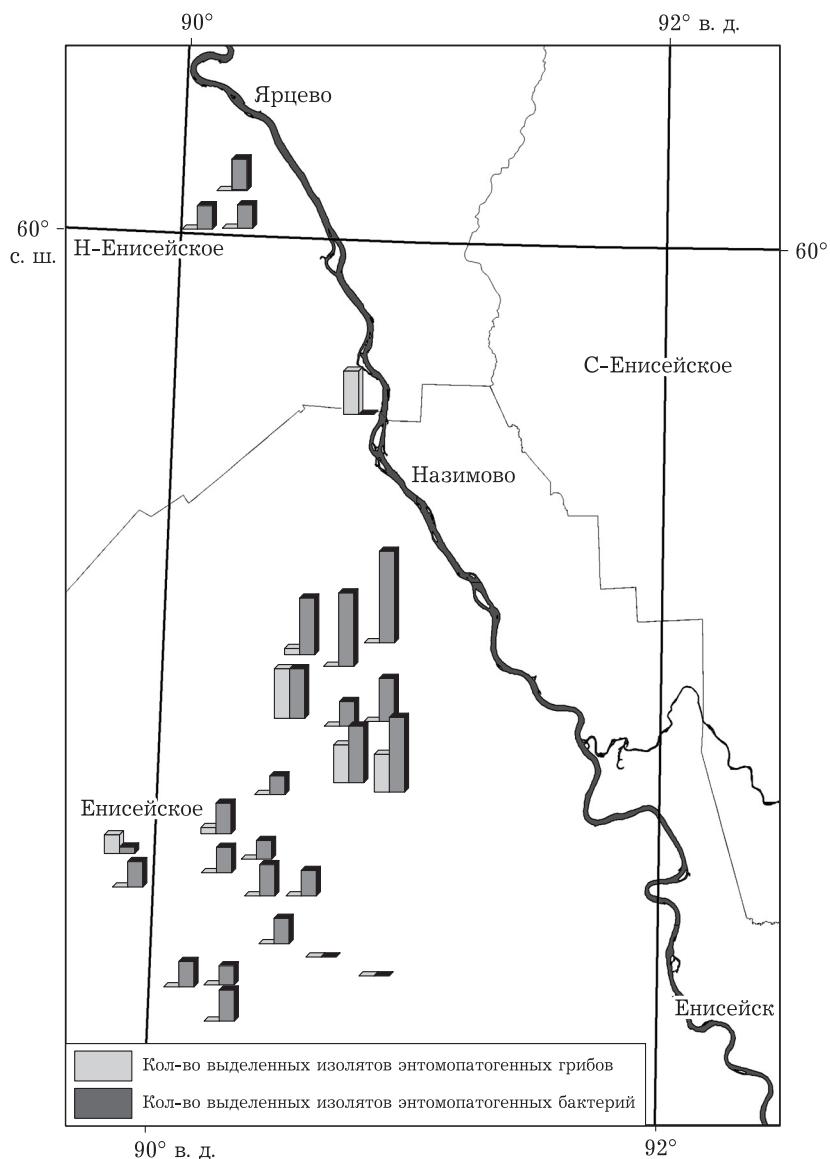


Рис. 3. Схема размещения участков в очагах массового размножения *Dendrolimus sibiricus*, на которых осуществлялся сбор гусениц для выделения энтомопатогенных микроорганизмов

тов с выраженным симптомами заболевания. После поверхностной стерилизации 75%-м этианолом с последующим промыванием стерильной водой гусениц раскладывали во влажные камеры и на поверхность питательных сред (мальт-экстракт агар (МЭА), сре-да Чапека, агар Сабуро). Посевы инкубировали в термостате при 25 ± 1 °C, после чего изолировали чистые культуры из мицелия, выросшего непосредственно из тела насекомого [Методы..., 1982] (см. рис. 8, а). Культуральные особенности и ростовые параметры (радиальная скорость роста и ростовой коэф-

фициент) [Бухало, 1988] определяли в температурном диапазоне $10\text{--}25 \pm 1$ °C на МЭА. Микроструктуры исследовали методами фазово-контрастной и светопольной микроскопии (Nikon Eclipse Ci) в витальных препаратах и микрокамерах Ван-Тигема [Методы..., 1982]. Видовую идентификацию подтверждали молекулярно-генетическими методами – секвенированием участков генетических маркеров ITS (internal transcribed spacer) и TEF-1alpha (transcription elongation factor 1-alpha).

Для исследования энтомопатогенных свойств *B. bassiana* отбирали активных гусениц сибир-

ского шелкопряда, размер которых варьировал в пределах 10–38 мм (средний размер особи составил 24,5 мм). Инфицирование осуществляли контактным способом, размещая тест-насекомых на поверхность конидиального слоя 30-суточной культуры гриба в чашке Петри в течение 60 с. Контролем служили гусеницы, не подвергшиеся обработке [Половинко и др., 2010]. Обе партии насекомых размещали в пластиковые контейнеры; в качестве кормовой базы использовали хвою *Abies sibirica* Ledeb, *Picea obovata* Ledeb, *Pinus sylvestris* L. и *P. sibirica* Du Tour. Наблюдение за развитием микоза проводили при температуре 14 и $22 \pm 1^{\circ}\text{C}$, 12-часовом фотопериоде и влажности воздуха 80 %. Вирулентность оценивали по двум показателям – смертность (%) и срок гибели (сут). Погибших тест-насекомых поверхностью стерилизовали и использовали для реизоляции гриба [Методы..., 1982].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Очередная текущая вспышка массового размножения *D. sibiricus* обнаружена с некоторым запозданием. По данным первых зимних учетов 2016 г. в подстилке численность зимующих гусениц на исследуемой площади составила 57 шт./ м^2 (на некоторых участках более 150 шт./ м^2). Распределение гусениц по возрастному составу выглядело следующим образом: IV возраста – 20,8 %, V – 72,0, VI – 6,1, VII – 1,1 %. По результатам лабораторного анализа гусениц из очага массового размножения установлено, что их смертность от насекомых энтомофагов (*Rogas dendrolimi* Mats.) составила 5,0 %.

Анализ погодных условий 2015 г. выявил значительный дефицит влагообеспеченности и превышение средней многолетней нормы температур в мае. Это содействовало ускоренному развитию гусениц шелкопряда, что привело к более раннему вылету бабочек и появлению нового поколения вредителя. Тёплая затяжная осень способствовала увеличению периода питания гусениц и позволила им уйти на зимовку в основной массе в пятом возрасте. В связи с резким похолоданием и выпадением снега после продолжительного

периода тепла, произошла гибель значительной части популяции, поскольку гусеницы, не успевшие спуститься в подстилку, погибли в кроне или на стволах. Их часть залегла на зимовку непосредственно в снег.

