

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 595.787 – 152.6 : 001.5

**О БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ ВСПЫШЕК МАССОВОГО
РАЗМНОЖЕНИЯ ГРЫЗУЩИХ ФИЛЛОФАГОВ (НА ПРИМЕРЕ
НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА *LYMANTRIA DISPAR* (L.)
(LEPIDOPTERA, LYMANTRIIDAE))**

**Сергей Алексеевич Максимов¹, Валерий Николаевич Марущак², Георгий
Васильевич Андреев³**

¹⁻³ Ботанический сад Уральского отделения РАН

Автор, ответственный за переписку: Валерий Николаевич Марущак,
valn-ma@yandex.ru

Аннотация. В 1995–2018 гг. в березовых насаждениях на юге Свердловской обл. ежегодно составлялись таблицы выживания непарного шелкопряда. Для получения таблиц выживания непарного шелкопряда использовались два метода. На основании анализа таблиц выживания филлофага сделан вывод, что численность вредителя как в неочаговых, так и в очаговых насаждениях полностью определяется взаимодействием популяции филлофага с популяцией кормового растения. Следовательно, теория, описывающая динамику численности филлофага, может быть только монофакториальной. Полученные в ходе работы данные свидетельствуют о том, что вспышки массового размножения непарного шелкопряда (и всех других изученных филлофагов Евразии) имеют коэволюционную природу.

Ключевые слова: грызущие филлофаги, вспышки массового размножения, дискуссия о биологической природе вспышек численности, трофическая и биогеоценологическая теории динамики численности, береза, непарный шелкопряд, таблицы выживания непарного шелкопряда, анализ таблиц выживания, монофакториальный характер динамики численности вредителя, коэволюционная природа вспышек массового размножения грызущих филлофагов

Финансирование. Работа выполнена в рамках госзадания Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук».

Для цитирования: Максимов С.А., Марущак В.Н., Андреев Г.В. О биологической природе вспышек массового размножения грызущих филлофагов (на примере непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera, Lymantriidae)) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2022. Т. 127. Вып. 5. С. 21–33.

ORIGINAL ARTICLE

**ON THE BIOLOGICAL NATURE OF OUTBREAKS
OF PHYTOPHAGOUS INSECTS (ON EXAMPLE OF GYPSY
MOTH *LYMANTRIA DISPAR* (L.) (LEPIDOPTERA,
LYMANTRIIDAE))**

Sergey A. Maximov¹, Valery N. Marushchak², Georgy V. Andreev³

¹⁻³ Federal state budget institution of science Botanical garden of Ural Branch of RAS

Corresponding author: Valery N. Marushchak, valn-ma@yandex.ru

Abstract. In 1995–2018 in birch stands in the south of Sverdlovsk region life tables of the gypsy moth were constructed every year. For construction of gypsy moth life

tables 2 methods were used. On a basis of analysis of life tables conclusion is drawn that population density of the pest is determined completely by interaction between population of insect and population of host plant. Consequently theory of population dynamics of gypsy moth can be only a monofactorial one. Data obtained in the course of investigation show that gypsy moth outbreaks (and the other species of phytophagous insects of Eurasia) have coevolutionary nature.

Keywords: phytophagous insects, outbreaks, discussion about biological nature of outbreaks, trophic and biogeocenotic concepts, birch, gypsy moth, life tables of gypsy moth, analysis of gypsy moth life tables, monofactorial character of population dynamics of gypsy moth, coevolutionary nature of outbreaks of phytophagous insects

Financial Support. This study was carried out within the framework of Botanical Garden of Ural Branch of RAS by the support of Fundamental Research Programme.

For citation: Maximov S.A., Marushchak V.N., Andreev G.V. On the Biological Nature of Outbreaks of Phytophagous Insects (on Example of Gypsy Moth *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera, Lymantriidae)) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2022. T. 127. Vyp. 5. S. 21–33.

Хвое- и листогрызущие вредители представляют большую опасность для лесных насаждений. Вспышки массового размножения снижают прирост древесины или приводят к усыханию древостоев (Гамаюнова и др., 1999). По мнению многих зарубежных ученых, причины вспышек массового размножения грызущих филофагов до сих пор остаются загадкой для экологов (Varley et al., 1973; Szujeci, 1987; Elkinton, Liebhold, 1990; Hansson, 2003). В отечественной литературе, посвященной проблемам леса и экологии, на протяжении всего XX в. проходили острые дискуссии между представителями разных научных школ о причинах массовых размножений хвое-листогрызущих насекомых. В конце XX в. выделились два основных конкурирующих между собой направления научной мысли в отношении причин вспышек численности грызущих филофагов: трофическая и биogeоценотическая теории, вскоре принявшие форму синтетической концепции (Викторов, 1971).

Сторонники трофической модели динамики численности считали, что вспышки массового размножения хвое-листогрызущих вредителей возникают в тех насаждениях, где по тем или иным причинам происходит физиологическое ослабление древесных растений. В ослабленных насаждениях повышается выживаемость личинок филофагов, особенно в младших возрастах, что приводит к росту численности вредителей (Гримальский, 1961; Руднев, 1962; Руднев, 1969; Гримальский, 1971; Гримальский, 1974).

Критики трофической теории указывали, что вспышки массового размножения даже в ослабленных насаждениях возникают не всег-

да и, кроме того, трофическая теория не объясняет окончания вспышек (Воронцов, 1978). Сторонники трофической модели вспышек численности не смогли в то время дать удовлетворительные ответы на поставленные их оппонентами вопросы, и это подорвало доверие исследователей к трофической концепции в целом.

Согласно биogeоценотической концепции, вспышки массового размножения лесных насекомых возникают в результате действия на популяции вредителей целого комплекса как абиотических, так и биотических факторов. Взаимодействием этих факторов обусловлено временное повышение численности филофагов, что и является вспышкой массового размножения (Викторов, 1971; Исаев, Хлебопрос, 1974; Рафес, 1978; Недорезов, 1986; Исаев и др., 2001; Szujeci, 1987). По мнению большинства ученых, биogeоценотическая (синтетическая) концепция динамики популяций грызущих филофагов наиболее перспективна для дальнейшего развития (Воронцов, 1978; Рафес, 1978; Elkinton, Liebhold, 1990; Мозолевская и др., 2011; Szujeci, 1987).

