

УДК 595.787:574.23

ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ И УСЛОВИЯ ЗИМОВКИ ГУСЕНИЦ СИБИРСКОГО КОКОНОПРЯДА (*DENDROLIMUS SIBIRICUS*, LEPIDOPTERA, LASIOCAMPIDAE) ЦЕНТРАЛЬНО-ЯКУТСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© 2024 г. Н. А. Булахова^{a,**}, Е. Н. Мещерякова^{a,***}, А. П. Бурнашева^{b,***},
Ю. В. Ермакова^{b,****}, Н. Н. Винокуров^{b,*****}, Д. И. Берман^{a,*****}

^a Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

^b Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677000 Россия

*e-mail: sigma44@mail.ru

**e-mail: kameshky@mail.ru

***e-mail: a_burnacheva@mail.ru

****e-mail: yermakova68@mail.ru

*****e-mail: n_vinok@mail.ru

***** e-mail: dber@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.05.2024 г.

После доработки 24.07.2024 г.

Принята к публикации 26.07.2024 г.

Сибирский коконопряд (шелкопряд) (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov 1908) — опасный вредитель хвойных пород семейства Pinaceae, обитающий в азиатской части России, на севере Казахстана, Монголии, Китая и на Корейском полуострове. Его ареал постепенно расширяется на запад и север: в настоящее время вид отмечен у 46°–47° в.д. на Восточно-Европейской равнине, около 60° с.ш. — в Красноярском крае и у 63° с.ш. — в Республике Саха (Якутия). Прогнозу дальнейшего расселения *D. sibiricus* посвящен ряд исследований, однако оценку инвазионного потенциала вредителя затрудняет, в том числе, и недостаточность данных о требованиях зимующей стадии (гусениц) к условиям среды. Мы оценили некоторые черты биологии вредителя, определили холодостойкость гусениц, выяснили температурные условия в местах зимовки на северо-восточном пределе распространения — в Центральной Якутии. Средняя температура максимального переохлаждения гусениц составляет $-18.5 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, она значительно различается ($p \leq 0.05$) между особями младших (II–III и III–IV) и старших (IV–IV) возрастных групп (-20.0 ± 0.6 и -18.8 ± 0.8 против $-16.7 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$). Длительное (2 сут) пребывание при температуре -15.5°C приводит к гибели 53% особей, при -17.5°C — 63%, а при -20°C — уже 91%. Сопоставление холодостойкости гусениц и температур в горизонтах зимовки в одном из самых холодных регионов в естественном ареале вредителя свидетельствует о пригодности значительных территорий Якутии для благополучного существования *D. sibiricus*, особенно при наблюдающемся потеплении климата.

Ключевые слова: вредитель, экология, распространение, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513424100043, **EDN:** tmnhmg

Сибирский коконопряд, или шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov 1908) — опасный вредитель лесов, личинки которого поражают более 20 видов хвойных деревьев родов *Abies*, *Pinus*, *Larix*, *Picea* и *Tsuga* (Флоров, 1948; Рожков, 1965; Kirichenko et al., 2008, 2009). Основная часть ареала *D. sibiricus* расположена в Северной Азии; помимо азиатской части России и севера Казахстана он встречается в северном Китае, в северной Монголии и на Корейском п-ове (Флоров, 1948; Рожков, 1965; Чистяков и др., 2016; Kononov et al.,

2016; Jeong et al., 2018). Как известно, для сибирского коконопряда характерны периоды стремительного размножения (вспышки), которые приводят к кратному увеличению численности особей, тотальному повреждению хвойных лесов и серьезным экологическим изменениям на больших территориях. Естественное восстановление пораженных лесов сложно, долго и порой невозможно. Вспышки могут достигать панзонального масштаба; последняя из них (2011–2022 гг.) наблюдалась в Томской, Кемеровской, Иркутской областях,

Алтайском, Красноярском и Забайкальском краях, республиках Тыва, Бурятия и Саха (Якутия). Локальные вспышки в различных частях ареала возникают с периодичностью в 10–20 лет и плохо прогнозируются. Многие исследователи важнейшую роль в инициации массового размножения отводят комплексу летних погодных условий двух–трех предшествующих вспышке лет (Кондаков, 2002; Чикидов, 2013; Kharuk et al., 2020 и др.), но мнения о лимитирующих ее факторах различаются.

В настоящее время происходит постепенное расселение вредителя как на территории с более мягким, чем в естественном ареале, климатом, так и в наиболее холодные зимы части Сибири, которое связывают, в том числе, и с глобальным потеплением. Так, в последние годы *D. sibiricus* обнаружен около 46°–47° в.д. в Республике Коми и Архангельской обл., на Корейском п-ове, около 60° с.ш. — в Красноярском крае, стал обычен около 63° с.ш. в Республике Саха (Якутия) (Винокуров и др., 2001; Винокуров, Исаев, 2002; Гниненко, Седельник, 2003; Нифонтов и др., 2018; Павлов и др., 2018; Харук и др., 2018; Jeong et al., 2018; Лукин, 2020).

Изменение границ распространения коконопряда инициировало серию исследований, посвященных оценке его инвазионного потенциала и прогнозу дальнейшего расширения ареала (Möykkynen, Pukkala, 2014; Харук и др., 2018; Павлов и др., 2018; Мещериков, 2018; VKM, 2018; Kharuk et al., 2020). Этот прогноз построен на анализе сведений о различных сторонах биологии вредителя: скоростях расселения, распространении потенциальных кормовых пород деревьев, возможных путях колонизации, оценке подходящих климатических условий для выживания и т.д. (Рожков, 1965; Харук и др., 2018; EFSA, 2018, 2019; VKM, 2018). Все указанные аспекты биологии и экологии вида имеют различную полноту изученности, и наименее исследованным остается диапазон приемлемых для успешного существования сибирского коконопряда климатических условий. Ряд работ посвящен выяснению весенне-летних параметров среды, требующихся для развития вредителя (суммы температур, необходимые для прохождения разных онтогенетических фаз и наступления диапаузы, инициирующие активность гусениц температуры, витальная влажность среды и пр.) (Коломиец, 1961; Рожков, 1965). При этом экологии вида зимой и диапазону приемлемых для зимующей стадии (гусениц) условий среды уделено мало внимания, несмотря на то, что большая часть его ареала находится в регионах, характеризующихся суровыми и продолжительными зимами, и зимовку считают наиболее “ответственным” периодом в жизни *D. sibiricus* (Коломиец, 1987).

Оценка пригодности для сибирского коконопряда климата вне нативного ареала на основании моделирования с использованием нескольких переменных сделана в ряде работ, и получены противоречивые заключения (Baranchikov et al., 2010; Möykkynen, Pukkala, 2014; Kubasik et al., 2017; VKM, 2018). Характеристика необходимых для успешного существования *D. sibiricus* зимних условий в этих работах сводится к обобщенным формулировкам: “континентальный непрерывный тип зимы” со стабильными отрицательными температурами и снежным покровом либо, напротив, “мягкие условия зимовки” (Baranchikov et al., 2010; VKM, 2018). В докладах Норвежского научного комитета по продовольствию и окружающей среде (VKM, 2018) и Европейской и Средиземноморской организации по защите растений (EPPO, 2005), посвященных оценке фитосанитарного риска *D. sibiricus* для Европы, прямо указано на недостаточность знаний и/или биологических данных о лимитирующих факторах окружающей среды, в том числе о способности вида выживать зимой при воздействии отрицательных температур.

До настоящего времени существовала лишь одна, предпринятая более 60 лет назад, попытка оценить устойчивость *D. sibiricus* к зимним условиям (Коломиец, 1961). На небольшой выборке гусениц старшего возраста листовенничной расы из тувинской популяции была измерена единственная характеристика холодостойкости — температура максимального переохлаждения (T_p), позволяющая судить лишь о минимальных кратковременно переносимых температурах. Коломиец (1961) выявил снижение T_p гусениц от начала зимы ($-10.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$) к ее середине ($-14.9 \pm 1.5^\circ\text{C}$) и непереносимость замораживания. Хотя в указанной работе не изучалась способность коконопряда длительно выживать при низких отрицательных температурах, был сделан вывод, что его гусеницы очень устойчивы к холоду и подавляющее большинство особей хорошо переносят температуру -20°C (Коломиец, 1961, 1962, 1987; Рожков, 1965).

Сведений о температуре в местах зимовки гусениц сибирского коконопряда в подстилке и напочвенном покрове в хвойных лесах в естественном ареале и в иных, потенциально пригодных для обитания районах также немного (Коломиец, 1961, 1987; Берман и др., 2007; Алфимов и др., 2012; Bulakhova et al., 2022). Таким образом, изученность биологии и экологии вида зимой явно не соответствует степени его инвазионной опасности, а также не позволяет сделать заключение о возможной роли холодостойкости как причине, определяющей распространение или запускающей/лимитирующей вспышки численности *D. sibiricus*.

Целью нашей работы была оценка возможно-го характера распространения *D. sibiricus* в наиболее холодной — северо-восточной части — ареала, исходя из соотношения холодостойкости гусениц и почвенных температур. Для этого были исследованы: 1) ключевые фенологические события и черты биологии в центрально-якутской популяции, 2) основные характеристики холодостойкости гусениц *D. sibiricus* разных возрастов — кратковременно ($T_{\text{П}}$) и длительно переносимые отрицательные температуры (в том числе такие информативные показатели, как температура 50% смертности — $LT_{50\%}$ и предельная летальная температура — $LT_{100\%}$); 3) температурные условия в местах зимовки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование биологии и экологии *D. sibiricus* в центрально-якутской популяции

Исследования биологии *D. sibiricus* проведены в очаге массового размножения вредителя на территории Шестаковского участка Якутского лесничества Республики Саха (Якутия) в 2020 и 2021 гг. Очаг возник предположительно не позже 2016 г. на месте ранее затухшего, действовавшего в период крупной вспышки 1999–2001 гг. Модельный участок, на котором проведены исследования и собраны гусеницы для экспериментов, располагался в разнотравно-брусничном лиственничнике с примесью березы в 30 км южнее г. Якутска (61°47' с.ш., 129°32' в.д.). Сомкнутость крон лиственниц (*Larix cajanderi*) в древостое составляла около 0.4–0.5, в напочвенном покрове присутствовали грушанка красная (*Pyrola incarnata*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*), водосбор сибирский (*Aquilegia sibirica*), земляника восточная (*Fragaria orientalis*), княженика (*Rubus arcticus*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), мхи.