При проведении весенних учетов 2016 г. абсолютная заселенность древостоев гусеницами сибирского шелкопряда варьировала от 42 до 448 шт. на одно дерево; смертность поднявшихся в крону гусениц от болезней составила 7,2 % (на некоторых участках более 15 %). Установлена значительная (12–59 шт./ м^2) гибель гусениц в период зимовки в подстилке под воздействием возбудителей болезней, преимущественно гриба *B. bassiana*. На некоторых участках доля погибших особей превысила 50 %. Однако несмотря на присутствие в очаге природных энтомопатогенов, площадь поврежденных насаждений составила 144,2 тыс. га (данные на 18.08.2016 г.), что в 7 раз превышает прошлогодний показатель (01.09.2015 г.).

Учеты численности сибирского шелкопряда, проведенные в августе 2016 г., выявили значительную заселенность древостоев гусеницами. Максимальная плотность популяции отмечена в Сурнихинском участковом лесничестве (Нижне-Енисейское лесничество), минимальная – в Енисейском участковом лесничестве (Енисейское лесничество). Относительная заселенность, характеризующая особенности пространственного распределения вредителя в насаждении, во всех лесничествах составила 100 %, т. е. на всех учетных деревьях отмечены гусеницы сибирского шелкопряда.

Анализ насекомых на зараженность паразитами и болезнями позволил установить, что в Енисейском лесничестве популяция вредителя в целом здоровая: смертность составила 15,5 %, в том числе от энтомофага *R. dendrolimi* – 6,6 %, от болезней – 8,9 %. На долю самок приходится 46 % особей, средняя плодовитость бабочек 156 яиц. В Нижне-Енисейском лесничестве смертность гусениц от паразитов и болезней не превысила 1 %; средняя плодовитость бабочек 254 яйца, доля самок – 51 %. Таким образом, благоприятные погодные условия и отсутствие достаточно го количества агентов биологического контроля привело к дальнейшему увеличению площа-

Т а б л и ц а 1

**Показатели заселенности насаждений гусеницами сибирского шелкопряда
по данным учетов 2016/2017 гг. (август, II декада)**

Лесничество	Участковое лесничество	Абсолютная, шт./дерево	Относительная, %	Максимальная, шт./дерево	Погибших, шт./дерево
Енисейское	Енисейское	34,3	100	131,0	0,3
		172,0	97	963,0	0,0
	Назимовское	515,9	100	1159,0	0,0
		558,0	65	4550,0	0,3
	Епишинское	—	—	—	—
		420,0	100	658,0	0,0
	Лосиноборское	—	—	—	—
		1396,0	100	2470,0	0,0
	Усть-Питское	—	—	—	—
		8,0	97	42,0	1,0
Нижне-Енисейское	Касовское	719,1	100	3143,0	0,3
		252,0	28	2516,0	0,0
	Сурнинское	1287,9	100	6630,0	0,1
		704,0	74	4760,0	0,3
	Ярцевское	248,9	100	1129,0	0,0
		356,0	100	1255,0	0,4

ди поврежденных насаждений до 335,2 тыс. га (данные на 20.09.2016 г.).

Обследование древостоев Енисейского и Нижне-Енисейского лесничеств в августе 2017 г. выявило высокую численность вредителя (табл. 1). Как и в 2016 г. в обоих лесни-

чествах сохраняется чрезвычайно низкая гибель гусениц (менее 1 %).

Интенсивное заселение шелкопрядом темнохвойных древостоев (табл. 2), приуроченных с долгомошной группе типов леса (на почвах с избыточным увлажнени-

Т а б л и ц а 2

Показатели заселенности (шт./дерево) древостоев различных групп типов леса гусеницами сибирского шелкопряда по данным учетов 2016/2017 гг. (август, II декада)

Лесничество	Участковое лесничество	Зеленомошная		Долгомошная		Разнотравная	
		абсолют- ная	макси- мальная	абсолют- ная	макси- мальная	абсолют- ная	макси- мальная
Енисейское	Енисейское	35,5	98	45,1	131	40,7	85
		204,0	963,0	—	—	123,0	475,0
	Назимовское	515,9	1159	—	—	—	—
		607,0	4550,0			422,0	2400,0
	Епишинское	463,0	658,0	—	—	334,0	391,0
	Лосиноборское	1396,0	2470,0	—	—	—	—
	Усть-Питское	7,0	42,0	—	—	—	—
	Касовское	755,2	2462	734,2	3143	—	—
		321,6	1350,0	366,4	2516,0		
	Сурнинское	1200,0	6630	858,1	2212	1742,1	4425
		966,0	2796,0	—	—	618,0	4760,0
	Ярцевское	264,3	1129	—	—	146,5	184
		306,0	978,0	358,0	912,0	373,0	1255,0

ем на пониженных элементах рельефа) свидетельствует о массовом характере расселительных миграций (эруптивная фаза вспышки).

По данным зимних учетов 2017 г. в подстилке численность зимующих гусениц на исследуемой площади составила 18 шт./м² (на некоторых участках их более 86 шт./м²). Распределение гусениц по возрастному составу выглядело следующим образом: IV возраст – 25,2 %, V – 74,3, VI – 0,5, VII – 0 %. Текущая вспышка массового размножения частично охватила древостои, ранее поврежденные сибирским шелкопрядом (1954–1957 гг.), но сохранившие свою жизнеспособность (см. рис. 1). Насаждения перешли в лиственную формуацию с 1–3 единицами темнохвойных пород (*P. sibirica*, *A. sibirica*, *P. obovata*). Невысокая полнота (0,5–0,6) обеспечила появление большого количества подроста (4–7 тыс. шт/га) высотой 3–4 м. В большинстве выделов в возобновлении преобладает *A. sibirica* (7П2К1Е), реже – *P. sibirica* (4К4П2Е) и очень редко *P. obovata* (6Е4П). В 2016 г. хвойная формация, включая подрост, подверглась 100%-му объеданию. В результате восстановление темнохвойных лесов, при наложении глобальных климатических изменений, отодвигается на неопределенное время.

Несмотря на достаточно высокую смертность гусениц сибирского шелкопряда от болезней в период зимовки (в Енисейском лесничестве – 38,7 %; в Нижне-Енисейском – 23,5 %), летом 2017 г. произошел массовый лет бабочек, и дальнейшее расширение площади очагов массового размножения. На 16.09.2017 г. территория поврежденных насаждений составила 619,8 тыс. га с запасом древесины более 130 млн м³. Для сравнения, во время фазы максимальной численности предыдущей вспышки (1995 г.) в раннелетний период (первая декада июня) при уставновившейся прохладной погоде, отпад гусениц III–IV возрастов достигал 60 % [Кондаков, 2002].

Фактом, подтверждающим дальнейшее катастрофическое распространение вспышки массового размножения вредителя, является его появление в опасных количествах (три штуки на одно дерево, максимально

51 шт./дерево) на восточном макросклоне Енисейского кряжа (Тейское и Новокаламинское участковые лесничества Северо-Енисейского лесничества: 60°08'20,3" с. ш., 91°39'14,1" в. д.). Выборка составила более 600 деревьев, относительная заселенность – 83 %, что свидетельствует о возможном начале подъема численности вредителя в этих древостоях.