В студенческие годы немалое смущение у нас вызывало то, что во время дискуссии о ведущих факторах динамики популяций лесных насекомых споры между отечественными учеными носили в значительной мере схоластический характер, в то время как единственным критерием истинности или ложности естественнонаучной теории является эксперимент, как бы ни казались убедительными философские аргументы (Максимов, Марушак, 2014). На наш взгляд, дискуссия о биологической природе вспышек

массового размножения грызущих филлофагов в отечественной науке осталась незавершенной. Так, мнение о биогеоэкологической (синтетической) концепции как о единственно возможной основе, на которой можно дальше развивать теорию динамики численности лесных насекомых, сложилось, по существу, в результате голосования ведущих ученых. Однако голосование не является научным критерием (Максимов, Марущак, 2013). Следует отметить, что в рамках синтетической теории была предпринята попытка экспериментально доказать правильность рассматриваемой концепции (Недорезов, 1986). К результатам этого эксперимента мы вернемся позднее.

В начале самостоятельной работы по защите растений мы столкнулись с необходимостью не только знать те факторы, под влиянием которых возник данный конкретный очаг массового размножения, но и в целом понимать биологическую природу вспышек массового размножения грызущих филлофагов. Причем вторая задача имеет не меньшее (а возможно, и большее) практическое значение, чем первая (Максимов, Марущак, 2011). Для того, чтобы выяснить, каковы причины роста численности вредителей в очагах массового размножения, мы в 1995–2018 гг. ежегодно составляли таблицы выживания непарного шелкопряда в березовых насаждениях на юге Свердловской обл. В настоящей статье рассматриваются результаты проведенных нами наблюдений и экспериментов.

Материалы и методика работы

Работа проводилась в 1995–2018 гг. на юге Свердловской обл. в Сысертском, Белоярском и Каменск-Уральском районах. Березовые насаждения этих районов состоят почти исключительно из березы бородавчатой (Максимов, Марущак, 2013). Цель работы заключалась в том, чтобы получить данные, позволяющие сделать обоснованное заключение о главных факторах, которые управляют динамикой численности непарного шелкопряда. Непарный шелкопряд был выбран в качестве модельного объекта потому, что яйцекладки этого филлофага легко собирать, хранить, переносить и проводить с ними различные манипуляции.

Построение таблиц выживания и их анализ – краеугольный камень методики исследований динамики численности животных, в том числе растительноядных насекомых (Воронцов, 1978; Пианка, 1980; Varley et al.,

1973; Szujewski, 1987; Cornell, Hawkins, 1995; Dent, Walton, 1997).

В настоящей работе таблицы выживания непарного шелкопряда получены с помощью двух методов. По первому методу мы ежегодно заселяли специально подобранные модельные деревья яйцекладками непарного шелкопряда (по три кладки на дерево). Использовали такие насаждения, где часто возникают очаги массового размножения филлофага, и такие, в которых никогда не наблюдалось повышения численности вредителя. Всего было использовано около 10 модельных деревьев. После подъема гусениц в крону в каждом возрасте на модельных деревьях проводился учет непарного шелкопряда. На стволах модельных деревьев учитывались все встреченные гусеницы. При учетах в кронах осматривали часть кроны и полученные результаты экстраполировали на всю крону модельного дерева. Этот метод основан на том, что после подъема в крону гусеницы непарного шелкопряда до конца развития остаются на том дереве, на котором они приступили к питанию в 1-м возрасте, если их число не превышает 1000 ос. (Максимов, Марущак, 2013). В качестве насаждений с высокой вероятностью возникновения очагов использовали березовый лес в окрестностях ст. Перебор в 15 км западнее г. Каменск-Уральский. Здесь мы наблюдали за возникновением очагов непарного шелкопряда на разных пробных площадях (всего их было 18) в 1996, 2000, 2004, 2005, 2009, 2012 и 2015 гг. Контролем служил разреженный березовый лес в пойме р. Сысерть около пос. Двуреченск в Сысертском р-не. В пойме р. Сысерть мы за время работы ни разу не наблюдали возникновения сколь угодно интенсивных очагов непарного шелкопряда. Преимущество этого метода построения таблиц выживания заключается в том, что с его помощью можно максимально наглядно продемонстрировать, как возникают очаги массового размножения.

Второй метод, который мы использовали, состоит в ежегодных учетах гусениц непарного шелкопряда каждого возраста на большом числе постоянных пробных площадей. Гусениц непарного шелкопряда можно учитывать на нижней части стволов, начиная с 3-го возраста (Максимов, Марущак, 2015), а в 1–2-м возрастах в качестве дополнения к данному методу в кроне модельных деревьев, расположенных на постоянных пробных площадях. На каждой пробной площади непарный шелкопряд учитывался на

50–100 деревьях. Если располагать достаточно большим числом постоянных пробных площадей (всего их было около 60), то при возникновении очагов массового размножения интенсивность «очагового состояния» на многих деревьях будет различной. Следовательно, можно построить графики выживаемости для каждого возраста гусениц в зависимости от интенсивности очага массового размножения. С помощью таких графиков можно построить таблицы выживания непарного шелкопряда для очагов низкой интенсивности и для межвспышечных насаждений, для которых в рамках этого метода иначе получить данные по выживанию сложно.

Недостатки этого метода заключаются в его большой трудоемкости и недостаточной наглядности результатов. Однако в случае очень высокой выживаемости филлофага данные учетов на постоянных пробных площадях предельно ясно указывают на факторы, управляющие численностью вредителя.

Результаты и их обсуждение

В табл. 1–5 приведены результаты учета непарного шелкопряда на модельных деревьях, расположенных на постоянных пробных площадях (№ 1 в долине р. Сысерть около пос. Двуреченск и № 4 около ст. Перебор), за 2002–2004 гг. и 2008–2009 гг. При прочих равных условиях на этих деревьях (№ 1) выживало приблизительно одинаковое число гусениц непарного шелкопряда 1–2-го возрастов.

Весной 2002 г. численность непарного шелкопряда на постоянной пробной площади № 4 около ст. Перебор составляла 6 кладок на дерево при средней величине кладки 150 яиц. Модельное дерево № 1 на постоянной пробной площади № 4 около ст. Перебор в 2002 г. не заселялось кладками вредителя. Модельное дерево № 1 на постоянной пробной площади № 1 в долине р. Сысерть мы заселяли тремя кладками непарного шелкопряда по 300 яиц в каждой.

Поскольку модельное дерево № 1 в контроле находилось в условиях низкой фоновой численности непарного шелкопряда, все гусеницы, обнаруженные на нем, очевидно, происходили из трех кладок вредителя, которые мы весной 2002 г. поместили на основание ствола этого дерева. Напротив, модельное дерево № 1 на постоянной пробной площади № 4 около ст. Перебор было окружено березами, на каждой из которой было около трех кладок (среднего размера) непарного шелкопряда. Как видно из данных

учета, в опыте гусениц филлофага на модельном дереве № 1 в 2002 г. было в 6–7 раз больше, чем в контроле (табл. 1). Следовательно, около 85% гусениц вредителя в 2002 г. попали на модельное дерево № 1 около ст. Перебор с соседних деревьев.

