

УДК 630.1; 630*181

ИЗУЧЕНИЕ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ В ДУБРАВАХ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСНОГО МАССИВА

© 2024 г. В. В. Рубцов^{а, *}, И. А. Уткина^а

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: vrubtsov@mail.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 25.04.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Насекомые-филлофаги являются неотъемлемым компонентом лесных биогеоценозов и играют важную роль в их функционировании. Некоторые виды насекомых, питающихся листвой, периодически дают вспышки массового размножения, оказывая большое прямое и косвенное влияние на насаждения. При неоднократных сильных повреждениях листвы это иногда приводит даже к гибели деревьев и насаждений. Выполнен обзор исследований насекомых-филлофагов в дубравах Теллермановского лесного массива на протяжении нескольких десятилетий, главным образом в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН, их приуроченности к типам леса и фенологическим формам дуба черешчатого. Приведены особенности нескольких вспышек размножения трех видов филлофагов – зимней пяденицы, непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки, зафиксированных на территории лесничества за время его существования.

Ключевые слова: дуб черешчатый, насекомые-филлофаги, дубравы Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН, вспышки массового размножения.

DOI: 10.31857/S0024114824060081, **EDN:** NUXHJF

Теллермановский лесной массив в лесостепной зоне на востоке Воронежской области был выбран академиком В.Н. Сукачевым как эталон широколиственного леса на южном пределе существования высокопродуктивных нагорных лесов России. Поэтому именно здесь в 1944 г. было создано Теллермановское опытное лесничество (далее ТОЛ). Еще в конце XIX в. Лесным департаментом России в этом месте было организовано Опытное лесничество, где прошли последние годы жизни известного русского лесовода Г.А. Корнаковского, создателя особого способа рубок в дубовых лесах, способствующих их восстановлению. История возникновения дубрав Теллермановского леса начиная с XVI в. и динамика изменения участия дуба черешчатого в них в зависимости от интенсивности антропогенных воздействий подробно изложены М.Г. Романовским в коллективной монографии «Экосистемы Теллермановского леса» (2004) и В.Г. Стороженко с соавторами (2022).

На территории ТОЛ площадью 2025 га встречаются основные ландшафтно-рельефные особенности и типы растительного покрова всего Теллермановского массива, площадь которого около 42000 га: снытьево-осоковые, осоково-снытьевые ясеневые дубравы I-II классов

бонитета на темно-серых лесных почвах; предсклоновые леса III-V классов бонитета, которые перед южными склонами замещают степные солонцовые поляны; склоновые полевокленовые и бересклетовые дубравы III-IV классов бонитета на более легких суглинках и супесях; ландышевые и ландышево-ежевичные дубравы II-III классов бонитета – одни из очень немногих сохранившихся в Европе массивов пойменных дубрав семенного происхождения.

В настоящее время перестойные 200-280-летние нагорные дубравы на 250 га площади лесничества имеют статус «Памятник природы Воронежской области», присвоенный им в 1986 г.

В ТОЛ в нагорных дубравах преобладает позднезрелая феноформа дуба, а в пойменных дубравах – ранозрелая. Часто обе феноформы дуба растут совместно – отдельными деревьями, группами деревьев или относительно небольшими участками.

По современным представлениям, массовые размножения филлофагов тесно связаны с факторами, вызывающими потерю устойчивости экосистем. Теоретические аспекты этих процессов в отечественной литературе наиболее подробно рассматривал П.М. Рафес (1964, и др.). Потеря устойчивости насаждений происходит под

влиянием неблагоприятных абиотических и биотических факторов. В последнее время в этих процессах сильно возрастает роль антропогенных факторов. Вспышки массового размножения филлофагов вызывают разнообразные многочисленные изменения в биогеоценозе — как обратимые, так и необратимые, которые описаны во многих работах (Воронцов и др., 1967; Молчанов, 1975; Иерусалимов, 2004; Уткина, Рубцов, 2023; и др.).

В ТОЛ — в настоящее время филиале Института лесоведения РАН — исследования динамики численности насекомых и взаимодействия дуба с насекомыми-филлофагами, питающимися листвой, начались вскоре после его создания. А.С. Моравская (1954) отмечает, что к этому времени работ по энтомофауне Теллермановского лесного массива почти не было, а обобщающие публикации отсутствовали. Первые публикации с результатами таких работ в ТОЛ появились во второй половине 1950-х — начале 1960-х гг. А.С. Моравская изучала видовой состав насекомых, питающихся листвой дуба и вяза (Моравская, 1954, 1957, 1975), а также проводила детальные наблюдения за популяцией зимней пяденицы (Моравская, 1960). В 1960-1970-х гг. наблюдения за филлофагами были продолжены Н.Н. Рубцовой (1974, 1978, 1981; и др.), с середины 1970-х — с участием В.В. Рубцова (Рубцов, Рубцова, 1984), с середины 1980-х — с участием И.А. Уткиной (Рубцов и др., 1989; Рубцов, Уткина, 2007, 2008; и др.). Г.Е. Королькова выполнила уникальные опыты в природе для оценки

влияния орнитофауны на плотность популяций листогрызущих насекомых (Королькова, 1963).

А.С. Моравская в 1952-1960 гг. в ТОЛ выявила 227 видов вредителей листвы, из них на дубе — 184 вида (Моравская, 1957, 1975). Преобладали чешуекрылые (90 видов) и жесткокрылые (28 видов). При этом видовой состав насекомых, повреждающих листву ранней и поздней фенологических форм дуба, в основном одинаков. Однако численность отдельных видов вредителей на разных формах дуба различна: на деревьях дуба ранней формы более многочисленны филлофаги ранневесеннего комплекса.