При исследовании микробиоты мертвых гусениц сибирского шелкопряда (рис. 4, а) изолированы в чистую культуру 24 штамма микроскопических грибов со схожими морфологическими характеристиками. При культивировании изолятов на МЭА выявлено два основных морфотипа колоний (см. рис. 4, г): I – с пушистым куполообразным воздушным мицелием в центре и плоским волнистым краем; спороношение мучнистое, необильное; II – плоские с ровной поверхностью бархатистого типа; спороношение обильное, войлочно-мучнистое. Окраска наружной поверхности колоний варьирует от белой до светло-сливочной; реверс бледно-желтый или светло-коричневый. При старении культуры выделяется обильный экссудат светло-желтого цвета.

Штаммы характеризуются следующими микроморфологическими особенностями: гифы тонкие, септированные, 1,5–2,0 мкм в диаметре, бесцветные; конидиеносцы одиночные, располагаются преимущественно мутовчато, основание расшищено, вершина вытянута в виде зигзагообразной тонкой нити, на выступах которой находятся стеригмы, несущие одиночные яйцевидно-шаровидные конидиеспоры диаметром до 2,5 мкм (см. рис. 4, б, в).

Исследование микроструктур и культуральных особенностей позволило установить принадлежность выделенных изолятов к *B. bassiana* sensu lato. Нуклеотидное секвенирование участков генетических маркеров ITS и TEF-1alpha выполнено у всех штаммов, отобранных для исследования вирулентности. В результате сравнения полученных нуклеотидных последовательностей с базой NCBI Genbank установлена их принадлежность к *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill.

Исследование ростовых параметров трех групп изолятов *B. bassiana*, выделенных из

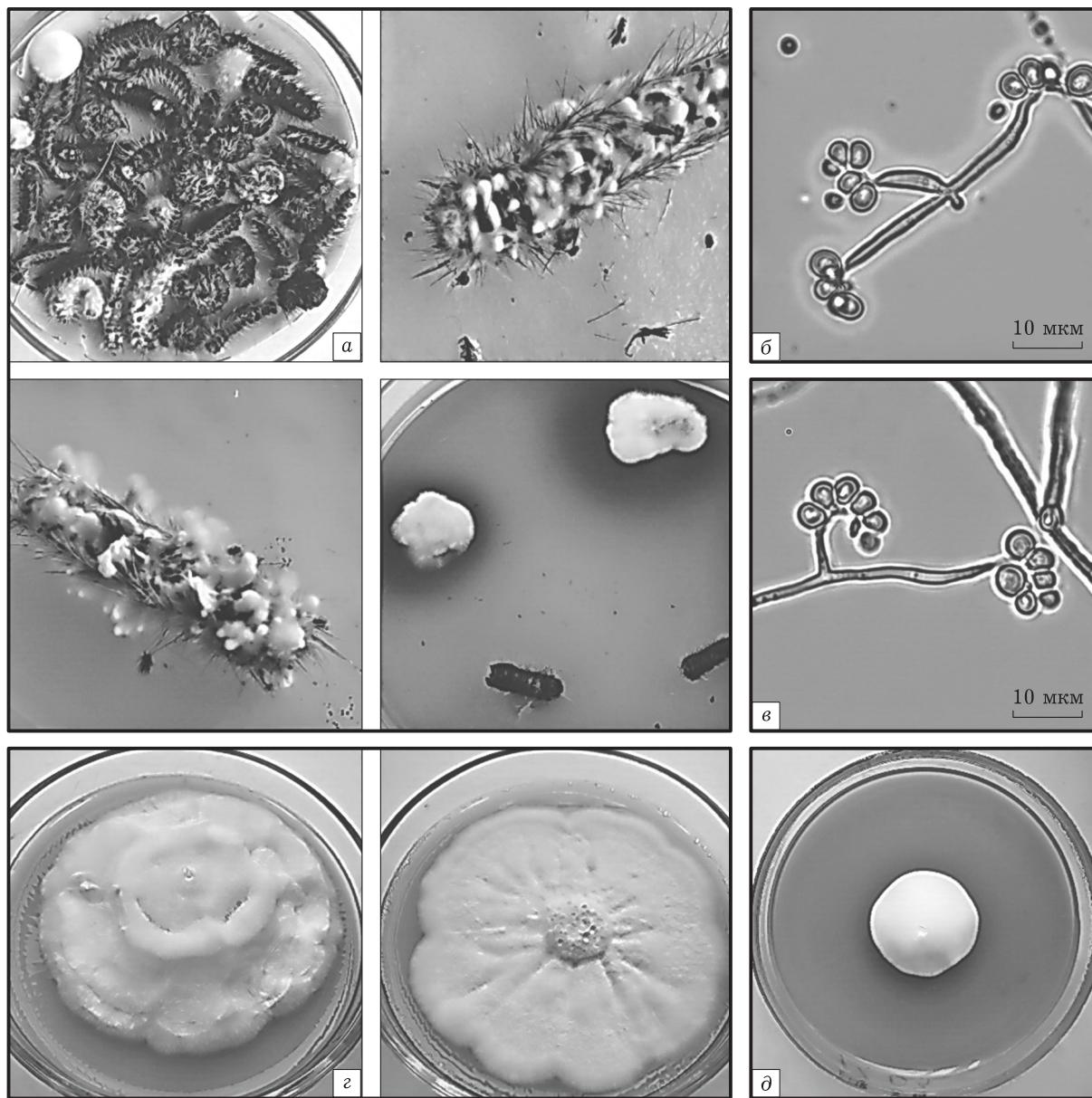


Рис. 4. Морфологические особенности енисейских штаммов *Beauveria bassiana*, изолированных из гусениц сибирского шелкопряда (а – выделение гриба в чистую культуру из мертвых гусениц во влажной камере и на поверхности МЭА; б, в – конидиегенные клетки с конидиями, увеличение $\times 1000$; г – морфотипы колоний на МЭА при 25°C ; д – колония на МЭА при 10°C)

различных районов Енисейского лесничества, позволило установить, что большинство штаммов характеризуются как медленно и умеренно растущие (табл. 3). Радиальная скорость роста варьирует в пределах 2,0–3,6 мм/сут, значение ростового коэффициента менее 100 (34–78). Исключение составляет быстрорастущий штамм СШ2-5: на МЭА при 25°C скорость роста колонии составила

3,8 мм/сут, ростовой коэффициент – 103. При снижении температуры до $8\text{--}10^{\circ}\text{C}$ отмечено закономерное уменьшение ростовых параметров в 2,4–5 раз у всех исследуемых культур и морфологические изменения колонии (см. рис. 4, д). Максимальные ростовые показатели также характерны для штамма СШ2-5 (ростовой коэффициент 49; скорость роста – 1,5 мм/сут).