Поскольку в 2002 г. вегетационный сезон в Свердловской обл. был очень прохладным (с сильными ночными заморозками в конце сентября), почти все яйцекладки непарного шелкопряда погибли, не успев набрать необходимой суммы температур. Поэтому в 2003 г. в опыте и контроле естественный фон вредителя был одинаково низким. Весной 2003 г. мы заселяли модельные деревья яйцекладками, собранными и специально подготовленными для этой цели осенью 2002 г. Несмотря на то, что модельные деревья около ст. Перебор находились в «очаговом состоянии» (очаг вредителя возник здесь в 2000 г.), на них выжило такое же число гусениц 1–2-го возрастов, как на модельных деревьях в контроле (табл. 2). В последующих возрастах в опыте и контроле началась гибель гусениц, так что на стадии куколки на модельных деревьях не было обнаружено вредителя (табл. 2). Как оказалось, у деревьев в очаге непарного шелкопряда в окрестностях ст. Перебор выросли недостающие нитевидные сосущие корни (Максимов, Марущак, 2013).

На следующий год в окрестностях ст. Перебор снова возник очаг массового размножения непарного шелкопряда. Возникновение очага проявилось в том, что гусеницы вредителя перестали гибнуть в старших возрастах, хотя их выживаемость в 1–2-м возрастах была почти одинаковой в опыте и контроле (табл. 3). Очаги массового размножения непарного шелкопряда на Урале возникают в тех насаждениях, где во время быстрого прогревания корнеобитаемого слоя почвы до температуры начала роста нитевидных сосущих корней у кормовых растений одновременно начинается массовое разветвление почек (в этот момент они испытывают водный стресс). В таких условиях начальные фазы развития нового поколения нитевидных сосущих корней ингибируются, в итоге это поколение тонких корней вырастает слабым или даже не вырастает совсем. Поскольку все группы сосущих корней у наших древесных растений живут 4 года (Максимов, Марущак, 2009), у кормовых растений на 4 года возникает дефицит нитевидных корней. Гусеницы филлофага, питающиеся листьями кормовых растений

Т а б л и ц а 1

Выживаемость непарного шелкопряда на модельных деревьях № 1 на постоянной пробной площади № 4 около ст. Перебор и в контрольных насаждениях в окрестностях пос. Двуреченск в 2002 г.

Пункт учета		Пробная площадь в окрестностях ст. Перебор	Березовые насаждения около пос. Двуреченск
Число кладок на модельных деревьях		6	3
Число гусениц на дереве	1-й возраст	–	18 [20]
	2-й возраст	160 (86.) [70]	18 [20]
	3-й возраст	39 (7 дв. + 1 н.) [180]	6 (1 д.) [6]
	4-й возраст	62 (21 дв. + 3 Ар.) [160–1]	0
	5-й возраст	22 (2 дв. [160–200])	0
Число предкуколок и куколок на дереве		25 (19 пог.) [180]	0

П р и м е ч а н и е. Цифры в столбцах таблиц означают число особей непарника, обнаруженных на стволе модельного дерева; цифры в квадратных скобках – приблизительное число особей вредителя в кроне; цифры в круглых скобках: дв. – число гусениц с яйцами или предкуколок и куколок с личинками двукрылых; Ар. – число гусениц, зараженных *Apanteles* sp.; н. – число особей, зараженных другими наездниками; б. – число особей, погибших от болезни; пог. – число погибших особей, когда не удалось разграничить гибель от болезней и паразитоидов.

Т а б л и ц а 2

Выживаемость непарного шелкопряда на модельных деревьях № 1 на постоянной пробной площади № 4 около ст. Перебор и в контрольных насаждениях в окрестностях пос. Двуреченск в 2003 г.

Пункт учета		Пробная площадь в окрестностях ст. Перебор	Березовые насаждения около пос. Двуреченск
Число кладок на модельных деревьях		3	3
Число гусениц на дереве	1-й возраст	19 [30–40]	17 [20]
	2-й возраст	19 [30–40]	21 [20]
	3-й возраст	14 (3 дв.) [20–30]	4 [4]
	4-й возраст	3 [5]	1 [1]
	5-й возраст	0	1 [1]
Число предкуколок и куколок на дереве		0	0

П р и м е ч а н и е. См. табл. 1.

с недостаточным числом нитевидных сосущих корней в дистальных отделах корневой системы, имеют повышенную выживаемость, что является причиной роста численности вредителя в очагах массового размножения (Максимов, Марушак, 2012, 2013); (табл. 1–3). Чем сильнее выражен дефицит нитевидных сосущих корней у кормового растения, тем выше выживаемость

гусениц непарного шелкопряда (табл. 1, 3, 4). Очаг исчезает вследствие массовой гибели гусениц, когда у кормового растения восстанавливается нормальное число сосущих корней (табл. 2, 5).

В 2008 г. численность непарного шелкопряда на стадии яйцекладок снова была приблизительно одинаковой в опыте и контроле. На

Т а б л и ц а 3

Выживаемость непарного шелкопряда на модельных деревьях № 1 на постоянной пробной площади № 4 около ст. Перебор и в контрольных насаждениях в окрестностях пос. Двуреченск в 2004 г.

Пункт учета		Пробная площадь в окрестностях ст. Перебор	Березовые насаждения около пос. Двуреченск
Число кладок на модельных деревьях		3	3
Число гусениц на дереве	1-й возраст	3 [6–8]	2 [3]
	2-й возраст	2 [6–8]	2 [3]
	3-й возраст	2 [6–8]	2 [2]
	4-й возраст	4 (1 дв.) [6]	0
	5-й возраст	6 [4]	0
Число предкуколок и куколок на дереве		6 (2 дв.) [4] 0	0

Примечание. См. табл. 1.

Т а б л и ц а 4

Выживаемость непарного шелкопряда на модельных деревьях № 1 на постоянной пробной площади № 4 около ст. Перебор и в контрольных насаждениях в окрестностях пос. Двуреченск в 2008 г.

Пункт учета		Пробная площадь в окрестностях ст. Перебор	Березовые насаждения около пос. Двуреченск
Число кладок на модельных деревьях		3	3
Число гусениц на дереве	1-й возраст	120 [100]	16 [15]
	2-й возраст	139 [130]	14 [15]
	3-й возраст	–	5 [5]
	4-й возраст	23 (6 дв.) [20]	1 [2]
	5-й возраст	9 (2 дв.) [10]	0
Число предкуколок и куколок на дереве		4 (2 дв.) [6]	0

Примечание. См. табл. 1.