На модельном участке в течение лета 2020 г. и весны 2021 г. отслеживали сроки основных фенологических событий в популяции *D. sibiricus*, проводили учеты численности, выявляли степень зараженности гусениц, куколок и имаго паразитоидами по общепринятым методикам (Надзор..., 1965; Методы..., 2004). Результаты этих исследований частично опубликованы ранее (Бурнашева и др., 2021). Осенние учеты численности в кронах деревьев и сбор гусениц для лабораторных экспериментов проводили 8 сентября околотом 12 модельных лиственниц на белый полог. Возраст гусениц устанавливали по ширине головной капсулы и длине тела (Васильев, 1905; Флоров, 1948); в случае предельно низких или, наоборот, высоких для группы показателей учитывали состояние светлых чешуек на теле гусениц и трофность участков (центральная обесхвоенная или периферийная слабо

поврежденная часть очага), влияющую на рост гусениц. Особой промежуточных размеров относили к меньшим возрастам (т.е. в группу II–III входили гусеницы II возраста и особи, имеющие размеры между II и III возрастными и т.д.). Учет зимующих гусениц проведен 24 сентября 2020 г. На 20 площадках размером 50 × 50 см была разобрана подстилка и исследован верхний слой почвы; плотность найденных гусениц пересчитана на 1 м². Весенние наблюдения проводили в первой декаде мая 2021 г. Оценивали начало и динамику подъема гусениц в крону лиственниц, а 18 мая дополнительно обследовали подстилку.

Измерение температур в местообитаниях *D. sibiricus*

Температуры в местах зимовки гусениц измеряли со 2 октября 2020 г. по 18 мая 2021 г. на двух площадках модельного участка. Было установлено 10 откалиброванных температурных датчиков-самописцев — логгеров (iButton DS1922L, НТЛ ЭлИн, Россия) в почве на глубине 10 и 20 см на трех типах нанорельефа — пониженном (неглубокие ложбины среди деревьев), повышенном (кочки и бугры) и ровном. Высоту снежного покрова на учетных площадках измеряли в середине третьей декады марта 2021 г. Данные о температуре воздуха и высоте снежного покрова в течение всего указанного периода, а также за предшествующий и последующий годы (2019 и 2021 гг.) получены на метеостанции г. Якутска, расположенной менее чем в 30 км от места установки логгеров. Данные о температурах почвы на глубине 20 см получены также на метеостанции с. Чурапча и на сайте ВНИИГ-МИ-МЦД, <http://aisori-m.meteo.ru>.

Лабораторная акклимация гусениц *D. sibiricus*

Собранные гусеницы были перевезены в ИБПС ДВО РАН (г. Магадан) в начале сентября, где до конца месяца их содержали в лаборатории при температуре от 10 до 7°C и естественном фотопериоде в пластиковых пятилитровых боксах со свежими ветками лиственницы. В конце сентября при температуре 5°C они были рассажены по 10–30 особей (в зависимости от возраста) в плоские (высота 3 см, объем 0.125 л) вентилируемые пластиковые контейнеры ($n = 28$), на 3/4 высоты заполненные опавшей хвоей лиственницы. Так как на выживание гусениц сибирского коконопряда сильно влияет влажность субстрата (Коломиец, 1961), ее поддерживали на уровне не менее 75%.

Перед началом экспериментов гусениц акклиматизировали (подготавливали к зимовке): температуру в термостатах ТСО-1/80 (ОАО Смоленское СКТБ СПУ, Россия) с контейнерами ступенчато понижали с остановками на периоды от 24 часов до нескольких суток при каждой из указанных

температур: 31 сут при 5°C, 1 сут при 3°C, 22 сут при 0°C. Состояние гусениц (положение, подвижность, реакция на манипуляции) определяли во всех контейнерах регулярно на поверхности субстрата и в его толще (раздвигая хвою пинцетом) до температуры 5°C.

Определение температуры максимального переохлаждения (T_{Π})

Температура максимального переохлаждения — одна из двух основных характеристик холодостойкости пойкилотермных организмов; она отражает интервал температур ниже 0°C, который способен переносить вид в незамерзшем (переохлажденном) состоянии. При достижении T_{Π} в переохлажденном организме происходит кристаллизация жидкостей, которая сопровождается выделением тепла и отражается в виде пика на температурной диаграмме. Дальнейшее понижение температур приводит к замораживанию животного. Гибель после пребывания в температурах ниже T_{Π} указывает на то, что животное не выдерживает замерзания и переносит отрицательные температуры в интервале от 0°C до значений T_{Π} только в переохлажденном состоянии; выживание свидетельствует о способности выдерживать замораживание (Бахметьев, 1912; Salt, 1936).

Температуру максимального переохлаждения гусениц измеряли в морозильной камере манганин-константановыми термопарами (диаметр проволоки 0.12 мм). Сигнал термопары преобразовывали с помощью аналого-цифровой платы (АЦП ЛА-ТК5, ЗАО “Руднев-Шиляев”, Россия) через усилитель постоянного напряжения и записывали в память компьютера (детали методики описаны подробно ранее: Берман и др., 2007). T_{Π} определяли у акклиматизированных и затем длительно пребывавших при -1°C (14 дней) и при -5°C (21 день) гусениц (49 особей II–III возрастов, 50 особей III–IV возрастов и 48 особей IV–VI возрастов). Спай термопары размещали на поверхности покровов между волосками, температуру снижали со скоростью 0.1°C/мин, принятой в подобных экспериментах (Берман и др., 2002; Лейрих, Мещерякова, 2015; Sinclair et al., 2015), до появления пика выделения тепла на термограмме.

Определение летальных температур

Величина T_{Π} отражает предельные лишь кратковременно (несколько часов) переносимые видом отрицательные температуры. Для выяснения второй характеристики холодостойкости — значений длительно переносимых отрицательных температур — оценивают уровень смертности после пребывания при определенных температурах в течение нескольких суток. Это позволяет определить такие

базовые характеристики, как летальность для половины особей ($LT_{50\%}$) и для большинства или всех особей в выборке ($LT_{90\%}$ или $LT_{100\%}$) температуры.

Выживание гусениц *D. sibiricus* оценивали после длительного (2 сут) пребывания в следующих температурах: -15.5, -17.5, -20 и -28°C. Для этого предварительно акклиматизированных гусениц ($n = 622$) охлаждали в испытательной программируемой камере тепла/холода WT 64/75 (Weiss Umwelttechnik GmbH, Германия) с принятой для беспозвоночных животных скоростью 0.5°C/ч (Берман и др., 2002; Лейрих, Мещерякова, 2015) в тех же пластиковых контейнерах с субстратом, в которых животные проходили акклимацию. Затем контейнеры нагревали до 5°C со скоростью 1°C/ч, с остановками по 12 ч при 0 и 1°C. Особи, полностью восстановившие нормальные двигательные реакции, считались выжившими; их содержали в лаборатории в течение 2 недель для проверки отсроченных повреждений.

Статистическая обработка

Статистический анализ проводился стандартными методами с использованием программ Statistica 10 для Windows и R (версия 4.3.1, R Core Team, 2023). Нормальность распределений T_{Π} определяли, используя тест Шапиро–Уилка, сравнение их средних значений в возрастных группах — тестом Крускала–Уоллеса с последующим попарным сопоставлением. Зависимость между тестируемыми длительно переносимыми температурами и выживанием гусениц оценивали, исходя из величины коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Значения в тексте представлены как среднее $\pm$ стандартная ошибка; значимости различий принята от $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Экология *D. sibiricus* в исследованном очаге в 2020–2021 гг.

Локальный очаг, в котором проведены исследования, возник как рецидив крупной вспышки, действовавшей в 1999–2001 гг. на правобережье Лены на территории Хангаласского, Якутского и Намского лесничеств. В 2020 г. вспышка находилась в эруптивной фазе. Первые учеты численности в начале лета выявили присутствие на модельном участке четного (V–VI возраста) и нечетного (III–IV возраста) колен вредителя в равном соотношении, со средней численностью 113.2 гусениц (от 60 до 225) на одно дерево.

Начало окукливания отмечено 23 июня 2020 г., а вылет первых имаго — в первой декаде июля. В учетах 8 июля, как на крупномерных модельных деревьях, так и на подросте, преобладали гусеницы



Рис. 1. Перезимовавшие гусеницы сибирского коконопряда *Dendrolimus sibiricus* VI (справа) и IV возрастов (в центре и слева) на поверхности почвы в центрально-якутском очаге. О степени поражения древостоя можно судить по количеству прошлогодних экскрементов вредителя (светлые гранулы), покрывающих лесную подстилку (фото А.П. Бурнашевой).

IV возраста; средняя численность вредителя составляла 73.2 особи/дерево. Анализ 68 коконов, собранных в это время, показал, что из 10.3% вылетели бабочки, в 16.2% находились здоровые куколки, большинство же (73.5%) оказались или больными (неполновесными, деформированными, с темными мокнущими пятнами), или зараженными паразитоидами, впоследствии все они погибли. Из части зараженных куколок в лаборатории вышли личинки двукрылых, которые затем окуклились в почве в пупариях желтоватого и красноватобурого цвета; из них позже появились имаго двух видов мух семейства Tachinidae. Вылет основной части имаго коконопряда произошел во второй–третьей декадах июля. Примерно неделю спустя самки начали откладку яиц. Из 279 яиц, собранных 6 августа 2020 г., только 19 (6.8%) имели следы выхода гусениц коконопряда, подавляющая часть (77.1%) – летные отверстия паразитоидов. В оставшихся яйцах А.В. Тимоховым (МГУ, Москва) и Е.В. Целих (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) были определены паразитические наездники *Telenomus tetratomus* (Thomson 1861), которыми была поражена большая часть кладок, а также – *Trichogramma dendrolimi* Matsumura 1926 и *Pachyneuron solitarium* (Hartig 1838).