Т а б л и ц а 3
Ростовые параметры штаммов *Beauveria bassiana*
в лабораторных условиях в температурном диапазоне
 $10\text{--}25\text{ }^{\circ}\text{C}$

Штамм	Скорость роста, мм/сут	Ростовой коэффициент
СШ2-1	<u>$0,6 \pm 0,01$</u>	<u>$22 \pm 0,2$</u>
	$2,0 \pm 0,01$	$43 \pm 2,8$
СШ2-3	<u>$0,9 \pm 0,20$</u>	<u>$26 \pm 3,5$</u>
	$2,3 \pm 0,02$	$59 \pm 8,8$
СШ2-5	<u>$1,5 \pm 0,03$</u>	<u>$49 \pm 0,3$</u>
	$3,8 \pm 0,03$	$103 \pm 0,8$
СШ3-1	<u>$1,3 \pm 0,01$</u>	<u>$39 \pm 0,2$</u>
	$3,5 \pm 0,15$	$78 \pm 2,8$
СШ3-3	<u>$1,3 \pm 0,01$</u>	<u>$34 \pm 0,2$</u>
	$3,3 \pm 0,27$	$49 \pm 3,2$
СШ3-7	<u>$0,4 \pm 0,08$</u>	<u>$18 \pm 1,4$</u>
	$2,0 \pm 0,37$	$34 \pm 4,4$
СШ4-3	<u>$1,0 \pm 0,15$</u>	<u>$32 \pm 1,5$</u>
	$3,5 \pm 1,27$	$53 \pm 10,1$
СШ4-5	<u>$0,9 \pm 0,28$</u>	<u>$25 \pm 5,0$</u>
	$2,4 \pm 0,00$	$37 \pm 0,0$
СШ4-6	<u>$1,1 \pm 0,08$</u>	<u>$30 \pm 1,4$</u>
	$3,6 \pm 0,03$	$55 \pm 1,7$

П р и м е ч а н и е. В числителе показатели при температуре $10\text{ }^{\circ}\text{C}$; в знаменателе – при $25\text{ }^{\circ}\text{C}$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Причиной, обусловившей выход популяции сибирского шелкопряда из депрессивного состояния во время текущей вспышки, оказалась недостаточная влагообеспеченность мая 2011 г. и особенно сильная засуха июня – июля 2012 г. на фоне повышенных среднемесечных температур (рис. 5). Гидротермический режим весенне-летнего периода в эти годы (рис. 6) способствовал раннему выходу гусениц с мест зимовки, их интенсивному развитию в июне, дружному и раннему лету бабочек, в результате чего популяция вредителя в 2013 г. вступила в продромальную фазу развития, которая закончилась осенью 2015 г. Наличие при учетах, проведенных в августе 2016 г., подавляющего большинства гусениц средних возрастов и ежегодный, массовый лет бабочек в текущем году, позволяют сделать вывод, что большая часть популяции сибирского шелкопряда перешла на развитие по однолетней генерации.

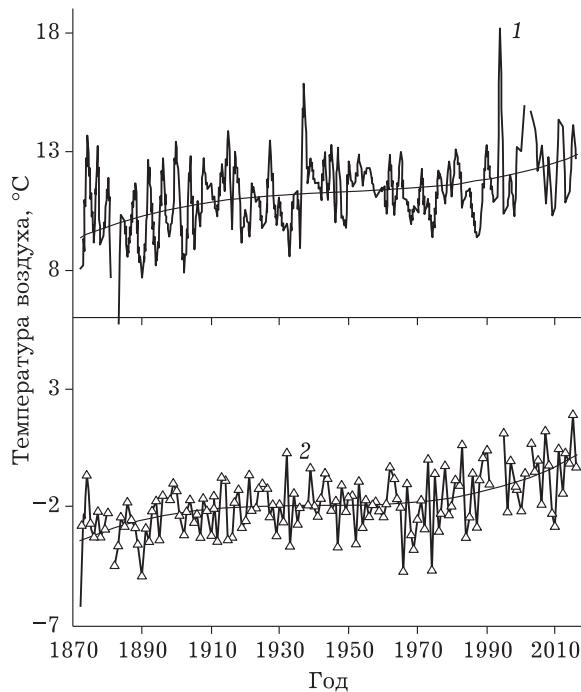


Рис. 5. Средняя температура приземного слоя воздуха, метеостанция г. Енисейск: 1 – май – июнь; 2 – год

Многолетний вегетационный индекс SWVI, полученный по космическим снимкам Landsat за период 2009–2016 гг., подтверждает наличие засушливого периода 2011–2012 гг. (рис. 7). Для снижения влияния сезонной изменчивости средние значения по годам получены по результатам анализа трех – четырех космических снимков, выполненных с равной периодичностью.

Основными факторами модификации численности сибирского шелкопряда являются погодные условия вегетационного периода со среднесуточными температурами воздуха выше $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$, но наиболее точно границу его очагового распространения характеризует температурный критерий – средняя многолетняя температура августа $+13,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Кондаков, 2002].

Наложение многолетних данных по температуре августа на карту древесной растительности (<http://www.agroatlas.ru/>) позволяет предположить сценарий дальнейшего распространения массового размножения сибирского шелкопряда на восток и, в большей степени, на север (рис. 8). При этом даже если текущую вспышку удастся остановить

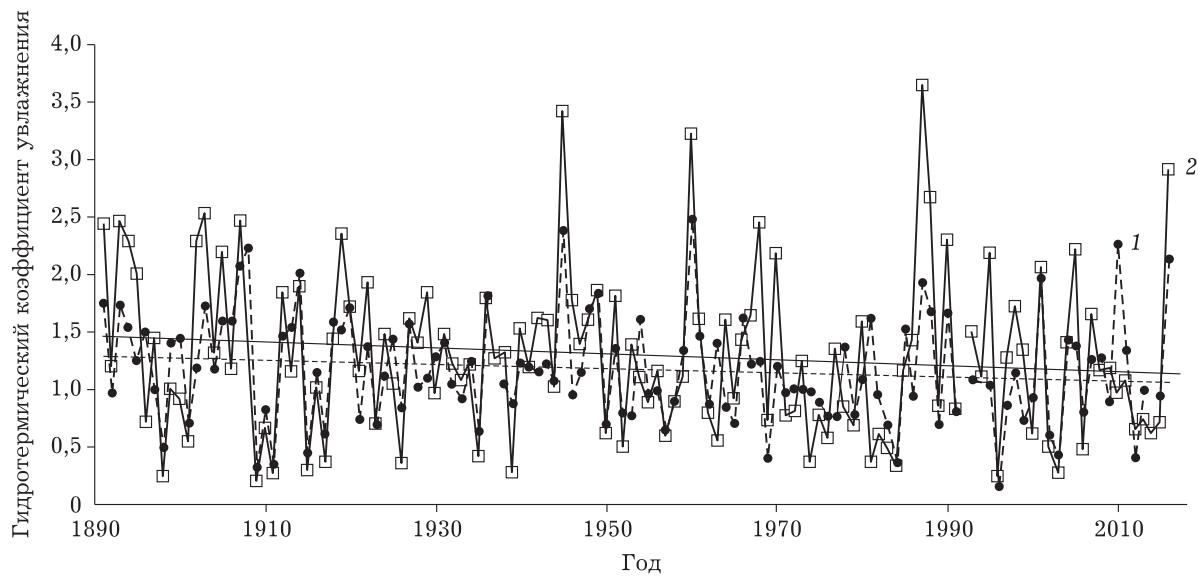


Рис. 6. Гидротермический коэффициент увлажнения Селянинова, Енисейск: 1 – июнь – июль; 2 – июнь

благодаря авиахимической обработке и (или) естественным факторам ограничения численности, в будущем вероятность возникновения новой массовой вспышки в условиях приемлемого кормового ресурса является чрезвычайно высокой. Площадь темнохвойных древостоев, пригодных по структуре, климатическим и лесорастительным условиям для распространения вредителя, находящихся в непосредственной близости от действующих очагов, составляет более 2,7 млн га.