модельном дереве № 1 на постоянной пробной площади № 4 около ст. Перебор оказалось почти в 10 раз больше гусениц вредителя, чем на контрольном модельном дереве (табл. 4). Следовательно, в 2008 г. около 90% гусениц непарного шелкопряда попали на модельное дерево № 1 около ст. Перебор с соседних деревьев. В среднем березы на юге Свердловской обл. получают «по обмену» с других деревьев около 87,5% гусениц вредителя 1-го возраста (среднее между 85 и 90%).

Каждая отдельная вспышка численности любого вида грызущих филофагов Евразии, в том числе непарного шелкопряда, продолжается четыре года (Максимов, Марущак, 2009). Поскольку очаг массового размножения вредителя на учетной площади № 4 возникал последний раз в 2005 г. в период наблюдений с 1995 по 2010 г., он должен был исчезнуть в 2009 г., что и произошло (табл. 5).

Данные результатов учета гусениц непарного шелкопряда в 1–2-м возрастах на модельных

Т а б л и ц а 5

Выживаемость непарного шелкопряда на модельных деревьях № 1 на постоянной пробной площади № 4 около ст. Перебор и в контрольных насаждениях в окрестностях пос. Двуреченск в 2009 г.

Пункт учета		Пробная площадь в окрестностях ст. Перебор	Березовые насаждения около пос. Двуреченск
Число кладок на модельных деревьях		3	3
Число гусениц на дереве	1-й возраст	50 [60]	5 [25]
	2-й возраст	56 [60]	18 [15]
	3-й возраст	29 [30]	6 [6]
	4-й возраст	17 (4 дв. 3 Ар.) [15]	2 [2]
	5-й возраст	3 [6]	0
Число предкуколок и куколок на дереве		0	0

Примечание. См. табл. 1.

деревьях, представленные в табл. 1–5, можно записать в виде системы уравнений, в которых содержится информация о смертности гусениц:

$$ax \times (1 - k) = b$$

$$akx \times (1 - y) = c$$

$$ax \times (1 - y) + akx \times (1 - y) = d,$$

где x – процент гусениц, выживших при первых попытках питания; y – процент гусениц, погибших от случайных причин во время пассивного разлета; k – процент гусениц, разлетевшихся во время подъема в крону; a – число гусениц, вышедших из яиц на модельных деревьях; b – число гусениц 1–2-го возрастов, учтенных на модельном дереве в межвспышечных насаждениях; c – число гусениц на модельном дереве в очаге, полученных «по обмену» с окружающих деревьев; d – общее число гусениц 1–2-го возрастов, учтенных на модельном дереве в очаге. Подставляя в уравнения численные значения k , a , b и d , находим, что y равняется 0 в пределах ошибки учетов.

Этот результат означает, что в березовом лесу почти не происходит гибели гусениц непарного шелкопряда от случайных причин во время их разлета в 1-м возрасте. Все они после выхода из яиц в конечном итоге оказываются на кормовых растениях. А наблюдающееся уменьшение числа гусениц на 70–75% по сравнению с численностью вредителя в фазе яйца связано с гибелью гусениц в 1-м возрасте при первых попытках питания. Так как данный вывод имеет ключевое значение для построения таблиц выживания непарного шелкопряда, мы проверили полученный

результат с помощью другого метода. Для этого мы искусственно заселяли модельные деревья в межвспышечном насаждении тремя кладками вредителя в условиях очень низкой фоновой численности филофага (в 2003 г.). В ходе предварительных исследований было установлено, что свыше 90% гусениц непарного шелкопряда в старших возрастах обнаруживаются на расстоянии до 50 м от того дерева, на котором они вышли из яйцекладки. Оказалось, что на заселенных тремя кладками филофага в 2003 г. модельных деревьях были обнаружены 3 гусеницы непарного шелкопряда, а в окружающем насаждении в радиусе 50 м от них – 23. Следовательно, 88% гусениц вредителя разлетаются во время подъема в крону. Как мы уже отмечали, совпадение результатов наблюдений за разлетом гусениц, полученных с помощью разных методов, свидетельствует о том, что гибели гусениц непарного шелкопряда в березовом лесу от случайных причин не происходит (Максимов, Марущак, 2013).

Здесь необходимо пояснить, что при учетах степени разлета гусениц 1-го возраста непарного шелкопряда по 1-му методу (табл. 1, 4), результаты почти не зависят от процента их случайной гибели во время разлета. В то же время данные, полученные с помощью 2-го метода, сильно зависят от степени случайной гибели гусениц в 1-м возрасте. Например, если бы много гусениц непарного шелкопряда 1-го возраста погибало, не сумев попасть на кормовое растение, то доля гусениц, обнаруженных в окружении модельных

деревьев в межвспышечных насаждениях, была бы существенно меньше, чем 87,5%.

В межвспышечных насаждениях на юге Свердловской обл. средняя величина яйцекладки непарного шелкопряда составляет 300 яиц, численность же вредителя из года в год остается постоянной – 1 кладка на 100 деревьев (Максимов, Марущак, 2013). Судя по приведенным нами данным (табл. 1–5), из 300 гусениц, вышедших из яйцекладки, 220–230 гибнут при первых попытках питания, в дальнейшем гибели гусениц в 1–2-м возрастах не происходит, а остальные гибнут постепенно в 3–6-м возрастах в процессе питания, так что до стадии имаго доживают всего две особи: самец и самка. При образовании очагов массового размножения выживаемость гусениц вредителя почти всегда повышается только в старших возрастах (табл. 1, 3, 4).

Результаты наблюдений за выживаемостью гусениц непарного шелкопряда, полученные с помощью 2-го из использованных в настоящей работе методов, подтверждают сделанные нами выводы. Так, в 2005 г. на юге Свердловской и на севере Челябинской обл. возникли очаги массового размножения непарного шелкопряда. Вместе с этим 2005 г. в этих регионах был годом «пересменки» поколений нитевидных сосущих корней у берез (Максимов, Марущак, 2015). Взяв весной 2005 г. пробы корней на постоянных пробных площадях у дер. Клевакино в Каменск-Уральском р-не, мы вообще не обнаружили сосущих корней у берез и посчитали полученные образцы корней артефактом. Однако наблюдения за динамикой численности вредителя показали, что отсутствие нитевидных сосущих корней у его кормовых растений в 2005 г. было реальностью. Как оказалось, численность филофага в некоторых местах в 2005 г. по сравнению с предыдущими годами возросла в 150 раз (табл. 6).