Во время обследования участка 8 сентября большая часть гусениц коконопряда оставалась в кронах лиственниц. На крупных модельных деревьях средняя их численность составляла 98.3 особи/дерево, треть из которых (32.1%) – старших возрастов (V и VI). На стволах обнаружены немногочисленные особи, с продолжительными остановками спускающиеся в лесную подстилку. Спустя две недели (24 сентября) на стволах отмечены лишь единичные гусеницы, т.е. уход на зимовку, который из-за затянувшейся теплой осени продолжался в течение трех декад сентября, почти завершился.

Обследование подстилки на модельном участке показало, что гусеницы расположились на зимовку в основном в пределах проекций крон ранее занятых ими деревьев. Они были распределены крайне неравномерно – от 0 до 196 особей/м² на разных учетных площадках (средняя плотность 44.8 особи/м²). Соотношение возрастов было следующим: гусеницы младших (II–III) возрастов генерации текущего года – 24.2%, старших возрастов генерации прошлого года – 75.8%. Подавляющее большинство гусениц располагалось в толще подстилки на глубине 7–10 см, остальные – в сухих мелких углублениях, ложбинках и бороздках на поверхности почвы, а также в верхних сантиметрах минерального слоя почвы. Подстилка на исследованном

участке состояла в основном из многолетнего слоя хвой лиственницы с веточками, опада лиственных деревьев и кустарников, отмерших однолетних растений и экскрементов гусениц коконопряда. В толще мохового покрова гусеницы не отмечены, равно как и на значительной глубине в минеральной части почвы. Устроившиеся на зимовку особи располагались поодиночке, в округлых колыбельках, свернувшись колечком. Небольшая часть из них (около 10%) отличалась вялостью и пониженным тургором тела.

Весной 2021 г. переход среднесуточных температур воздуха через 0°C произошел в конце апреля, а полное разрушение снежного покрова – в первой декаде мая (по данным метеостанции Якутск). Подъем гусениц в кроны лиственниц начался рано (7 мая), активная миграция наблюдалась в последние три дня, затем замедлилась, но полностью прекратилась лишь к 3 июня (рис. 1). Обследование подстилки под модельными деревьями было проведено 18 мая, и на глубине 7–10 см были встречены гусеницы всех возрастов (примерная плотность 7.2 особи/м²), кроме возраста II. Большинство из них (75%) оказались живы, но неактивны, остальные – мертвы. Вероятно, неактивные были заражены паразитоидами, инфицированы возбудителями болезней или получили холодовые повреждения, остальные – погибли на зимовке.

Наблюдавшиеся в 2020–2021 гг. фенологические события (появление куколок, вылет первых имаго и массовое их появление, начало ухода на зимовку и весеннее появление гусениц) в очаге происходили в пределах средних многолетних фенологических сроков, отмеченных в регионе (Амосов, 1971, 1978). Однако на модельном участке,

в отличие от других участков Якутского лесничества, летом 2021 г. наступила фаза кризиса вспышки (которая продолжилась затем и в 2022 г.), и степень повреждения древостоя с учетом предыдущего объедания оценивалась как слабая (Обзор..., 2021, 2022, наши наблюдения).

Погода в очагах и температуры в местах зимовки гусениц

В предшествующую периоду наших наблюдений осень (2019 г.) отрицательная температура воздуха установилась с первой декады октября. Снежный покров сформировался в середине второй декады октября, а в конце декабря, когда температура воздуха упала до минимальных за зиму 2019–2020 гг. значений –46.2°C, его мощность составляла всего 24 см. Максимальной высоты (46 см) снежный покров достиг только к середине февраля (метеостанция Якутск, сайт gr5.ru). В целом зима 2019–2020 гг. была относительно мягкой: в декабре превышение средней температуры воздуха (–39.5 ± 3.6°C) над средней многолетней составило 1.3°C, а средняя январская температура (–32.0 ± 5.6°C) была выше средней многолетней на 10.6°C (табл. 1).

Весной 2020 г. переход температуры воздуха через 0°C произошел в начале третьей декады апреля. Постепенное разрушение снежного покрова наблюдалось с начала апреля и закончилось к началу мая.

В конце лета 2020 г. минимальные температуры воздуха уже во второй декаде августа не поднимались выше 10°C, и в последней декаде были отмечены первые отрицательные температуры (до –3°C), которые повторялись неоднократно до ухода всех гусениц в подстилку в начале октября. Постоянные

Таблица 1. Многолетние средние температуры воздуха (*T*, °C) и высота снежного покрова (см) на территории очагов массового размножения сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) в долине Лены и на Лено-Алданском междуречье (по данным соответствующих метеостанций)

Месяц	Метеостанции							
	Якутск		Амга		Чурапча		Усть-Мая	
	<i>T</i>	Высота снежного покрова	<i>T</i>	Высота снежного покрова	<i>T</i>	Высота снежного покрова	<i>T</i>	Высота снежного покрова
X	–8.0	7	–8.9	20	–8.9	35	–7.1	6
XI	–28.3	19	–29.6	41	–29.6	43	–27.2	19
XII	–39.5	24	–40.6	44	–40.6	45	–39.5	29
I	–42.6	28	–42.9	45	–44.0	48	–42.2	37
II	–35.9	31	–38.0	48	–38.4	53	–36.6	43
III	–22.2	30	–24.0	46	–24.0	53	–21.5	43
IV	–7.2	24	–7.5	42	–7.8	48	–6.0	15

Примечание. Высота снежного покрова приведена для защищенных местообитаний на конец третьей декады каждого месяца.

Таблица 2. Максимальные и минимальные значения температуры воздуха в районе проведения исследований осенью—весной 2020–2021 гг. (по данным метеостанции г. Якутск)

Год	Число, месяц	$T_{\max}, ^\circ\text{C}$	Число, месяц	$T_{\min}, ^\circ\text{C}$
2020	04.09	23.0	23.09	–4.1
	13.10	11.6	31.10	–29.3
	14.11	–7.2	30.11	–33.5
	04.12	–19.0	16.12	–48.7
2021	01.01	–30.9	21.01	–51.2
	13.02	–17.0	02.02	–45.6
	31.03	2.3	03.03	–37.9
	26.04	8.6	07.04	–28.1
	29.05	25.1	20.05	–4.2

субнулевые температуры воздуха установились с конца первой декады октября и к концу месяца опустились почти до -30°C (табл. 2), устойчивый снежный покров сформировался к середине второй декады октября.

Зима 2020–2021 гг. оказалась более суровой, чем предшествующая: температуры воздуха, близкие к -50°C , отмечали ежемесячно в течение декабря–февраля, а средняя температура самого холодного месяца – января ($-44.3 \pm 3.8^\circ\text{C}$) – была на 1.7°C ниже средней многолетней (табл. 1). Мощность снежного покрова в январе составляла 30–31 см, что лишь на 2–3 см выше многолетнего среднего показателя для этого периода. По результатам снегосъемки в разнотравно-брусничном лиственничнике максимальная за зиму мощность снежного покрова в местах установки почвенных логгеров была выше измеренной на метеостанции и достигала 36–55 см (в среднем 44 см).

Сочетание этих температурных условий и высоты снега определило режим выхолаживания почвы. На обеих модельных площадках температуры почвы на глубине 10 и 20 см уже в первых числах октября лишь немного превышали 0°C (при постоянных отрицательных ночных температурах воздуха). Падение ниже 0°C на обеих глубинах зафиксировано уже в конце первой – начале второй декад октября (рис. 2, 3). Вместе с тем даже при отсутствии снежного покрова в начале зимы теплоизолирующее действие подстилки отражалось в различиях на $5\text{--}8^\circ\text{C}$ минимальных температур в воздухе и в местах зимовки гусениц (рис. 2). Постепенное уменьшение температуры почвы продолжалось до конца января или начала февраля даже на фоне увеличивающейся мощности снега (рис. 2); они достигли $-13.9\text{--}-14.8^\circ\text{C}$ на глубине 10 см и $-11.4\text{--}-11.5^\circ\text{C}$ на глубине 20 см, когда

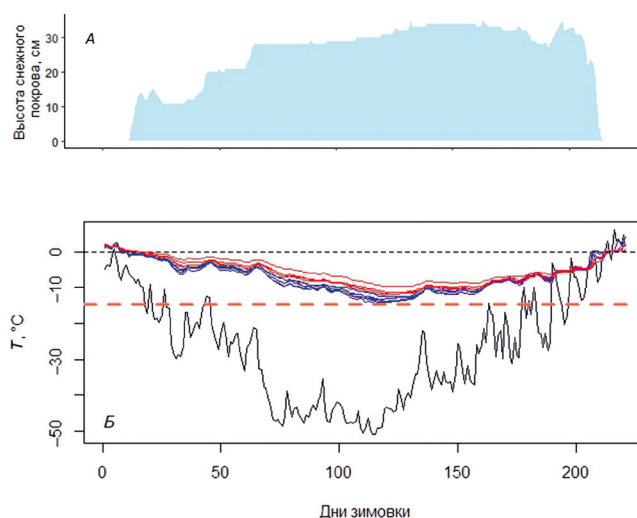


Рис. 2. Условия в местах зимовки сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) в исследованном очаге в период со 2 октября 2020 г. по 18 мая 2021 г. А – высота снежного покрова (данные метеостанции г. Якутск). Б – температуры: воздуха (черная сплошная линия, данные метеостанции г. Якутск); почвы по данным 10 логгеров на двух глубинах – на 10 см (синие линии) и 20 см (красные линии); минимальная на глубинах зимовки гусениц (оранжевая штриховая линия); отметка 0°C (черная пунктирная линия).