Различные породы деревьев оказались заселены гусеницами шелкопряда неравномерно. Наибольшая численность отмечена на пихте. В результате проведенного дисперсионного анализа установлено существенное влияние древесной породы на смертность гусениц в результате болезней ($p < 0,05$): наибольшее число погибших насекомых выяв-

лено на сосне сибирской. Развитие вспышки проходит по обычному сценарию и установленным ранее закономерностям [Рожков, 1965; Кондаков, 1987] с некоторыми отличиями, определяемыми погодными аномалиями. При этом одной из ее исключительных особенностей является низкая пораженность гусениц сибирского шелкопряда болезнями и паразитами.

Стремительное распространение вредителя в северном и восточном направлениях при низкой плотности популяции его естественных паразитов и возбудителей болезней, создает высокую опасность катастрофического для темнохвойных лесов массового размножения насекомого. Перспективным направлением сдерживания численности *D. sibiricus* может стать применение биологических средств защиты на основе их естественных патогенов, являющихся аборигенными видами биоценоза, включая энтомопатогенные грибы *B. bassiana*. Их биоконтрольный потенциал определяется высокой скоростью роста и специфичностью, длительным сохранением вирулентности в природных условиях и технологичностью, что открывает возможность создания новых форм биопрепаратов для предventивной обработки лесов.

Эффективность биологических инсектицидов обусловлена, прежде всего, вирулентностью штаммов, входящих в их основу. Иссле-

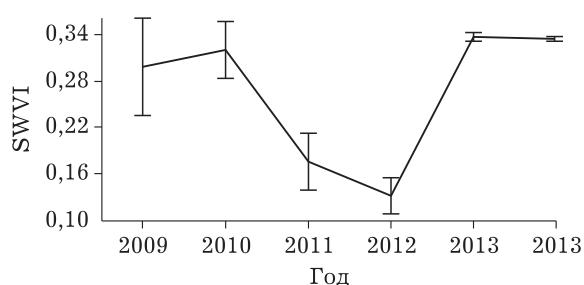


Рис. 7. Динамика коротковолнового вегетационного индекса SWVI за июнь – август

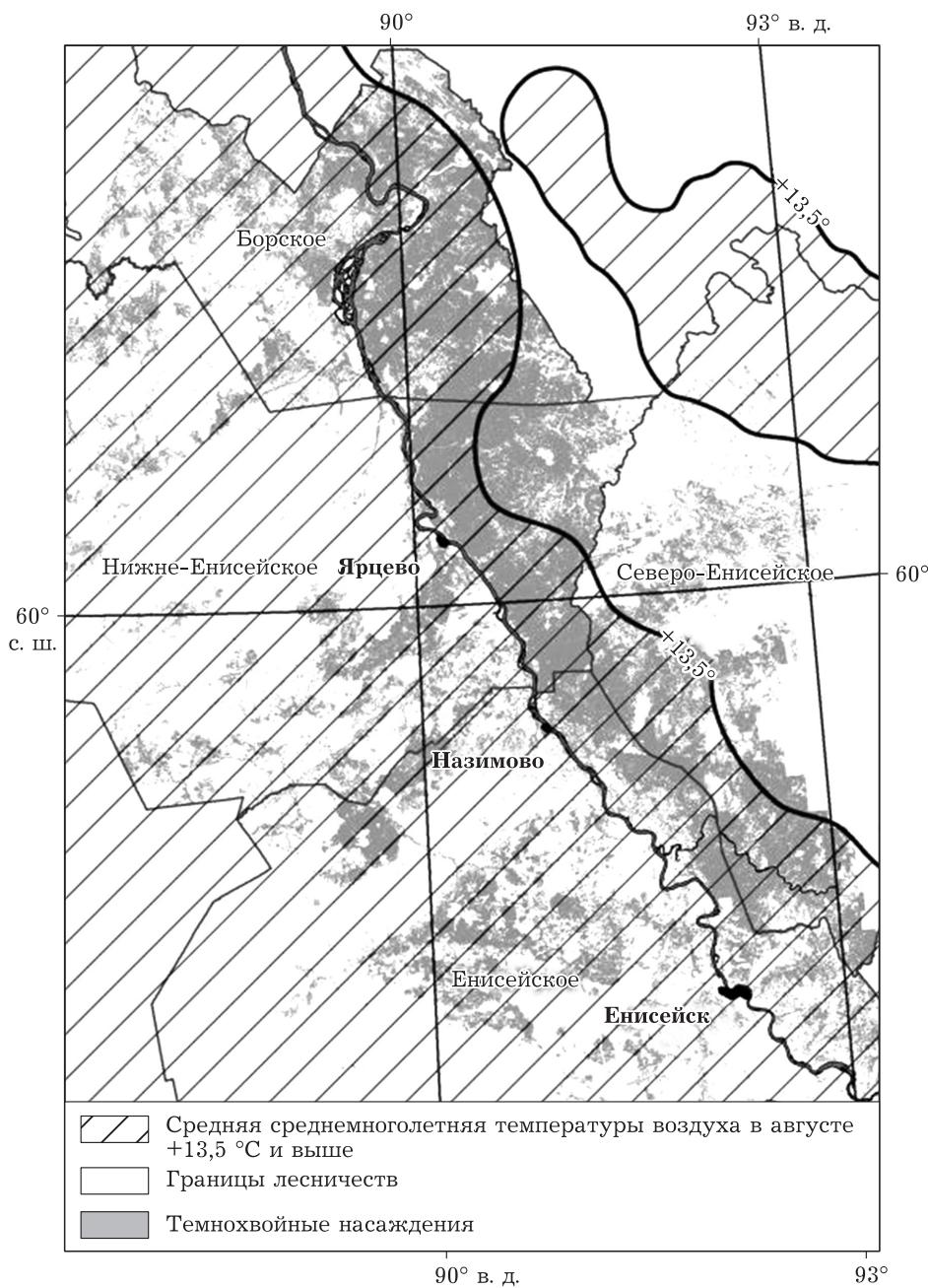


Рис. 8. Благоприятная по кормовым породам потенциальная зона распространения сибирского шелкопряда на части территории Красноярского края

дованиями многочисленных авторов выявлена различная энтомопатогенность *B. bassiana* в отношении тест-насекомых. Г. П. Половинко с соавт. [2010] указывают на высокую вирулентность западносибирских изолятов в отношении гусениц большой воцинной огневки, боярышницы, черемуховой моли, колорадского жука и итальянского пруса – гибель насекомых наступала в течение 3–8 сут.