Поскольку средняя величина кладки непарного шелкопряда в межвспышечных насаждениях на юге Свердловской обл. составляет око-

ло 300 яиц (Максимов, Марущак, 2013), такой рост численности означает, что в 2005 г. все особи вредителя, вышедшие из яиц, дожили до стадии имаго. Следовательно, в межвспышечном насаждении, например на постоянной пробной площади № 3 около дер. Клевакино, в 2003–2004 гг. (табл. 6), до стадии имаго дожило всего лишь 2 ос. (самец и самка). Таким образом, поддержание стабильной численности филофага в межвспышечном насаждении, осуществляется исключительно за счет взаимодействия с кормовым растением. Характерно, что в 2005 г. в тех местах, где происходил очень быстрый рост численности непарного шелкопряда, мы не обнаружили паразитоидов в куколках вредителя.

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что вся динамика численности непарного шелкопряда определяется только одним фактором. И этим фактором является взаимодействие популяции филофага с популяцией кормового растения. По нашему мнению, используя те или иные методы, можно для любого вида грызущих филофагов умеренных климатических зон Евразии построить таблицы выживания и на основании их анализа во всех случаях прийти к выводам, идентичным только что сделанному нами в отношении непарного шелкопряда.

Следовательно, теория динамики численности грызущих филофагов должна быть монофакториальной. Но это будет не трофическая, а коэволюционная теория, поскольку таблицы выживания, такие как у непарного шелкопряда (табл. 1–6), могли возникнуть только в результате сотен тысяч и миллионов лет совместной эволюции филофага и растения-хозяина.

Данный вывод не является чем-то оригинальным и новым для науки. В зарубежной экологической литературе любые аспекты взаимодействия филофагов и растений от межвидового до экосистемного и биосферного уровня рассматриваются в рамках коэволюционной парадигмы (Jolivet, 1998; Fornoni, Nuñez-Farfan, 2000;

Т а б л и ц а 6

Численность непарного шелкопряда на постоянной пробной площади № 3 около дер. Клевакино в 2003–2006 гг.

Год учета	2003	2004	2005	2006
Численность вредителя (Число кладок на 100 деревьев)	1	0	160	25

Agrawal, Van Zandt, 2003; Brody et al., 2010; Salazar, Marguis, 2012; Rasman et al., 2014). В таких работах взаимодействие растений и насекомых-филлофагов рассматривается, как правило, на примерах видов из сообществ тропических, субтропических и теплоумеренных климатических поясов. На наш взгляд, именно вспышки массового размножения грызущих филлофагов умеренных климатических зон Земного шара представляют собой один из наиболее ярких примеров коэволюции насекомых и их кормовых растений (Максимов, 1998).

Какое же место в свете всего вышесказанного занимают биогеоценотическая и трофическая концепции среди других теорий динамики численности грызущих филлофагов? Как мы уже отмечали, наиболее серьезным недостатком биогеоценотической парадигмы является неудачный выбор аксиом, составляющих ее фундамент (Максимов, Марущак, 2014). Кроме того, в ее основу включен фактически неверный постулат. Последние десятилетия биогеоценотическая концепция развивалась в нашей стране на основе так называемого «принципа стабильности подвижных экологических систем» (Исаев, Хлебопрос, 1974). Данное направление представляет из себя по существу математизированную форму синтетической теории (Исаев, Хлебопрос, 1974; Недорезов, 1976; Исаев и др., 2001; Пальникова и др., 2002). При создании математических моделей в неявном виде предполагается, что ученым известны все основные факторы, влияющие на динамику популяций лесных насекомых. Но это не соответствует действительности.

У всех без исключения грызущих филлофагов Евразии (и Северной Америки) при возникновении очагов массового размножения ключевую роль играет явление, которое до сих пор не было известно науке. Оно заключается в том, что если у древесного растения начало массового роста определенной группы сосущих корней и ускоренный рост побегов совпадают по времени, а растение испытывает в этот момент водный стресс, то начальные стадии развития корней могут быть нарушены и данное поколение сосущих корней вырастает ослабленным или даже не вырастает совсем. Поскольку у древесных пород Северного полушария сосущие корни живут четыре года (Максимов, Марущак, 2009), на четыре года у кормовых растений филлофага возникает недостаток определенной группы сосущих корней. Личинки филлофага, питающиеся листья-

ми (хвоей) растения-хозяина с недостатком специфичной в отношении этого филлофага группы сосущих корней, имеют повышенную выживаемость, что является причиной роста численности вредителя. Насаждения кормовой породы с недостатком данной группы сосущих корней становятся очагами массового размножения. Для всех без исключения грызущих филлофагов Евразии можно доказать, что образование очагов массового размножения связано с определенной датой (Максимов и др., 2016; Максимов и др., 2019а,б) и процесс возникновения очагов занимает очень короткий отрезок времени, не превышающий одного часа (Максимов и др., 2019а).

То, как под влиянием погодных факторов у древесных растений возникает недостаток той или иной группы сосущих корней и как на дефицит этих тонких корней реагируют личинки насекомых-консументов, мы назвали механизмом массового размножения (Максимов, 1998).

Поскольку в корневых системах древесных пород сосущие корни гомологичны по структуре и функциям, механизмы массового размножения образуют естественные группы. В каждую такую группу входят механизмы вспышек численности насекомых-филлофагов, очаги массового размножения которых возникают под влиянием погодных условий, когда у растений-хозяев не хватает сосущих корней данного типа. Например, на Урале и в Западной Сибири при образовании очагов массового размножения сибирского шелкопряда *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv., непарного шелкопряда, монашенки *Lymantria monacha* (L.), черемуховой горностаевой моли *Yponomeuta evonymella* (L.) ключевую роль играет зимняя засуха, когда в очагах у кормовых растений не хватает наиболее распространенного типа нитевидных сосущих корней и очаги образуются в конце апреля – начале мая (Максимов и др., 2016).

Как мы уже упоминали, Л.В. Недорезовым (1986) на основе математических методов, применяемых для описания динамики численности грызущих филлофагов, была предпринята попытка построить классификацию механизмов массового размножения. Эта классификация является экспериментальной проверкой биогеоценотической концепции динамики популяций филлофагов.

Оказалось, что в группах, выделенных Л.В. Недорезовым (1986), объединены совершенно случайные виды, между которыми нет ничего общего в отношении механизмов массового размно-

жения. Так, сибирский и непарный шелкопряд, монашенка и черемуховая горностаевая моль, имеющие один и тот же механизм массового размножения, по Л.В. Недорезову (1986), относятся к разным группам. Следовательно, с точки зрения экспериментальной проверки, предпринятой Л.В. Недорезовым, биогеоценотическая (синтетическая) концепция динамики численности (применительно к грызунам филлофагам) является ошибочной.