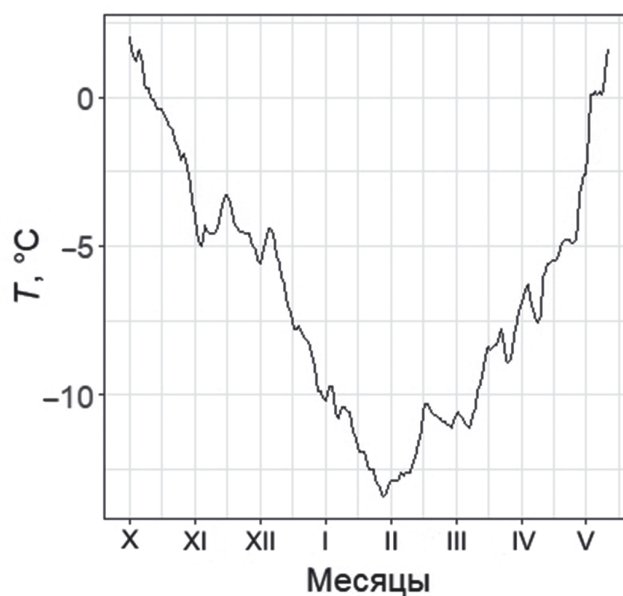


Рис. 3. Пример варьирования температуры в местах зимовки гусениц сибирского коконопряда *Dendrolimus sibiricus* в почве на глубине 10 см под подстилкой и снежным покровом.

Таблица 3. Минимальные ($T_{\min}$) и максимальные ($T_{\max}$) температуры ($^{\circ}\text{C}$) в почве в холодный период 2020–2021 гг. на глубине 10 и 20 см на двух участках зимовки гусениц сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) по данным логгеров

Месяц	Рельеф									
	пониженный				ровный		повышенный			
	10 см		20 см		10 см		10 см		20 см	
	$T_{\min}$	$T_{\max}$	$T_{\min}$	$T_{\max}$	$T_{\min}$	$T_{\max}$	$T_{\min}$	$T_{\max}$	$T_{\min}$	$T_{\max}$
Октябрь	–4.3	2.5	–2.1	2.1	–4.6	–2.0	–4.8	1.6	–2.6	1.8
Ноябрь	–5.7	–2.6	–4.0	–2.3	–6.6	–2.8	–6.5	–3.1	–4.5	–2.6
Декабрь	–10.8	–3.6	–7.9	–3.3	–10.6	–4.2	–10.7	–4.3	–8.1	–3.6
Январь	–14.8	–9.0	–11.5	–7.7	–13.9	–9.7	–14.3	–9.3	–11.3	–8.1
Февраль	–13.9	–9.8	–11.4	–9.3	–13.5	–10.2	–13.9	–10.4	–11.4	–9.8
Март	–11.3	–6.4	–9.9	–6.9	–12.0	–6.7	–11.9	–6.7	–10.5	–7.0
Апрель	–7.8	0.1	–7.4	–1.6	–7.8	–1.4	–8.5	0.0	–8.2	–2.6
Май	–0.1	7.7	–0.6	2.9	–1.0	7.0	–0.8	6.6	–2.1	3.1

температура воздуха опустилась до минимальных за зиму значений (ниже -50°C).

Даже после установления снежного покрова из-за значительных флуктуаций температур воздуха наблюдались колебания температур на глубине зимовки гусениц (рис. 3). С начала февраля температуры в почве постепенно повышались, но лишь в конце апреля – начале мая на глубине 10 см вне зависимости от рельефа они стали положительными (табл. 3, рис. 2, 3).

На обеих модельных площадках на разных типах рельефа минимальная температура почвы на глубине 20 см была на $3.0\text{--}3.3^{\circ}\text{C}$ выше, чем на глубине 10 см (табл. 3, рис. 2).

Исследование холодостойкости

При температуре 5°C при помещении гусениц в контейнеры почти все они были уже не активными – лежали свернувшись, ползали только отдельные особи. При -5°C гусеницы находились в одном из двух различных состояний. Большая часть – в переохлажденном (мягкие на ощупь); гусеницы II–III и III–IV возрастов могли передвигаться, когда их тревожили (отползали), а гусеницы IV–VI возрастов при прикосновении лишь вздрагивали, но не меняли положение тела.

Незначительная часть особей замерзла, была неподвижна и твердая на ощупь, подсчитать их долю не пытались из-за риска спровоцировать манипуляциями замерзание переохлажденных гусениц.

Средняя температура максимального переохлаждения в объединенной выборке гусениц ($n = 147$) составила $-18.5 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$. При разделении по возрастам особи старшей группы (IV–VI возрасты) имели значимо более высокую среднюю $T_{\text{п}}$ ($p \leq 0.05$) по сравнению с другими исследованными группами (рис. 4).

После длительной экспозиции при -15.5°C смертность составила в среднем около 53% (рис. 5, табл. 4), но различалась между возрастными группами. Она была наименьшей у самых младших особей (II–III) – 26%, максимальной – у гусениц III–IV возрастов (62%), а у IV–VI возрастов – около 55%.

При уменьшении температуры всего на 2°C (до -17.5°C) смертность по сравнению с -15.5°C увеличилась почти на 10% – погибли 66% гусениц III–IV и 62% гусениц – IV–IV возрастов.

При -20°C гибель резко выросла во всех группах (рис. 5) и достигала 93% у II–III, 90% – у III–IV и 92% – у IV–VI возрастов. Температура -28°C (на $3\text{--}5^{\circ}\text{C}$ ниже минимального значения

Таблица 4. Выживание гусениц сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) (объединенные выборки особей разных возрастов) после длительного пребывания при разных температурах

Параметры	Температура, $^{\circ}\text{C}$			
	–15.5	–17.5	–20	–28
Количество особей	157	198	207	60
Выживание, %	47 ± 6	37 ± 4	9 ± 2	0

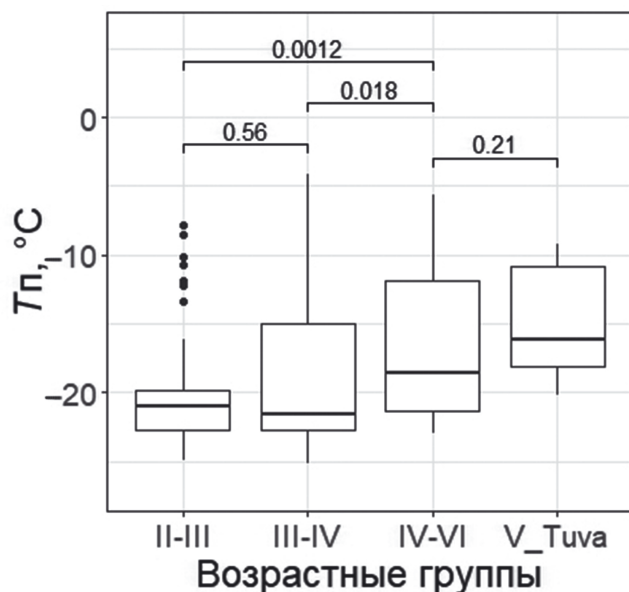


Рис. 4. Температуры максимального переохлаждения (T_n) гусениц сибирского коконопряда *Dendrolimus sibiricus* разных возрастных групп (II–III, III–IV и IV–VI) центрально-якутской популяции и старшей возрастной группы тувинской популяции (V_Tuva, по: Коломиец, 1961); цифры над горизонтальными скобками – значимость различий средних значений).

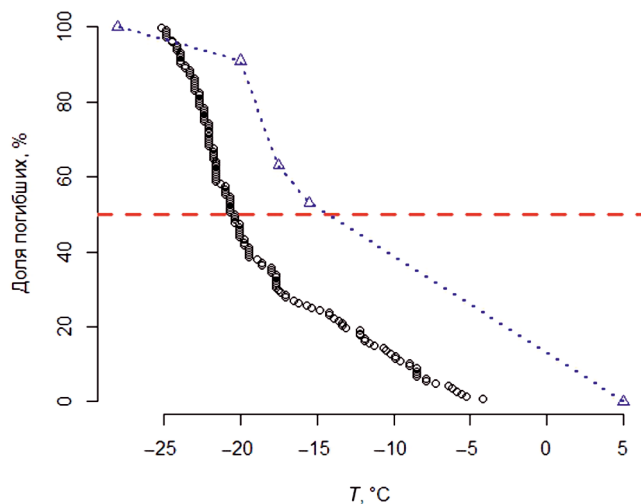


Рис. 5. Кумулятивные кривые смертности сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) при отрицательных температурах. Кривая, состоящая из черных кружков, – доля особей в выборке, погибших в результате заморозания после кратковременного воздействия указанных температур при определении T_n ; синяя пунктирная линия – аппроксимированная кривая смертности при длительном воздействии различных температур; синие треугольники – тестовые температуры; оранжевая штриховая линия – медианный уровень T_n и 50%-й смертности гусениц.

T_n в различных группах) оказалась смертельной для всех 60 особей выборки.

Выявлена значимая положительная зависимость между тестируемыми температурами и выживанием гусениц во всех контейнерах ($n = 28$) ($r_s = 0.75$, $p = 0.0005$) и особей отдельных возрастных групп (III–IV возраст – $r_s = 0.80$, $p = 0.03$, IV–IV возраст – $r_s = 0.75$, $p = 0.0004$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Температура максимального переохлаждения гусениц *D. sibiricus*

Средняя температура максимального переохлаждения гусениц в якутской популяции составляет $-18.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$ при варьировании индивидуальных значений от -4.2 до -25°C . При разделении выборки по возрастам старшие гусеницы (IV–VI) статистически значимо отличаются по T_n от особей прочих возрастов – они замерзают при более высоких температурах. Этот результат пока трудно объяснить и требует дополнительного изучения. Он может свидетельствовать о влиянии на величину температуры переохлаждения *D. sibiricus* разных факторов (размеров гусениц, различий в характере питания разновозрастных особей, а также зараженности паразитоидами и патогенами и т.д.). В целом же можно заключить, что минимальные температуры, которые могут кратковременно пережить гусеницы коконопряда при высоких скоростях охлаждения, низки.