Менее чувствительными оказались гусеницы непарного шелкопряда и сибирского коконоядца – гибель зафиксирована на 13–18-е и 18–22-е сутки соответственно.

Исследованиями Н. Л. Севницкой [2016] выявлена максимальная энтомоцидная активность инсектицидов на основе *B. bassiana* в отношении жуков короеда типографа на 6–14 сутки. И. А. Керчев с соавт. [2016] установил

Таблица 4

Смертность гусениц *Dendrolimus sibiricus* после инфицирования енисейскими штаммами *Beauveria bassiana*, %

Штамм	Длительность, сут					Размер гусениц, мм	Реизоляция, %
	4	8	12	16	20		
СШ 2-3	23	46	54	62	71	18,4	82
СШ 2-5	32	69	97	100	100	22,2	94
	7	11	16	25	43		
СШ 3-1	29	64	85	98	100	18,2	90
	4	7	10	16	34		
СШ 3-3	15	23	39	46	51	16,7	78
СШ 4-3	29	57	71	79	83	19,7	83
СШ 4-6	30	63	79	97	100	18,8	92
	4	9	16	20	36		
Контроль	6	9	13	15	18	16,9	0
	0	1	3	5	7		

П р и м е ч а н и е. В числителе смертность гусениц при 22 °C, в знаменателе – при 14 °C.

вили биологическую эффективность *B. bassiana* в отношении имаго *Polygraphus proximitas*: начало массовой гибели насекомых от микоза наступало в период с 8-х по 30-е сутки, 100%-я смертность – не ранее чем через 18 сут после инокуляции.

Проведенное тестирование енисейских изолятов *B. bassiana* на энтомопатогенную активность в отношении гусениц *D. sibiricus* показало, что при температуре 22 °C инкубационный период у наиболее активных штаммов на хвое *Pinus sibirica* составил 3–5 сут. Развитие микоза инфицированных насекомых сопровождалось ограничением двигательной активности уже на 4-е сутки эксперимента: смертность особей варьировала в пределах 15–32 %, что в 2,5–5,3 раза превышает контрольный показатель. Начало массовой гибели насекомых регистрировалось в период с 8-х по 12-е сутки в зависимости от культуры (табл. 4).

Высоковирулентные штаммы энтомопатогенных грибов, которые в перспективе могут стать основой биоинсектицида, должны обладать широким температурным оптимумом и, что особенно важно, высокой скоростью роста при пониженных температурах (8–10 °C), обеспечивающей высокую эффективность биопрепарата в климатических условиях Сибири.

Только один енисейский штамм (СШ2-5) из трех групп изолятов *B. bassiana*, выделенных из различных районов Енисейского лесничества, обладает высокими ростовыми параметрами в температурном диапазоне 10–25 °C (см. табл. 3) и закономерно характеризуется максимальной вирулентностью. На 12-е сут. эксперимента смертность гусениц составила 97 %, на 16-е – 100 %. У штаммов СШ3-1 и СШ4-6 аналогичные показатели зафиксированы на 16–20-е сутки. У остальных исследуемых культур максимальная смертность гусениц отмечена на 20-е сутки – 51–83 %. Гибель в контрольном варианте (насекомые без обработки грибами) в результате микоза не зафиксирована, и не превышала 18 % на момент завершения эксперимента. Повторная изоляция исходных штаммов в опытных вариантах варьировала в пределах 78–94 %, что подтверждает гибель насекомых от применяемых энтомопатогенных грибов и их высокую эффективность.

Однако вирулентность грибов в условиях *in vivo* во многом зависит от условий окружающей среды. Лимитирующие факторы, включая влажность, температуру, растительные фитонциды, могут существенно снижать энтомопатогенную активность микроорганизмов, что должно предопределить стратегию лабораторных исследований при скрининге

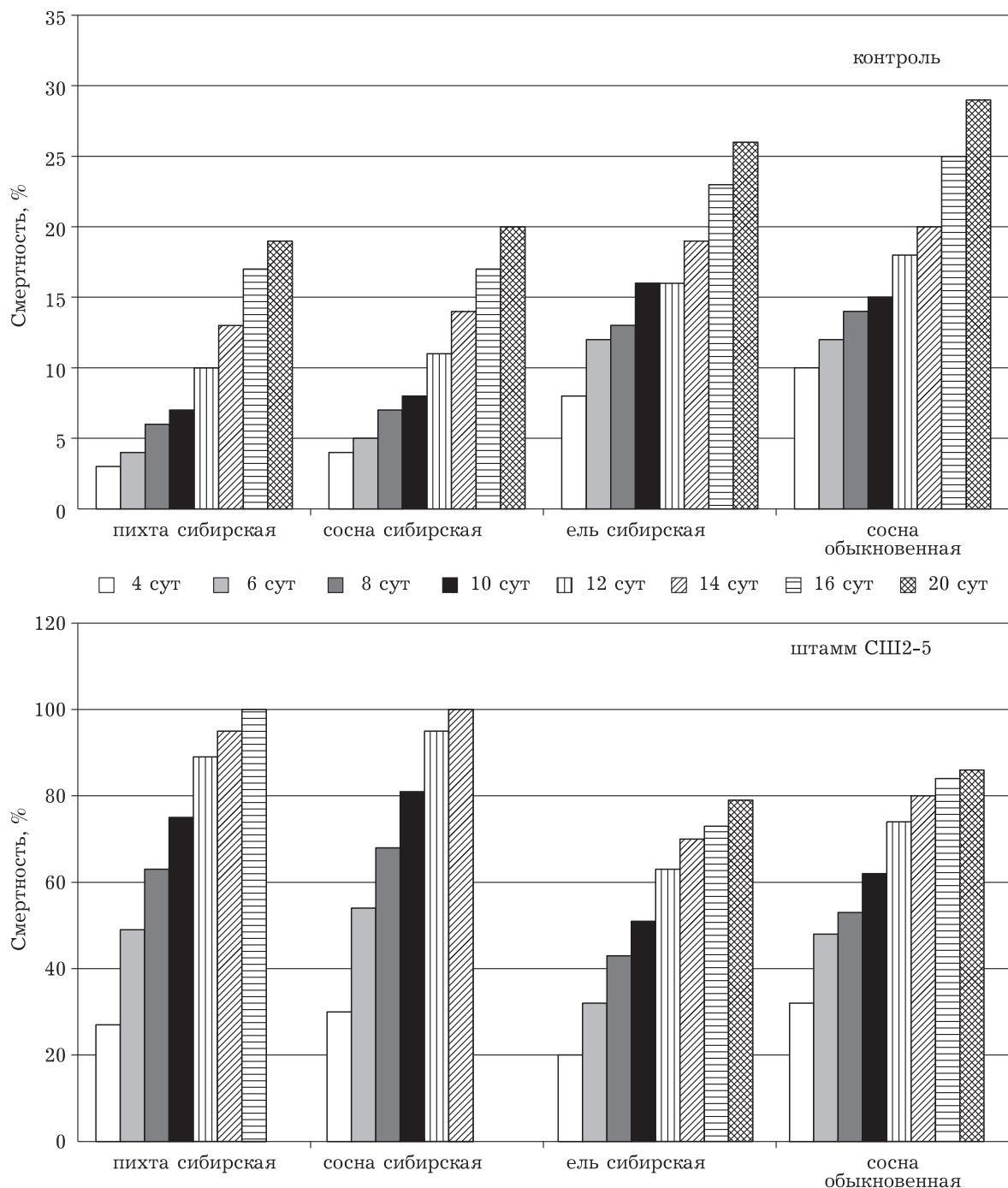


Рис. 9. Смертность гусениц *Dendrolimus sibiricus*, инфицированных штаммом СШ2-5 *Beauveria bassiana*, при различном типе питания

наиболее перспективных биоконтрольных штаммов.