Биогеоценотическая (синтетическая) теория динамики численности грызунов филлофагов изначально создавалась как антипод трофической концепции (Викторов, 1971; Рафес, 1978; Недорезов, 1986). Однако на практике эти теории близки – у них есть очень важный общий раздел, который их объединяет. Ученые, работавшие как в рамках трофической (Гримальский, 1971, 1974, 1977; Руднев, 1962, 1969), так и биогеоценотической парадигм (Гамаюнова и др. 1999; Лямцев и др., 2000; Колтунов, 2006; Бахвалов др., 2010; Мозолевская и др., 2011; Szujeci, 1987), приписывали засухам роль факторов, способствующих образованию очагов массового размножения. Это мнение ошибочно, поскольку у всех грызунов филлофагов Евразии возникновение очагов массового размножения связано с определенной датой (Максимов и др., 2019а,б). Так как вспышки численности у всех видов хвое-листогрызущих вредителей возникают под действием погодных факторов, неверные представления об этих факторах означают ошибки, заложенные в фундамент теоретических представлений о динамике численности грызунов филлофагов. Любая научная теория динамики численности (трофическая или биогеоценотическая), построенная на этом фундаменте, в своем развитии должна обнаруживать и исправлять дефекты в тех «кирпичиках», из которых она создается.

Основная принципиальная проблема, которую не смогла решить трофическая теория динамики численности, состоит в том, что существу-

ет много типов «физиологической ослабленности» насаждений (в одном и том же насаждении могут давать вспышки массового размножения в разные годы 10 и более видов грызущих филлофагов). Биогеоценотическая концепция, казалось бы, решала эту проблему, но выяснилось, что она не подтверждается экспериментально.

На наш взгляд, и трофическая, и биогеоценотическая модели динамики численности так и остались незаконченными. Трофическая концепция в ходе дискуссии, о которой говорилось выше, в глазах научного сообщества оказалась дискредитированной, и новые поколения ученых не продолжили исследования в рамках данной парадигмы.

Биогеоценотическая теория, оказавшись единственно возможной, не давала стимула для дальнейшего развития и также осталась незаконченной. Как мы уже говорили, в рамках логики своего развития и трофическая, и биогеоценотическая парадигмы должны были решать сходные проблемы.

Нами были описаны механизмы массового размножения сибирского, непарного шелкопряда, монашенки, черемуховой горностаевой моли, сосновой пяденицы (*Bupalus pinianus* (L)), боярышницы (*Aporia crataegi* (L.)), яблонной горностаевой моли (*Yponomeuta malinellus* Zell.) (Максимов, Марущак, 2008, 2012, 2014; Максимов и др., 2016, 2017, 2019а,б). Если таким же образом описать механизмы массового размножения остальных грызущих филлофагов Евразии, то можно обнаружить, что все вместе они образуют периодическую систему, похожую на периодическую систему химических элементов (Максимов, Марущак, 2015). Вот эта экологическая периодическая система, на наш взгляд, и может служить экспериментальной основой для создания коэволюционной парадигмы в динамике численности грызунов филлофагов. По нашему мнению, логика развития и трофической, и биогеоценотической моделей динамики популяций должна была привести обе концепции к трансформации в коэволюционную парадигму.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бахвалов С.А., Колтунов Е.В., Мартемьянов В.В. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск, 2010. 299 с.
- Викторов Г.А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых // Зоол. Журнал. 1971. Т. 50. Вып. 3. С. 361–372.
- Гамаюнова С.Г., Новак Л.В., Войтенко Ю.В., Харченко Л.Е. Массовые хвое- и листогрызущие вредители леса. Харьков, 1999. 172 с.
- Гримальский В.И. Причины устойчивости сосновых насаждений к хвоегрызущим вредителям // Зоол. журнал. 1961. Т. 40. Вып. 11. С. 1656–1664.
- Гримальский В.И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. М., 1971.
- Гримальский В.И. Устойчивость древесных насаждений

- к хвое- и к листогрызущим вредителям в связи с трофической теорией динамики численности насекомых. Зоол. журн. 1974. Т. 53. Вып. 2. С. 189–198.
- Гримальский В.И. О влиянии засух на массовое размножение хвоегрызущих насекомых // Экология. 1977. № 2. С. 94–96.
- Исаев А.С. Хлебопрос Р.Г. Анализ динамики численности лесных насекомых на основе принципа стабильности подвижных экологических систем // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 5. С. 737–774.
- Исаев А.С. Хлебопрос Р.Г. Недорезов Л.В. Кондаков Ю.П. Киселев В.В. Суховольский В.Г. Популяционная динамика лесных насекомых. М., 2001. 399 с.
- Колтунов Е.В. Экология непарного шелкопряда в лесах Евразии. Екатеринбург. 2006. 259 с.
- Лямцев Н.И., Исаев А.С., Зукерт Н.В. Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в европейской части России // Лесоведение. 2000. № 1. С. 62–67.
- Максимов С.А. Механизм массовых размножений шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) и непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на Урале // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1998. 23 с.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. К причинам массовых размножений сибирского шелкопряда // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. Вып. 8. Тюмень, 2008. С. 207–214.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. Новый метод определения срока жизни сосущих корней у древесных пород // Ботанические сады в XXI в.: сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения. Белгород, 2009. С. 252–259.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. Синтетическая и трофическая теории динамики численности грызущих филофагов // Экологические проблемы природных и урбанизированных территорий. Мат-лы IV Междунар. науч.-практич. конф. Астрахань, 2011. С. 26–32.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. К вопросу о механизме массовых размножений шелкопряда-монашенки *Lymantria monacha* (L.) (Lepidoptera, Lymantriidae) в Центральной России // Бюл. МОИП. 2012. Отд. биол. № 6. С. 25–33.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. О факторах смертности непарного шелкопряда в межвспышечных насаждениях // Экология России: на пути к инновациям. Межвуз. Сб. науч. тр. Вып. 8. Астрахань, 2013. С. 14–22.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. О критериях истинности научной теории // Евразийский союз ученых (ЕСУ). № 8. 2014. С. 154–156.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. О механизме массовых размножений непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) в европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. № 120. Вып. 2. С. 28–37.
- Максимов С.А., Марущак В.Н., Новоженев Ю.И. О механизме массовых размножений черемуховой горностаевой моли *Yponomeuta evonymella* (L.) (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. Вып. 6. С. 38–45.
- Максимов С.А., Марущак В.Н., Некрасова Л.С. К вопросу о механизме массовых размножений сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius*) в лесной зоне Урала // Экология России: на пути к инновациям. Межвуз. сб. науч. тр. Вып. 15. Астрахань, 2017. С. 14–22.
- Максимов С.А., Марущак В.Н., Дорофеева Л.М. О механизме массовых размножений боярышницы *Aporia crataegi* (L.) (Lepidoptera, Pieridae) на Урале // Бюл. МОИП Отд. биол. 2019а. Т. 124. 5. С. 23–33.
- Максимов С.А., Марущак В.Н., Дорофеева Л.М. О причинах вспышек массового размножения яблонной горностаевой моли *Yponomeuta malinellus* Zell. (Lepidoptera: Yponomeutidae) на Урале // Известия национальной Академии наук Кыргызской. Спец. вып. № 6. Бишкек, 2019 б. С. 64–69.
- Мозолевская Е.Г., Селиховкин А.В., Ижевский С.С., Захаров А.А., Голосова М.А., Никитский Н.Б. Лесная энтомология. М., 2011. 414 с.
- Недорезов Л.В. Моделирование вспышек массовых размножений насекомых. Новосибирск, 1986. 126 с.
- Пальникова Е.Н., Свищерская И.В., Суховольский В.Г. Сосновая пяденица в лесах Сибири. Новосибирск, 2002. 232 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. 400 с.
- Рафес П.М. Биогеоэкологическая теория динамики популяций лесных насекомых // Математическое моделирование в экологии. М., 1978. С. 34–51.
- Руднев Д.Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса // Зоол. журн. 1962. Т. 41. № 3. С. 313–330.
- Руднев Д.Ф. Причины массовых размножений вредителей // Защита растений. 1969. № 7. С. 42–44.
- Agrawal A.A., Van Zandt P.A. Ecological play in the co evolutionary theater: genetic and environmental determinants of attack by a specialist weevil on milkweed // Journal of Ecology. 2003. Vol. 91. P. 399–1059.
- Brody A.K., Palmer T.M., Fox-Dobbs K., Doak D.F. Termites, vertebrate herbivores and the fruiting success of *Acacia drepanolobium*. Ecology. 2010. Vol. 91. N 2. P. 399–407.
- Cornell N.V., Hawkins B.A. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends // American Naturalist. 1995. Vol. 145. N 4. P. 563–593.
- Dent D.R., Walton M.P. Methods in ecological and agricultural entomology. Cambridge. 1997. 1997. P. 89–97.
- Elkinton I.S., Liebhold A.V. Population dynamics of gypsy moth in North America // Annu. Rev. Entomol. 1990. Vol. 35. P. 571–596.
- Hansson L. Why ecology fails at application: should we consider variability more than regularity? // Oikos. 2003. Vol. 100. N 0. P. 624–627.
- Fornoni J., Nuñez – Farfan J. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: genetic variation and costs for tolerance to defoliation // Evolution. 2000. Vol. 54. N 3. P. 789–797.
- Jolivet P. Interrelationship between insects and plants. Boca Raton. 1998. 309 pp.