Температура максимального переохлаждения *D. sibiricus* не показала географической изменчивости: определенная нами в центрально-якутской популяции у гусениц старшего возраста ($-16.7 \pm 0.8^\circ\text{C}$) не отличалась от измеренной ранее Коломийцем (1961) у 8 особей этого же возраста из тувинской популяции ($-14.9 \pm 1.5^\circ\text{C}$) (рис. 4). Исследованные очаги удалены друг от друга почти на 2.5 тыс. км, находятся в разных природных зонах, имеют близкий экстраконтинентальный климат, но различаются продолжительностью и суровостью зимы. Тем не менее это не отразилось на величине T_n – ожидаемое увеличение этого показателя в самой холодной зимой части ареала вида не обнаружено. Вероятно, интервал средних T_n от -18.5 до -15°C может быть характерен для вида в целом, но сходство может быть так же обусловлено принадлежностью популяций к одной расе – листовенничной. Для окончательного заключения о наличии или отсутствии географической изменчивости температуры максимального переохлаждения сибирского коконопряда необходимо исследовать холодостойкость гусениц других рас.

Устойчивость к флуктуациям температур и инокуляции

Быстрые похолодания (со скоростями понижения температуры, сопоставимыми с использованными в экспериментах или даже еще более высокими) — обстоятельства, с которыми гусеницы часто сталкиваются в природе. Уход гусениц в подстилку регулируется продолжительностью светового дня и изменениями в химическом составе хвои растения-хозяина и начинается в Центральной Якутии в конце августа — начале сентября, но некоторые особи остаются на деревьях до середины сентября, когда хвоя интенсивно желтеет и уже выпадает снег (Рожков, 1963; Аммосов, 1978). Аналогичная ситуация наблюдается и в других, в том числе, значительно более южных частях ареала: гусеницы сибирского коконопряда осенью в кронах деревьев сталкиваются со значительной флуктуацией температур. Ни отрицательные температуры (до -5 или -9°C), ни даже мощные снегопады не провоцируют их уход на зимовку на юге Восточной и в Западной Сибири (Васильев, 1905; Флоров, 1948; Коломиец, 1961, 1987; Кондаков, 2002). Более того, считается, что резкие похолодания необходимы для биохимической “холодовой закалки” коконопряда — подготовки к зимовке (Коломиец, 1961; Кондаков, 2002). Повышение холодостойкости в результате “наработки” криопротекторных веществ при длительном пребывании в условиях смены положительных температур на отрицательные и обратно хорошо известно для многих видов пойкилотермных животных (Lee et al., 1987; Layne, 1991; Lee, 2010). Среди представителей рода *Dendrolimus* биохимическое обеспечение зимовки исследовано только у *D. sibiricus* и *D. tabulaeformis* Tsai et Liu 1962. Показано, что выживание обоих видов при отрицательных температурах обеспечивается значительными запасами резервных веществ (гликогена и жиров) и сокращением количества воды в организме, что понижает температуру замерзания жидкостей тела за счет увеличения концентрации криопротекторных сахаров (Рожков, 1965; Shao et al., 2018). В отличие от *D. tabulaeformis*, для которого показана быстрая утрата способности переносить отрицательные температуры весной из-за уменьшения концентрации криопротекторов (Zeng et al., 2008), для *D. sibiricus* весенние возвраты холодов до -6°C не губительны (Васильев, 1905; Коломиец, 1961).

Высокую устойчивость *D. sibiricus* к зимним условиям подтверждают также случаи успешной зимовки гусениц не в подстилке, а в снегу, куда они спускаются с деревьев самостоятельно или бывают сброшены ветром уже после формирования снежного покрова. По наблюдениям Бурдавицына и др. (1957), в Западной Сибири 84% гусениц,

зимовавших в толще снега, оказались живыми, то есть зимовка в прямом контакте с кристаллами снега и льда не приводит к инокуляции (не провоцирует замерзание). В наших экспериментах при всех отрицательных температурах в контейнерах с гусеницами также наблюдались множественные кристаллы льда на поверхности и в толще субстрата и на покровах животных. Между тем доля замерзших особей в интервале температур от 0 до -15°C , несмотря на наличие кристаллов, не превышала 50%, что свидетельствует о высокой устойчивости зимующих гусениц *D. sibiricus*, в отличие от многих других пойкилотермных организмов, к инокулятивному замораживанию (Salt, 1961; Somme, 1982).

Длительно переносимые температуры

После длительного нахождения при -15.5 , -17.5 и -20°C происходит постепенное уменьшение выживания гусениц, которое значимо коррелирует с температурами. Поскольку ни одна из особей не перенесла температуру -28°C , которая на 3°C ниже минимального индивидуального значения $T_{\text{п}}$, и при которой все особи замерзли, следует считать, что гусеницы якутской популяции, как и изученной ранее Коломийцем (1961) тувинской, и, вероятно, во всех других частях ареала, не переживают замерзания и способны зимовать только в переохлажденном состоянии.

При охлаждении объединенной выборки гусениц всех возрастов до -15.5°C смертность достигла примерно 53%, что позволяет заключить, что гибель половины особей в популяции ($LT_{50\%}$) происходит при несколько более высокой температуре, возможно, около -14°C . Обращает на себя внимание существенно меньшая смертность при -15.5°C гусениц младшей возрастной группы (26%), по сравнению с более старшими (63 и 55%). Возможно, в природе особи младших возрастов также лучше переносят охлаждение до этой температуры, чем более взрослые. Подтверждением можно считать отсутствие их среди погибших на зимовке во время весеннего обследования подстилки. Обнаруженный феномен требует дополнительно изучения, поскольку имеет важное прогностическое значение — численное соотношение успешно перезимовавших особей различных возрастов может обуславливать динамику и характер протекающей вспышки в естественных очагах (элиминация определенных возрастов, поддержание многолетнего или переход на однолетний цикл). При этом необходим параллельный анализ влияния на выживание гусениц разных возрастов динамики активности паразитоидов и особенностей сезонной циркуляции в природе вирусных, бактериальных и грибных инфекций и пр.

Высокий уровень смертности при -20°C (от 90 до 93% в разных возрастных группах) свидетельствует о близости предельной длительно переносимой гусеницами сибирского коконопряда температуры. Это наблюдение противоречит существующему мнению о том, что температуру -20°C хорошо переносит подавляющее большинство особей вида (Коломиец, 1961; Рожков, 1965). Однако следует отметить, что вывод о высокой выживаемости при этой температуре был сделан Коломийцем (1961) по результатам кратковременного холодового воздействия (при определении минимальных значений $T_{\text{п}}$) и, как и для других видов (Lee, 1991; Sinclair et al., 2015), не может быть экстраполирован на выживание при длительном воздействии низких температур.

Очевидно, что порог 100%-й смертности лежит приблизительно около $-23... -25^{\circ}\text{C}$, т.е. температуры всего лишь на несколько градусов ниже -20°C жестко лимитируют успешность зимовки коконопряда. Примечательно, что достоверно более низкие $T_{\text{п}}$ гусениц младших возрастов (-20.0 ± 0.6 и $-18.8 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$) по сравнению с особями старшей группы ($-16.7 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$) не дает им преимуществ для длительного выживания вблизи предельно переносимых отрицательных температур — доля выживших особей во всех группах оказалась примерно одинакова — 7–10%.

Таким образом, гусеницы сибирского коконопряда оказались способны длительно переносить не только значительные отрицательные температуры (50% выживших при -14°C), но и их флуктуации из положительной области в отрицательную и обратно осенью и весной, а также флуктуации в отрицательной области зимой. Видимо, столь широкая толерантность вида к разнообразным температурным режимам обуславливает не только его “сибирский” ареал, но и обитание в нехарактерных для этого северного вида условиях Юго-Восточной Азии, например на Корейском п-ове, а также распространение на Европейскую территорию.

Условия в местах зимовки

Обычно гусеницы *D. sibiricus* зимуют под зараженными ими деревьями на глубине от 2 до 18 см во мху или опаде, иногда — зарывшись в минеральный слой почвы (Флоров, 1948; Шорохов, 1956; Бурдавицын и др., 1957; Коломиец, 1961). На исследованных нами модельных площадках слой подстилки был не велик — обычно 7–10 см и лишь над микропонижениями достигал 13 см. Измерения температур свидетельствуют о том, что более толстый слой напочвенного покрова и большая высота снега приводят к незначительному подъему минимальных температур в понижениях (мее чем на 1°C) по сравнению с другими типами

нанорельефа. Но мощная подстилка обуславливает более позднее наступление положительных температур весной (почти на 2 недели), сокращающее время активности гусениц — важный параметр в условиях короткого лета на севере.

Зафиксированные на модельных площадках температуры почвы даже суровой зимой 2020–2021 гг., когда температуры воздуха во все месяцы неоднократно опускались до близких к -50°C значений, оказались не критичны для выживания сибирского коконопряда. Наиболее низкие температуры на глубине 10 см ($-13.9... -14.8^{\circ}\text{C}$), судя по результатам экспериментов, должны обеспечить почти 50% выживание гусениц; на глубине 20 см они были еще выше (около -11.5°C), что увеличивает успех зимовки гусениц по мере их углубления от поверхности.