Исследованиями некоторых авторов показано, что температурные границы роста *B. bassiana* находятся в диапазоне 5–37 °C с максимальной вирулентностью при 20–28 °C [Far-gues et al., 1997; Kryukov et al., 2012]. Полу-

ченные нами данные также свидетельствуют, что снижение температуры до 12–14 °C существенно увеличивает инкубационный период и замедляет развитие микоза. Под действием наиболее вирулентных и быстрорастущих изолятов смертность в период с 4-х по 12-е сутки не превысила 16 %, что в 4,9–

8,5 раза меньше смертности за аналогичный период при температуре 22 °C. На 20-е сутки эксперимента смертность гусениц варьировала в пределах 34–43 %, что значительно уступало эффективности действия при более высокой температуре, но превышало контрольное значение в среднем в 5,4 раза, что сопоставимо с результатами, полученными при оптимальной для гриба температуре.

Кормовой базой сибирского шелкопряда обычно служат различные виды деревьев семейства Pinaceae, прежде всего лиственница, а также хвоя различных видов сосен (включая *Pinus sibirica* и *P. koraiensis*), пихт и реже елей [Юдина и др., 2016]. Видовая принадлежность кормовых растений значительно оказывается на показателях питания и роста гусениц насекомого. Значение таких показателей, как коэффициент усвоения корма (КУ), эффективность использования потребленного корма (ЭИП), убывают в ряду кормовых растений: лиственница – пихта – кедр – ель – сосна независимо от расы вредителя, а относительная скорость потребления корма (ОСП), продолжительность развития и уровень смертности гусениц – увеличиваются [Кириченко, 2002]. О неблагоприятном влиянии хвои ели и сосны для развития гусениц сибирского шелкопряда свидетельствуют низкие показатели КУ, ЭИП и ЭИУ (эффективность использования усвоенного корма) при высокой относительной скорости потребления корма [Кириченко, Баранчиков, 2007]. Хвоя этих пород обладает незначительной пищевой ценностью для гусениц вредителя; на ней уже в I возрасте наблюдается их высокая смертность [Кириченко, 2002].

Этот факт подтверждается серией проведенных нами экспериментов по исследованию вирулентности штамма СШ2-5 *B. bassiana* в отношении гусениц сибирского шелкопряда, питающихся хвоей различных пород хвойных (*A. sibirica*, *P. abies*, *P. sibirica* и *P. sylvestris*).

В контролльном варианте без обработки естественная смертность гусениц в течение 20 сут оказалась выше на хвое ели и сосны обыкновенной и составила 26 и 29 % соответственно (рис. 9). Однако несмотря на существующие кормовые предпочтения, в опытных вариантах максимальная энтомопа-

тогенная активность штамма СШ2-5 отмечена на хвое сосны сибирской: 100%-я смертность зарегистрирована на 14-е сутки эксперимента; массовая гибель – в период с 6-х по 12-е сутки. На хвое пихты 100%-я смертность зафиксирована на 16-е сутки; на хвое ели и сосны обыкновенной максимум гибели насекомых установлен только на 20-е сутки – 79 и 86 % соответственно.

Снижение вирулентности биоконтрольного штамма, по нашему мнению, связано с различной степенью его чувствительности к растительным фитонцидам. Это предположение отчасти подтверждается более низкой скоростью роста гриба при твердофазном культивировании на хвое *P. abies*, *P. sylvestris* и *A. sibirica* в условиях *in vitro*: средняя радиальная скорость роста варьировала в пределах 0,8–1,3 мм/сут, что в 1,2–1,5 раза меньше, чем на хвое *P. sibirica*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исклучительной особенностью текущей вспышки массового размножения *Dendrolimus sibiricus* является низкая пораженность гусениц болезнями и паразитами. Благоприятные погодные условия и отсутствие достаточного количества агентов биологического контроля способствуют стремительному распространению сибирского шелкопряда в северном и восточном направлениях. Это создает высокую опасность катастрофического для темнохвойных лесов массового размножения вредителя, так как площадь древостоев, пригодных по структуре, климатическим и лесорастительным условиям для распространения вредителя, находящихся в непосредственной близости от действующих очагов, составляет более 2,7 млн га.

Выделенные в очагах массовой гибели *D. sibiricus* культуры его природного энтомопатогена *B. bassiana* обладают высокой вирулентностью в условиях *in vitro* при различных температурах. Быстрое развитие микоза ограничивает двигательную активность инфицированных насекомых с последующей гибелью до 100 % особей в течение 16 сут на фоне реизоляции гриба в пределах 78–94 %. Отобран наиболее вирулентный штамм

СШ2-5, обладающий максимальными ростовыми параметрами в температурном диапазоне 10–25 °C, что позволяет рассматривать его как перспективный биоконтрольный агент для создания биопрепарата, адаптированного к условиям Сибири.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности в рамках научного проекта № 16-44-242145 р_офи_м.