Rasman S., Pellissier L., Alvarez N. The altitudinal niche breadth in plant–insect interaction // *Annual Plant Reviews*. 2014. Vol. 47. P. 339–350.

Salazar D., Marguis R.J. Herbivore pressure increases toward the equator // *Proceedings of the National Academy*

of Sciences of USA. 2012. Vol. 109. P. 12616–12620.

Szujecki A. *Ecology of forest insects*. Warszawa, 1987. 601 pp.

Varley G.C., Gradwell G.R., Hassell M.P. *Insect population ecology: an analytical approach*. Oxford, 1973. 212 pp.

REFERENCES

- Bakhvalov S.A., Koltunov E.V., Martem'yanov V.V. *Faktory i ekologicheskie mekhanizmy populyatsionnoj dinamiki lesnykh nasekomykh-fillofagov*. Novosibirsk, 2010. 299 s.
- Viktorov G.A. Troficheskaya i sinteticheskaya teoriya dinamiki chislennosti nasekomykh // *Zool.zhurn*. 1971. T. 50. Vyp. 3. S. 361–372.
- Gamayunova S.G., Novak L.V., Vojtenko Yu.V., Kharchenko L.E. *Massovye khvoe- i listogryzushchie vrediteli lesa*. Khar'kov, 1999. 172 s.
- Grimal'skij V.I. Prichiny ustojchivosti osnovnykh nasazhdenij k khvoegryzushchim vreditelyam // *Zool. Zhurn*. 1961. T. 40. Vyp. 11. S. 1656–1664.
- Grimal'skij V.I. *Ustoyichivost' osnovnykh nasazhdenij protiv khvoegryzushchikh vreditel'ej*. M., 1971. 136 s.
- Grimal'skij V.I. *Ustojchivost' drevesnykh nasazhdenij k khvoe- i k listogryzushchim vreditelyam v svyazi s troficheskoy teoriej dinamiki chislennosti nasekomykh* // *Zool. zhurn*. 1974. T. 53. Vyp. 2. S. 189–198.
- Grimal'skij V.I. *O vliyanii zasukh na massovoe razmnozhenie khvoegryzushchikh nasekomykh* // *Ekologiya*. 1977. № 2. S. 84–94.
- Isaev A.S., Khlebopros R.G. *Analiz dinamiki chislennosti lesnykh nasekomykh na osnove printsypa stabil'nosti podvizhnykh ekologicheskikh sistem* // *Zhurn. obshch. biologii*. 1974. T. 35. S. 737–774.
- Isaev A.S., Khlebopros R.G., Nedorezov L.V., Kondakov Yu.P., Kiselev V.V., Sukhovol'skij V.G. *Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh*. M., 2001. 399 s.
- Koltunov E.V. *Ekologiya neparnogo shelkopryada v lesakh Evrazii*. Ekaterinburg, 2006. 259 s.
- Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Zukert N.V. *Vliyanie klimata i pogody na dinamiku chislennosti neparnogo shelkopryada v evropejskoj Rossii* // *Lesovedenie*. 2000. № 1. S. 62–67.
- Maksimov S.A. *Mekhanizm massovykh razmnozhenij shelkopryada-monashenki (Lymantria monacha L.) i neparnogo shelkopryada (Lymantria dispar L.) na Urale* // *Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk*. Ekaterinburg, 1998. 23 s.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. *K prichinam massovykh razmnozhenij sibirskogo shelkopryada* // *Les i lesnoe khozyajstvo Zapadnoj Sibiri*. Vyp. 8. Tyumen', 2008. S. 207–214.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. *Novyj metod opredeleniya sroka zhizni sosushchikh kornei u drevesnykh porod* // *Botanicheskie sady v XXI v.: sokhranenie bioraznoobraziya, strategiya rasvitiya i innovatsionnye resheniya*. Belgorod, 2009. S. 252–259.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. *Sinteticheskaya i troficheskaya teorii dinamiki chislennosti gryzushchikh fillofagov* // *Ekologicheskie problemy prirodnykh i urbanizirovannykh territorij*. Mat-ly IV Mezhdunar. nauch.-praktich. konf. Astrakhan', 2011. S. 26–32.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. *K voprosu o mekhanizme massovykh razmnozhenij shelkopryada-monashenki Lymantria monacha (L.) (Lepidoptera, Lymantriidae) v Tsentral'noj Rossii* // *Byul. MOIP*. 2012. Otd. biol. Vyp. 6. S. 25–33.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. *O faktorakh smertnosti neparnogo shelkopryada v mezhvspyshechnykh nasazhdeniyakh* // *Ekologiya Rossii: na puti k innovatsiyam*. Mezhvuz. sborn. nauchn. trud. Vyp. 8. Astrakhan', 2013. S. 14–22.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. *O kriteriyakh istinnosti nauchnoj teorii* // *Evrazijskij Soyuz Uchenykh (ESU)*. № 8. 2014. S. 154–156.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. *O mekhanizme massovykh razmnozhenij neparnogo shelkopryada Lymantria dispar (Lepidoptera, Lymantriidae) evropejskoj chasti Rossii* // *Byul. MOIP*. Otd. biol. 2015. T. 120. Vyp. 2. S. 28–37.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N., Novozhenov Yu.I. *O mekhanizme massovykh razmnozhenij chermukhovoju gornostaevoj moli Yponomeuta evonymella (L.) (Lepidoptera, Yponomeutidae)* // *Byul. MOIP*. Otd. biol. 2016. T. 121. Vyp. 6. S. 38–45.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N., Nekrasova L.S. *K voprosu o mekhanizme massovykh razmnozhenij osnovnoj pyadenitsy (Bupalus piniarius) v lesnoj zone Urala* // *Ekologiya Rossii: na puti k innovatsiyam*. Mezhvuz. sb. nauchn. trudov. Vyp. 15. Astrakhan', 2017. S. 19–22.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N., Dorofeeva L.M. *O mekhanizme massovykh razmnozhenij boyaryshnitsy Aporia erataegi (L.) (Lepidoptera, Pieridae) na Urale* // *Byull. MOIP*. Otd. biol. 2019a. T. 124. Vyp. 5. S. 23–33.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N., Dorofeeva L.M. *O prichinakh vspyshek massovogo razmnozheniya yablonnoj gornostaevoj moli Yponomeuta malinellus Zell. (Lepidoptera, Yponomeutidae) na Urale* // *Izv. Natsion. akademii nauk Kyrgyzstana. Spets. vyp.* № 6. Bishkek, 2019b. S. 64–69.
- Mozolevskaya E.G., Selikhovkin A.V., Izhevskij S.S., Zakharov A.A., Golosova M.A., Nikitskij N.B. *Lesnaya entomologiya*. M., 2011. 414 s.
- Nedorezov L.V. *Modelirovanie vspyshek massovykh razmnozhenij nasekomykh*. Novosibirsk, 1986. 126 s.
- Pal'nikova E.N., Sviderskaya I.V., Sukhovol'skij V.G.