При определении летальных для гусениц температур были использованы скорости охлаждения ($0.5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, или $12^{\circ}\text{C}/\text{сут}$) и последующего нагревания ($1^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, или $24^{\circ}\text{C}/\text{сут}$), традиционно применяемые в лабораторных экспериментах (Берман и др., 2002; Лейрих, Мещерякова, 2015). Они сопоставимы или даже превышают скорости флуктуации температур при резких похолоданиях и потеплениях в природе в воздухе, но не в почве или подстилке на глубине зимовки гусениц коконопряда. Не только сплошной снежный покров, но и лесная подстилка сильно нивелируют скорость снижения температуры в почве. В подстилке на модельном участке ее теплоизолирующие свойства обуславливали в бесснежный период повышение температур на глубине 10 см на $5-8^{\circ}\text{C}$ относительно температур воздуха, а в подстилке вместе со снежным покровом — максимально на 37°C . Снежный покров также уменьшает резкие колебания температур — при изменении их в воздухе на $25-27^{\circ}\text{C}$ в подстилке на глубине 10 см температуры изменялись лишь на $3-6^{\circ}\text{C}$. Вместе с тем гусеницы оказались устойчивы к колебаниям температур — они успешно перенесли их в природе, судя по весенним учетам.

Анализ литературных данных также свидетельствует о том, что даже в холодных частях ареала вредителя в результате тепляющего влияния снежного покрова и лесной подстилки при минимальных температурах воздуха около -50°C и высоте снежного покрова 20–30 см (Юго-Западная Якутия, Тува) в верхних слоях почвы во многих биотопах минимальные температуры не опускаются ниже переносимых гусеницами сибирского коконопряда (Коломиец, 1961; Алфимов и др., 2012). Таким образом, холодостойкость сибирского коконопряда с избытком гарантирует выживание гусениц в типичные по погодным условиям годы даже в наиболее холодных регионах в пределах существующего ареала.

Распространение *D. sibiricus* в Якутии и температурные условия региона

В Республике Саха (Якутия) проходит северо-восточная граница ареала сибирского коконопряда. Хотя он широко распространен в среднетаежной подзоне Центральной Якутии — в юго-западных, привилуйских и центральных районах республики, далеко не везде фиксируются вспышки численности. С начала XX века массовые размножения вида отмечают в основном в лесах Приленья и Лено-Алданского водораздела (рис. 6). Наибольшая вредоносность сибирского коконопряда характерна здесь для сухих, разреженных разнотравных и разнотравно-брусничных лиственничников. Показано, что и в других частях ареала первичные очаги коконопряда также приурочены к хорошо прогреваемым чистым среднеплотным старшевозрастным хвойным насаждениям в сухих условиях роста или к окраинам, опушкам и рединам в подобных лесах. Вспышки массового размножения отмечаются в недостаточно увлажненных (индекс сухости 1.5) районах с теплообеспеченностью 1600°C и выше (Галкин, 1962; Рожков, 1965; Коломиец, 1987; Эпова, Плешанов, 1995). Несмотря на наиболее северное в ареале коконопряда географическое положение, для территории Центральной Якутии характерны засушливый климат (индекс сухости 2.0) и высокая теплообеспеченность безморозного периода. Годовое количество осадков здесь составляет 200–250 мм, наиболее засушливые месяцы — май (вероятность засухи приближается к 100%) и июнь; температуры воздуха летом могут подниматься до 38°C. Продолжительность периода со среднесуточной температурой воздуха выше 0°C не велика — 85–126 дней, а суммы температур выше 10°C — 1300–1500°C и более (Ермолова и др., 1973; Гаврилова, 1973). Средняя температура воздуха в декабре и январе достигает –37.6...–38.6°C, а минимальная — ниже –50°C. Снежный покров, оказывающий существенное влияние на температуры в верхних горизонтах почвы, нарастает в течение зимы довольно медленно, наибольшей высоты (30–40 см) достигает лишь в конце февраля и остается на этом уровне до третьей декады марта. Таким образом, по летним условиям Центральная Якутия сопоставима со степными и лесостепными территориями, однако по зимним ее можно считать наиболее суровым участком ареала сибирского коконопряда, где выраженность адаптаций вида к отрицательным температурам должна быть максимальной. В связи с этим перед началом исследований можно было ожидать экстраординарных характеристик холодостойкости особей исследованной нами популяции, что, однако, не подтвердилось. Температура максимального переохлаждения оказалась неотличима от выявленной

в существенно более южной — тувинской — популяции.

Сведений о температуре в местах зимовки гусениц сибирского коконопряда (в подстилке и на почвенном покрове в хвойных лесах) в Якутии, как в других регионах естественного ареала коконопряда, не много (Коломиец, 1961; Алфимов и др., 2012; Bergman et al., 2020; Bulakhova et al., 2022). Минимальная глубина, на которой измеряют температуры в почве под естественным покровом в холодное время года на метеостанциях, — 20 см. Эти данные не могут быть напрямую использованы для анализа температур в слое подстилки или на поверхности почвы под ней, где зимуют гусеницы, но дают общие представления о температурном поле территории. Сопоставление расположения очагов коконопряда и положения изотерм минимальных многолетних температур на глубине 20 см в Центральной Якутии (рис. 6) продемонстрировало неоднозначную картину. Находки коконопряда и вспышки его численности фиксировались в разные годы в основном на “теплых” территориях Приленья, где минимальные температуры в почве на глубине 20 см опускаются лишь до –10...–15°C, т.е. до температур, при которых погибает менее половины особей в популяции. Это наблюдение позволяет заключить, что, с одной стороны, низкие зимние температуры поверхностных горизонтов почвы влияют на распространение коконопряда в Якутии; с другой — очевидно, что территории с температурами до –15°C занимают значительную часть республики, где вспышки численности до настоящего времени не отмечались. Кроме того, две самые мощные за всю историю наблюдений вспышки произошли в последние 30 лет на Лено-Алданском междуречье, где температуры в почве могут понижаться чуть ниже –20°C (рис. 6). Таким образом, данные, полученные при сопоставлении холодостойкости гусениц коконопряда и температур в верхних горизонтах почвы в Центральной Якутии, свидетельствуют о пригодности значительных территорий республики для благополучного существования *D. sibiricus*, особенно при наблюдающемся потеплении климата.

Очевидно, что на холодных территориях коконопряда сохраняется в периоды между вспышками в наиболее теплых стациях (например, на участках лесов с более мощным снежным покровом), где даже в суровые зимы формируются комфортные условия для зимовки гусениц. Повторяющиеся несколько более теплых, чем обычно, зим подряд могут повысить успех зимовки гусениц и привести к кратному возрастанию численности вредителя. Так, например, анализ погодных условий в Лено-Алданском междуречье свидетельствует о том, что в 1997–2001 гг., когда здесь была отмечена вспышка

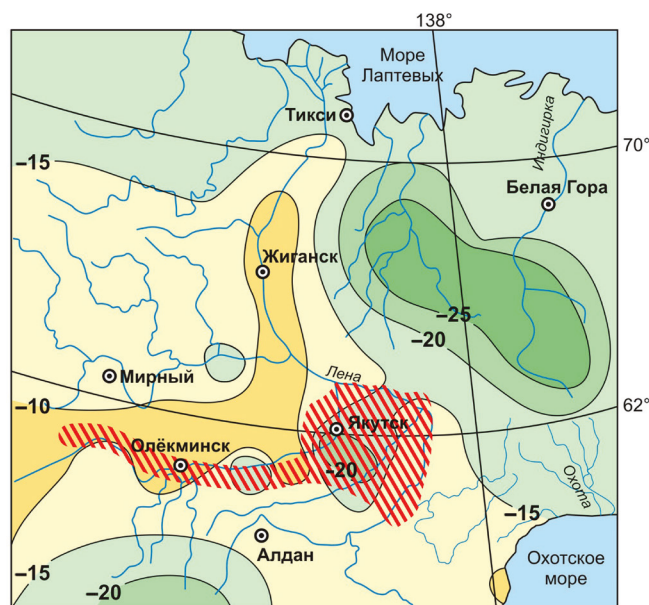


Рис. 6. Изотермы многолетних минимальных температур в почве на глубине 20 см (из: Berman et al., 2016 с изменениями; Springer Nature License № 5835710123397) и территория, на которой отмечены вспышки численности сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) в Республике Саха (Якутия) (обозначена красной штриховкой, по: Аммосов, 1971, 1978; Винокуров, Исаев, 2002; Гниненко, Седельник, 2003; Каймук и др., 2005; Чикидов и др., 2010; Бурнашева и др., 2021).

размножения сибирского коконопряда, минимальные температуры почвы на глубине 20 см в разные годы достигали от -10.5 до -16.7°C (данные метеостанций Чурапча, Амга и Усть-Мая). Последнее значение (-16.7°C) было отмечено при температуре воздуха -46.6°C и минимальной за рассматриваемый период (1997–2001 гг.) мощности снежного покрова – в феврале 2001 г. (т.е. в год угасания очага). Нельзя исключить, что мягкие зимние условия в почве в начале указанного периода наряду с продолжительными засухами 1991–1998 гг. (Чикидов, 2013) и совокупность зимних погодных условий до 2002 г. определили динамику численности вредителя и продолжительность этой наиболее мощной за всю историю наблюдений вспышки.