ЛИТЕРАТУРА

- Бухало А. С. Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре. Киев: Наук. думка, 1988. 144 с.
- Гниненко Г. И. Вспышки массового размножения лесных насекомых в Сибири и на Дальнем Востоке в последней четверти XX в. // Лесохозяйственная информация. 2003. № 1. С. 46–57.
- Гродницкий Д. Л. Сибирский шелкопряд и судьба сибирской тайги // Природа. 2004. № 1. С. 49–56.
- Керчев И. А., Крюков В. Ю., Ярославцева О. Н., Половинко Г. П., Токарев Ю. С., Глупов В. В. Первые сведения о грибных патогенах (Ascomycota, Hypocreales) в инвазийных популяциях уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. // Рос. журн. биол. инвазий. 2016. № 4. С. 41–50.
- Кириченко Н. И. Экспериментальное изучение закономерностей питания и роста гусениц сибирского шелкопряда: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2002. 18 с.
- Кириченко Н. И., Баранчиков Ю. Н. Пригодность хвои кормовых растений для питания и роста гусениц двух популяций сибирского шелкопряда // Экология. 2007. № 3. С. 216–221.
- Кондаков Ю. П. Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск, 2002. Вып. 2. С. 25–74.
- Кондаков Ю. П. Фитоценотические особенности массового размножения хвое- и листогрызущих насекомых в лесах Сибири // Экологические оценки межтообитания лесных животных. Новосибирск: Наука, 1987. С. 29–40.
- Методы экспериментальной микологии / под ред. В. И. Билья. Киев: Наук. думка, 1982. 550 с.
- Пальникова Е. Н., Метелева М. К., Суховольский В. Г. Влияние модифицирующих факторов на динамику численности лесных насекомых и развитие вспышек массового размножения // Лесоведение. 2006. № 5. С. 29–35.
- Половинко Г. П., Ярославцева О. Н., Тешебаева З. А., Крюков В. Ю. Доминирующие виды энтомофильных анаморфных аскомицетов Западной Сибири, Приморья и Киргизии // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 709–716.
- Рожков А. С. Сибирский шелкопряд: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 1965. 48 с.
- Севницкая Н. Л. Продуктивность и вирулентность энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. при культивировании на разных питательных средах // Тр. БГТУ. 2016. № 1. С. 177–181.
- Чернова Н. И., Былова А. М. Общая экология. М.: Дрофа, 2004. 416 с.
- Штерншис М. В. Тенденции развития биотехнологии микробных средств защиты растений в России // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2012. № 2 (18). С. 92–100.
- Юдина М. М., Дубатолов В. В., Быков Р. А., Илинский Ю. Ю. Симбиотическая бактерия *Wolbachia* в популяциях вредителя хвойных лесов *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetverikov, 1908 (Lepidoptera: Lasiocampidae) // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2016. Т. 20 (6). С. 899–903. DOI 10.18699/VJ16.208.
- Юрченко Г. И. Сибирский и белополосый шелкопряды на Дальнем Востоке. Хабаровск: Изд-во ФГУ Дальневост. науч.-исслед. ин-т лесн. хоз-ва, 2007. 57 с.
- Юрченко Г. И., Турова Г. И. Паразиты сибирского и белополосого шелкопрядов на Дальнем Востоке России // Энтомол. исследования в Сибири. 2002. № 2. С. 75–86.
- Barbarin A. M., Jenkins N. E., Rajotte E. G., Thomas M. B. A preliminary evaluation of the potential of *Beauveria bassiana* for bed bug control // J. Invertebrate Pathol. 2012. Vol. 111. P. 82–85.
- Castrillo L. A., Griggs M. H., Ranger C. M., Reding M. E., Vandenberg J. D. Virulence of commercial strains of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium brunneum* (Ascomycota: Hypocreales) against adult *Xylosandrus germanus* (Coleoptera: Curculionidae) and impact on brood // Biol. Control. 2011. Vol. 58. P. 121–126.
- Doberski J. W. Comparative laboratory studies on three fungal pathogens of the elm bark beetle *Scolytus scolytus*: Effect of temperature and humidity on infection by *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae* and *Paecilomyces farinosus* // J. Invertebrate Pathol. 1981. Vol. 37, N 2. P. 195–200.
- Draganova S., Takov D., Doychev D. Bioassays with isolates of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. and *Paecilomyces farinosus* (Holm.) Brown & Smith against *Ips sexdentatus* Boerner and *Ips acuminatus* Gyll. (Coleoptera: Scolytidae) // Plant Sci. 2007. Vol. 44. P. 24–28.
- Fargues J., Goettel M. S., Smits N., Ouedraogo A., Rougier M. Effect of temperature on vegetative growth of *Beauveria bassiana* isolates from different origins // Mycologia. 1997. Vol. 89, N 3. P. 383–392.
- Huafeng L. F., Meizhen L. Z., Cui H. Pathogenic effect of *Beauveria bassiana* infected on *Dendrolimus punctatus* under different temperature and humidity // Chin. Journ. Appl. Ecol. 1998. Vol. 9. P. 195–200.
- Kharuk V. I., Ranson K. J., Fedotova E. V. Spatial pattern of Siberian silkworm outbreak and taiga mortality // Scandinav. Journ. Forest Res. 2007. Vol. 22, N 6. P. 531–536.
- Kryukov V. Yu., Yaroslavtseva O. N., Elisaphenko E. A., Mitkovets P. V., Lednev G. R., Duisembekov B. A., Zakian S. M., Glupov V. V. Change in the temperature preferences of *Beauveria bassiana* sensu lato isolates in the latitude gradient of Siberia and Kazakhstan // Microbiology. 2012. Vol. 81, N 4. P. 453–459.

Steinwender B., Krenn H., Wegensteiner R. Different effects of the insect pathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Deuteromycota) on the bark beetle *Ips sex-*

dentatus (Coleoptera: Curculionidae) and on its predator *Thanasimus formicarius* (Coleoptera: Cleridae) // J. Plant Disease Protection. 2010. Vol. 117. P. 33–38.

New Outbreak of *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. in Siberia (2012–2017): Monitoring, Modeling and Biological Control

I. N. PAVLOV¹, Y. A. LITOVKA^{1,2}, D. V. GOLUBEV^{1,3}, S. A. ASTAPENKO^{1,3}, P. V. CHROMOGIN²

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
E-mail: forester24@mail.ru

² Reshetnev Siberian State University of Science and Technology
660049, Krasnoyarsk, Mir ave., 82

³ Federal Forestry Agency “Russian center of forest health”
Branch “Centre of forest health of Krasnoyarsk Krai”
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50A, block 2

The territory of the new mass breeding of *Dendrolimus sibiricus* is the northernmost of the previously known in Siberia. The increase in pest numbers began in 2011–2012, 14 years after the previous mass outbreak. As a result, the area of damage to dark coniferous forests exceeded 1.4 million hectares. The reasons for the emergence of the pest population from a depressive state were insufficient moisture availability in May 2011, a severe drought in June–July 2012, and an increased average monthly temperature. A significant decrease in the vegetation index of SWVI in 2011–2012 was established. The hydrothermal regime of the spring-summer period in these years promoted the transition of the majority of the pest population to development over a one-year generation. An exceptional feature of the current outbreak is the low damage to *D. sibiricus* caterpillars by diseases and parasites. Favorable weather conditions and small number of natural entomopathogens contribute to the rapid spread of the pest in the northern and eastern directions. This creates a high risk of mass reproduction of *D. sibiricus* in dark coniferous forests, since the area of nearby dark coniferous stands that are suitable for the structure, climatic and forest-growing conditions for pest distribution is more than 2.7 million hectares.

Pure cultures of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* were isolated from dead caterpillars of *D. sibiricus*. Multistage screening made it possible to select a promising strain for the creation of a long-acting bioinsecticide for preventive treatment of forests. The main selection criteria are: high virulence; high entomopathogenic activity at low temperatures (7–10 °C) and ability to solid-phase fermentation of plant waste.

Key words: *Beauveria bassiana*, *Dendrolimus sibiricus*, bioinsecticide, mass reproduction, screening, virulence.