- Sosnovaya pyadenitsa v lesakh Sibiri. Novosibirsk, 2002. 232 s.
- Pianka E. Evolyutsionnaya ekologiya. M., 1981. 400 s.
- Rafes P.M. Biogeotsenoticheskaya teoriya dinamiki populatsij lesnykh nasekomykh // *Matematicheskoe modelirovanie v ekologii*. M., 1878. S. 34–51.
- Rudnev D.F. Vliyanie fiziologicheskogo sostoyaniya rastenij na massovoe razmnozhenie vreditel'ev lesa // *Zool. Zhurn*. 1962. T. 41. № 3. S. 313–330
- Rudnev D.F. Prichiny massovykh razmnozhenij vreditel'ev // *Zashchita rastenij*. 1969. № 7. S. 42–44.
- Agrawal A.A., Van Zandt P.A. Ecological play in the co evolutionary theater: genetic and environmental determinants of attack by a specialist weevil on milkweed // *Journal of Ecology*. 2003. Vol. 91. P. 399–1059.
- Brody A.K., Palmer T.M., Fox-Dobbs K., Doak D.F. Termites, vertebrate herbivores and the fruiting success of *Acacia drepanolobium*. *Ecology*. 2010. Vol. 91. N 2. P. 399–407.
- Cornell N.V., Hawkins B.A. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends // *American Naturalist*. 1995. Vol. 145. N 4. P. 563–593.
- Dent D.R., Walton M.P. *Methods in ecological and agricultural entomology*. Cambridge, 1997. P. 89–97.
- Elkinton I.S., Liebhold A.V. Population dynamics of gypsy moth in North America // *Annu. Rev. Entomol.* 1990. Vol. 35. P. 571–596.
- Hansson L. Why ecology fails at application: should we consider variability more than regularity? // *Oikos*. 2003. Vol. 100. № 0. P. 624–627.
- Fornoni J., Nuñez – Farfan J. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: genetic variation and costs for tolerance to defoliation // *Evolution*. 2000. Vol. 54. N 3. P. 789–797.
- Jolivet P. *Interrelationship between insects and plants*. Boca Raton, 1998. 309 pp.
- Rasman S., Pellissier L., Alvarez N. The altitudinal niche breadth in plant–insect interaction // *Annual Plant Reviews*. 2014. Vol. 47. P. 339–350.
- Salazar D., Marguis R.J. Herbivore pressure increases toward the equator // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 2012. Vol. 109. P. 12616–12620.
- Szujecki A. *Ecology of forest insects*. Warszawa, 1987. 601 pp.
- Varley G.C., Gradwell G.R., Hassell M.P. *Insect population ecology: an analytical approach*. Oxford, 1973. 212 pp.

Информация об авторах

Максимов Сергей Алексеевич – науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН, канд. биол. наук (valn-ma@yandex.ru);

Марущак Валерий Николаевич – науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН, канд. с.-х. наук (valn-ma@yandex.ru);

Андреев Георгий Васильевич – ст. науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН, канд. с.-х. наук. (8061965@mail.ru).

Information about the author

Maximov Sergey A., Federal state budget institution of science Botanical garden of Ural Branch of RAS (valn-ma@yandex.ru);

Marushchak Valery N., Federal state budget institution of science Botanical garden of Ural Branch of RAS (valn-ma@yandex.ru);

Andreev Georgy V., Federal state budget institution of science Botanical garden of Ural Branch of RAS (8061965@mail.ru).

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 11.03.2022; одобрена после рецензирования 20.05.2022; принята к публикации 06.06.2022.

The article was submitted 11.03.2022; approved after reviewing 20.05.2022; accepted for publication 06.06.2022.