Вторая вспышка численности в исследованном нами очаге в окрестностях Якутска в 2019–2021 гг. так же протекала на фоне высоких зимних температур почвы на глубине 20 см. Начиная с 2015 г. минимальные температуры здесь не опускались ниже -10°C (при минимальных многолетних – несколько ниже -20°C) (ВНИИГМИ-МЦД, <http://aisori-m.meteo.ru>). Однако в завершении вспышки, вероятно, решающую роль сыграла

возросшая численность энтомофагов (Коломиец, 1962; Рожков, 1965; Бурнашева и др., 2021 и др.), что привело, судя по учетам, к элиминации вредителя на всех онтогенетических стадиях. Очевидно, что даже при частичной зимней гибели гусениц широкое распространение вида на описываемой территории, пестрота микроклиматических условий и способность бабочек к дальним миграциям позволяют *D. sibiricus* при наступлении благоприятных условий легко восстановить утраченные позиции в регионе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Центральная Якутия – северо-восточный предел ареала сибирского коконопряда в настоящее время. Здесь он широко распространен на приленских территориях и в междуречьях Лены, Аладана и Вилюя. По летним условиям (индекс сухости, теплообеспеченность безморозного и вегетационного периодов) Центральная Якутия сопоставима со степными и лесостепными регионами, однако по зимним (малая мощность снежного покрова и экстремально низкие температуры воздуха) ее можно считать наиболее суровым участком ареала, где выраженность адаптаций вида к отрицательным температурам должна быть максимальной. В связи с этим перед началом исследований можно было ожидать экстраординарных характеристик холодоустойчивости гусениц *D. sibiricus* центрально-якутской популяции, что, однако, не подтвердилось. Температура максимального переохлаждения оказалась не отличимой от оцененной ранее для более южной тувинской популяции. В центрально-якутской популяции смертность 50% зимующих гусениц наблюдается после длительного пребывания при температуре около -14°C ; они способны переносить резкие флуктуации температур и невосприимчивы к замораживанию (инокуляции) при контактах с кристаллами льда. Столь широкая толерантность вида к разнообразным зимним температурным режимам, вероятно, обуславливает не только его сибирский ареал, но и обитание в нехарактерных для этого северного вида условиях Юго-Восточной Азии (например, на Корейском п-ове), а также наблюдающуюся ныне экспансию на Европейскую территорию. Температура 100%-й смертности составляет по нашим оценкам примерно $-23... -25^{\circ}\text{C}$, что, очевидно, определяет характер распространения вида в холодных зимой регионах. В Центральной Якутии вид широко распространен на территориях, где температуры в верхних слоях почвы высокие (минимальные многолетние на глубине 20 см не опускаются ниже -15°C). Вместе с тем неоднократные вспышки численности зафиксированы и в некоторых районах, где температуры почвы могут опускаться чуть ниже -20°C . Анализ

метеоданных в предшествующие вспышкам периоды позволяет заключить, что возрастанию численности вредителя в наиболее холодных районах может способствовать смягчение зимних температур в почвах, наблюдающееся в течение нескольких лет подряд, при стабильных летних условиях. Угасанию вспышек способствуют не только ухудшение температурных условий, но и возрастающий пресс энтомофагов, поражающих все онтогенетические стадии вредителя.

Очевидно, что пестрота микроклиматических условий, даже при существенной зимней гибели особей в наиболее холодных стадиях, обеспечивает выживание части популяции и широкое распространение вида по описываемой территории. Способность бабочек к значительным миграциям позволяет вредителю восстановить утраченные позиции при наступлении благоприятных условий. Мы надеемся, что проведенное исследование основных характеристик холодостойкости сибирского коконопряда будет способствовать оценке инвазивного потенциала этого вида в меняющемся климате.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.В. Тимохову (МГУ, Москва) и Е.В. Целих (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за определение материала по паразитическим перепончатокрылым.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов Федеральных государственных бюджетных учреждений науки Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН (№ НИ-ОКТР 122041900011-9) и Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения РАН (FWRS-2021-0044, № 121020500194-9, "Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий"). Никаких иных средств на проведение данного исследования получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Для выполнения данного исследования не требовалось одобрения Комитета по биоэтике, поскольку эксперименты проводились только с насекомыми-вредителями.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алфимов А.В., Берман Д.И., Булахова Н.А., 2012. Зимние температурные условия в корнеобитаемом слое почв в Сибири и на северо-востоке Азии // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. 10–18.
- Аммосов Ю.Н., 1971. К вопросу о массовом размножении сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) в Центральной Якутии // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток: Издательство ДВНЦ АН СССР. С. 241–246.
- Аммосов Ю.Н., 1978. Сибирский шелкопряд (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) в Якутии // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. Иркутск. С. 74–84.
- Бахметьев П.И., 1912. Теоретические и практические следствия из моих исследований анабиоза у животных // Природа. Т. 1. № 12. С. 1427–1442.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Жигульская З.А., Лейрих А.Н., 2007. Зимовка и холодоустойчивость муравьев на северо-востоке Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 261 с.
- Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., Алфимов А.В., Лейрих А.Н., 2002. Распространение дождевого червя, *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae: Oligochaeta), на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоологический журнал. Т. 81. № 10. С. 1210–1221.
- Бурдавицын А.Т., Дудин В.А., Майер Е.И., 1957. Трехлетний опыт авиахимборьбы с сибирским шелкопрядом в лесах Томской области. Томск: Том. обл. прав. науч.-техн. о-ва лес. пром. 19 с.
- Бурнашева А.П., Винокуров Н.Н., Евдокорова Т.Г., Попов А.А., 2021. О новой вспышке массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) в Центральной Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. Т. 26. № 1. С. 93–106.
- Васильев И.В., 1905. Шелкопряды сосновый (*Dendrolimus pini* L.) и кедровый (*Dendrolimus segregatus* Butl.), их образ жизни, вредная деятельность и способы борьбы с ними. Санкт-Петербург: Тип. М. Меркушева. 101 с.
- Винокуров Н.Н., Исаев А.П., 2002. Сибирский шелкопряд в Якутии // Наука и техника в Якутии. № 2 (3). С. 53–56.
- Винокуров Н.Н., Исаев А.П., Потапова Н.К., Ноговицына С.Н., 2001. О вспышке массового размножения сибирского шелкопряда в Центральной Якутии // Наука и образование. № 1. С. 65–68.
- Гаврилова М.К., 1973. Климат Центральной Якутии. Якутск: Якутское книжное издательство. 119 с.
- Галкин Г.И., 1962. О надзоре за сибирским шелкопрядом в лиственных лесах Красноярского края // Лиственница. Красноярск: СибТИ. Т. 29. С. 113–121.
- Гниненко Ю.И., Седельник Н.Д., 2003. Сибирский коконопряд в Якутии в XX в. // Лесоведение. № 6. С. 71–73.

- Ермолова С.В., Капустина Т.Р., Козлова Л.П. и др., 1973. Агроклиматические ресурсы Якутской ССР: Справочник. Л.: Гидрометеиздат. 112 с.
- Каймук Е.Л., Винокуров Н.Н., Бурнашева А.П., 2005. Насекомые Якутии. Бабочки. Якутск: Бичик. 88 с.
- Коломиец Н.Г., 1961. Холодостойкость гусениц сибирского шелкопряда и температурный режим в местах их зимовки // Известия СО АН СССР. № 1. С. 113–120.
- Коломиец Н.Г., 1962. Паразиты и хищники сибирского шелкопряда. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР. 175 с.
- Коломиец Н.Г., 1987. Оптимальные станции зимовки сибирского шелкопряда // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск: Наука. С. 69–75.
- Кондаков Ю.П., 2002. Массовое размножение сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Энтомологические исследования в Сибири. № 2. С. 25–74.
- Лейрих А.Н., Мещерякова Е.Н., 2015. К методам исследования холодоустойчивости беспозвоночных животных // Зоологический журнал. Т. 94. № 8. С. 972–984.
- Лукин А.В., 2020. Распространение и динамика численности сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) в республике Коми // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов XXVII Всероссийской молодежной научной конференции (с элементами научной школы). Отв. ред. Дегтева С.В. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. С. 18–22.
- Методы мониторинга вредителей и болезней леса, 2004. Болезни и вредители в лесах России. Справочник / Под ред. В.К. Тузова. М.: ВНИИЛМ. Т. 3. 200 с.
- Мещериков А.А., 2018. Анализ современных границ ареала сибирского шелкопряда в Европейской части России // Чтения памяти А.И. Ильинского: сб. докладов. Отв. ред. Гниненко Ю.И. Пушкино: ВНИИЛМ. С. 51–60.
- Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР, 1965. / Под ред. А.И. Ильинского, И.В. Тропина. М.: Лесная промышленность. 445 с.
- Нифонтов С.В., Гриднев А.Н., Савченко А.А., 2018. Прогноз динамики численности сибирского шелкопряда в Нижнеамурском лесозащитном районе Хабаровского края // Аграрный вестник Приморья. № 1(9). С. 58–60.
- Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Саха (Якутия) за 2020 год, 2021. Федеральное бюджетное учреждение “Российский центр защиты леса”, Филиал ФБУ “Рослесозащита” “Центр защиты леса Республики Бурятия”. Якутск. 167 с.
- Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Саха (Якутия) за 2021 год, 2022. Федеральное бюджетное учреждение “Российский центр защиты леса”, Филиал ФБУ “Рослесозащита” “Центр защиты леса Республики Бурятия”. Якутск. 204 с.
- Павлов И.Н., Литовка Ю.А., Голубев Д.В., Астапенко С.А., Хромогин П.В., 2018. Новая вспышка массового размножения *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. в Сибири (2012–2017 гг.): закономерности развития и перспективы биологического контроля // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 462–478.
- Рожков А.С., 1963. Сибирский шелкопряд. Систематическое положение, филогения, распространение, экономическое значение, строение и образ жизни. М.: Изд-во АН СССР. 176 с.
- Рожков А.С., 1965. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. М.: Наука. 180 с.
- Флоров Д.Н., 1948. Вредитель сибирских лесов (Сибирский шелкопряд). Иркутск: Иркутское областное издательство. 132 с.
- Харук В.И., Им С.Т., Ягунов М.Н., 2018. Миграция северной границы распространения сибирского шелкопряда // Сибирский экологический журнал. Т. 1. С. 32–44.
- Чикидов И.И., 2013. Изменение состава и структуры растительности лиственных лесов в очагах массового размножения сибирского шелкопряда в Лено-Амгинском междуречье (Центральная Якутия). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск. 24 с.
- Чикидов И.И., Борисов Б.З., Исаев А.П., 2010. Оценка площади очагов массового размножения сибирского шелкопряда в 1999–2000 гг. в Центральной Якутии по данным Spot-Vegetation // Наука и образование. № 4. С. 76–82.
- Чистяков Ю.А., Золотухин В.В., Беляев Е.А., 2016. Сем. Lasiosampidae — Коконопряды // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Т. II. Lepidoptera. Чешуекрылые. Владивосток: Дальнаука. С. 308–316.
- Шорохов П.И., 1956. Сибирский шелкопряд // Природа. № 8. С. 105–107.
- Эпова В.И., Плешанов А.С., 1995. Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской части России. Новосибирск: Наука. Сибирская издат. фирма РАН. 147 с.
- Baranchikov Y.N., Tchebakova N., Kirichenko N., Parphenova E., Korets M., Kenis M., 2010. The Siberian moth, *Dendrolimus superans sibiricus*, a potential invader in Europe? // Atlas of Biodiversity Risk. Settele J., Penev L., Georgiev T., Grabaum R., Grobelnik V., Hammen V., Klotz S., Kotarac M., Kühn I. (Eds). Sofia–Moscow: Pensoft Publishers. 164 p.
- Berman D.I., Bulakhova N.A., Alfimov A.V., Meshcheryakova E.N., 2016. How the most northern lizard, *Zootoca vivipara*, overwinters in Siberia // Polar Biology. V. 39. P. 2411–2425.

- Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Shekhovtsov S.V., 2020. Overwintering and cold tolerance in the moor frog (*Rana arvalis*) across its range // Canadian Journal of Zoology. V. 98. P. 697–706.
- Bulakhova N.A., Zhigulskaya Z.A., Gashkova L.P., Berman D.I., 2022. On cold hardiness of the egg parasitoid wasp *Telenomus tetratomus* (Thomson), 1860 (Hymenoptera, Scelionidae) – a population regulator of the Siberian moth // Journal of Hymenoptera Research. V. 91. P. 27–39.
- European Food Safety Authority (EFSA), Jeger M., Bragard C., Caffier D., Candresse T., Chatzivassiliou E., Dehnen-Schmutz K., Gilioli G., Jaques Miret J.A., MacLeod A., Navajas-Navarro M., Niere B., Parnell S., Pottting R., Rafoss T., Rossi V., Urek G., Van Bruggen A., Van der Werf W., West J., Winter S., Kirichenko N., Kertesz V., Gregoire J.C., 2018. Scientific opinion on pest categorisation of *Dendrolimus sibiricus* // Panel on Plant Health Journal. V. 16, 5301.
- European Food Safety Authority (EFSA), Baker R., Gilioli G., Behring C., Candiani D., Gogin A., Kaluski T., Kinkar M., Mosbach-Schulz O., Neri F.M., Siligato R., Stancanelli G., Tramontini S., 2019. Scientific report on the methodology applied by EFSA to provide a quantitative assessment of pest-related criteria required to rank candidate priority pests as defined by Regulation (EU) 2016/2031 // European Food Safety Authority Journal. V. 17, 5731.
- EPPO, 2005. Data sheets on quarantine pests: *Dendrolimus sibiricus* and *Dendrolimus superans* // EPPO Bulletin. V. 35. P. 390–395.
- Jeong J.S., Kim M.J., Kim S.S., Choi S.W., Kim I., 2018. DNA data and morphology suggest an occurrence of *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908 (Lepidoptera: Lasiocampidae) instead of *D. superans* Butler, 1877, in South Korea // Entomological Research. V. 48. P. 108–121.
- Kharuk V.I., Im S.T., Soldatov V.V., 2020. Siberian silkmoth outbreaks surpassed geoclimatic barrier in Siberian Mountains // Journal of Mountain Science. V. 17. P. 1891–1900.
- Kirichenko N.I., Baranchikov Y.N., Vidal S., 2009. Performance of the potentially invasive Siberian moth *Dendrolimus superans sibiricus* on coniferous species in Europe // Agricultural and Forest Entomology. V. 11. P. 247–254.
- Kirichenko N.I., Flament J., Baranchikov Y.N., Gregoire J.C., 2008. Native and exotic coniferous species in Europe – possible host plants for the potentially invasive Siberian moth, *Dendrolimus sibiricus* Tschtv. (Lepidoptera, Lasiocampidae) // EPPO Bulletin. V. 38. P. 259–263.
- Kononov A., Ustyantsev K., Wang B., Mastro V.C., Fet V., Blinov A., Baranchikov Y., 2016. Genetic diversity among eight *Dendrolimus* species in Eurasia (Lepidoptera: Lasiocampidae) inferred from mitochondrial COI and COII, and nuclear ITS2 markers // BMC Genetic. 17 (Suppl 3):157. P. 173–191.
- <https://doi.org/10.1186/s12863-016-0463-5>
- Kubasik W., Klejdysz T., Gawlak M., Czyż M., Olejniczak A., Kaluski T., 2017. Analizy zagrożenia agrofagiem (Ekspres PRA) dla *Dendrolimus sibiricus*. Poznan: Institute of Plant Protection-NRI. 22 p.
- Layne J.R. Jr., 1991. Microclimate variability and the eurythermic nature of goldenrod gall fly (*Eurosta solidaginis*) larvae (Diptera: Tephritidae) // Canadian journal of zoology. V. 69. № 3. P. 614–617.
- Lee R.E. Jr., 1991. Principles of insect low temperature tolerance // Insects at low temperature. Lee R.E Jr., Denlinger D.L (Eds). New York: Chapman & Hall. P. 17–46.
- Lee R.E. Jr., 2010. A primer on insect cold-tolerance // Low temperature biology of insects. Denlinger D.L., Lee R.E. Jr. (Eds). New York: Cambridge University Press. P. 3–34.
- Lee R.E. Jr., Chen C., Denlinger D.L., 1987. A rapid cold-hardening process in insects // Science. V. 238. № 4832. P. 1415–1417.
- Möykkynen T., Pukkala T., 2014. Modelling of the spread of a potential invasive pest, the Siberian moth (*Dendrolimus sibiricus*) in Europe // Forest ecosystems. V. 1. P. 10.
- R Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>.
- Salt R.W., 1936. Studies on the freezing process in insects. Minnesota: University of Minnesota Agricultural Experiment Station. 41 p.
- Salt R.W., 1961. Principles of insect cold-hardiness // Annual Review of Entomology. V. 6. P. 55–74.
- Shao Y., Feng Y., Tian B., Wang T., He Y., Zong Sh., 2018. Cold hardiness of larvae of *Dendrolimus tabulaeformis* (Lepidoptera: Lasiocampidae) at different stages during the overwintering period // European Journal of Entomology. V. 115. P. 198–207.
- Sinclair B.J., Alvarado L.E.C., Ferguson L.V., 2015. An invitation to measure insect cold tolerance: Methods, approaches, and workflow // Journal of Thermal Biology. V. 53. P. 80–197.
- Somme L., 1982. Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods // Comparative Biochemistry and Physiology A.V. 73. P. 519–543.
- VKM, Rafoss T., Flø D., Sundheim L., Wendell M., Brodal G., Ergon Å., Magnusson C., Sletten A., Solheim H., 2018. Pest risk assessment of *Dendrolimus sibiricus* and *Dendrolimus superans* // VKM report. V. 8. Opinion of the Panel on Plant Health of the Norwegian Scientific Committee for Food and Environment. Oslo: VKM. 69 p.
- Zeng J.P., Ge F., Su J.W., Wang Y., 2008. The effect of temperature on the diapause and cold hardiness of *Dendrolimus tabulaeformis* (Lepidoptera: Lasiocampidae) // European Journal of Entomology. V. 105. P. 599–606.

COLD HARDINESS AND OVERWINTERING CONDITIONS OF LARVAE OF THE SIBERIAN MOTH, *DENDROLIMUS SIBIRICUS* (LEPIDOPTERA, LASIOCAMPIDAE) FROM CENTRAL YAKUTIA'S POPULATION

N. A. Bulakhova^{1*}, E. N. Meshcheryakova^{1**}, A. P. Burnasheva^{2***},
Yu. V. Ermakova^{2****}, N. N. Vinokurov^{2*****}, D. I. Berman^{1*****}

¹ Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia

² Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Yakutsk, 677000 Russia

*e-mail: sigma44@mail.ru

**e-mail: kameshky@mail.ru

***e-mail: a_burnacheva@mail.ru

****e-mail: yermakova68@mail.ru

*****e-mail: n_vinok@mail.ru

***** e-mail: dber@yandex.ru

The Siberian moth, *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov 1908, is a dangerous pest of the conifer family Pinaceae that inhabits the Asian part of Russia, northern Kazakhstan, Mongolia, China and the Korean Peninsula. Its range is gradually expanding both westwards and northwards: the species is currently recorded at 46°–47° E over the Eastern European Plain, around 60° N in the Krasnoyarsk Krai and at 63° N in the Republic of Sakha (Yakutia). A number of studies have been devoted to predicting further dispersal of *D. sibiricus*, but the assessment of the pest's invasion potential is hampered, among other things, by insufficient information on the requirements of the overwintering stage (larvae) to winter conditions. We evaluated the main features of pest biology, determined the cold hardiness of its larvae, and revealed the temperature conditions in the wintering places at the northeastern limit of its distribution in Central Yakutia. The average supercooling point of larvae was $-18.5 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, being significantly different ($p \leq 0.05$) between individuals of younger (II–III and III–IV) and older (IV–IV) instars: -20.0 ± 0.6 and $-18.8 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$, vs $-16.7 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$, respectively. A prolonged (2 days) stay at -15.5°C leads to death of 53% individuals, 63% mortality at -17.5°C and already 91% at -20°C . Comparing larval cold hardiness and the temperatures in hibernation horizons in one of the coldest regions within the natural range of the pest shows suitability of large areas of Yakutia for *D. sibiricus* survival, especially currently due to climate warming.

Keywords: pest, ecology, distribution, Siberia