Кроме основных вредителей, в ТОЛ, как и везде на дубе, распространено множество других видов филлофагов, не достигающих опасной для насаждений плотности популяций в связи с особенностями биологии и экологии каждого вида, хорошей регуляции их численности или в силу неконкурентоспособности с массовыми видами. Многочисленны различные листовертки, совки, моли, голубянки, пяденицы-шелкопряды, огневки и др. В определенные годы численность некоторых из них заметно возрастает, но очаги массового размножения не образуются.

В настоящей публикации наиболее детально проанализирована динамика численности, особенности развития и вредоносность трех основных хозяйственно значимых насекомых-филлофагов: непарного шелкопряда, зеленой дубовой листовертки, зимней пяденицы (рис. 1). Особое внимание уделено повреждению насекомыми разных фенологических форм дуба,

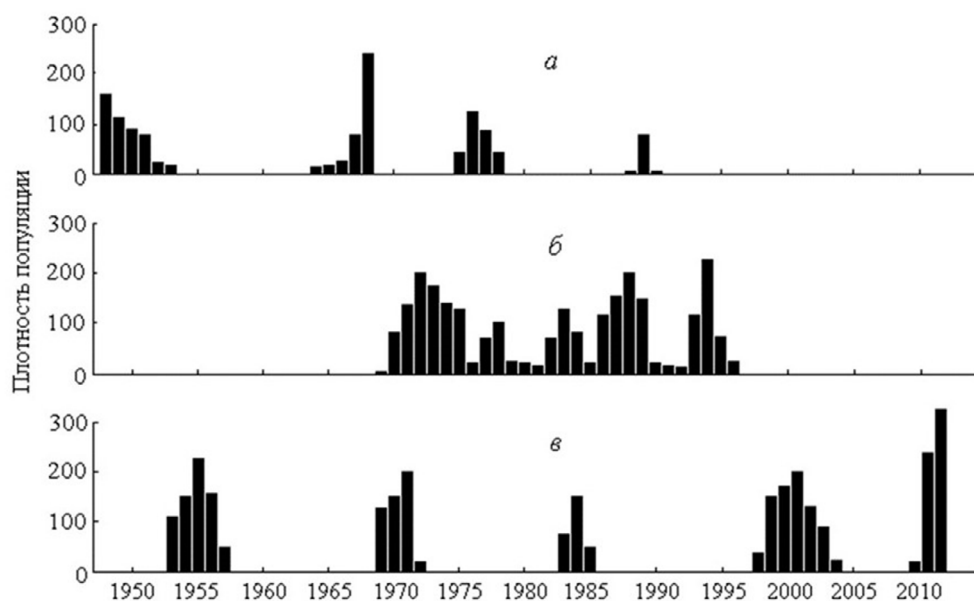


Рис. 1. Динамика численности некоторых насекомых-филлофагов, размножавшихся в массе в Теллермановской дубраве за последние 70 лет: а — непарный шелкопряд, число кладок яиц на 50 дер.; б — зеленая дубовая листовертка, число кладок яиц на 5 пог. м ветвей; в — зимняя пяденица, число бабочек-самок на 1 дер. (По: Рубцов, Уткина, 2019).

преимущественно ранней, так как обычно именно ее листва повреждается чаще и сильнее. В 1970–1980-х гг. наблюдения проводили на фоне происходящего усыхания дубрав, для которого воздействие листогрызущих вредителей — один из ключевых факторов (Рубцов, Рубцова, 1984; Рубцов и др., 1989).

Состояние дубрав и прирост древесины дуба в межвспышечные периоды — постоянный объект наблюдений сотрудников ИЛАН и ТОЛ (Дубравы лесостепи..., 1975; Состояние дубрав..., 1989; Каплина, Селочник, 2015; Селочник, 2015; Каплина, 2019; Стороженко и др., 2022; и др.).

Наши наблюдения выполнялись в разных типах дубрав ТОЛ. Выбор конкретных типов леса и участков проведения работ осуществляли в зависимости от наличия в них очагов размножения листогрызущих насекомых, приводящих к существенному повреждению листвы деревьев. В разные годы это были: пойменная ландышево-ежевичная дубрава (квартал 47, состав — 10Дпч + Яс, Лпм; квартал 21, состав — 10 Дпч); солонцеватая дубрава (квартал 29, состав — 10Дпч + Яс); солонцовая дубрава (квартал 18, состав — 10Дпч; квартал 46, состав — 10Дпч + Яс); бересклетовая дубрава (квартал 54, состав — 10Дпч + Яс, Кло); ясеневая снытево-осоковая дубрава (кварталы 5–7, состав — 10Дпч, ед. Яс; кварталы 16 и 17, состав — 5Яс3Кло1Лпм1Дч) и др.

Для ежегодной оценки степени повреждения листвы и состояния насаждений на разных участках лесничества было маркировано около 900 деревьев дуба различных феноформ, классов роста и категорий состояния. Для сравнительного анализа на каждом участке подбирали деревья с разной степенью повреждения листвы, по возможности близкие по таксационным показателям и растущие недалеко друг от друга. Глазомерную оценку степени дефолиации крон деревьев делали в период завершения кормления филлофагов — начала их окукливания. Основа методики — периодическое срезание учетных ветвей длиной 1 м из трех слоев крон деревьев, подобранных в самом начале вегетации. В период кормления гусениц спиленные ветви сразу же на дереве помещали в полотняные мешки и спускали на землю. Для каждой ветви определяли: степень дефолиации, число, свежую и сухую массу насекомых разных видов с учетом фаз их развития; число съеденных, поврежденных и неповрежденных распустившихся почек; число и длину побегов с объединенными листьями и облиственными; на каждом облиственном побеге — число целых и поврежденных листьев; длину ста (или меньшего, имеющегося в наличии числа) целых листьев; свежую и сухую массу целой и поврежденной листвы; площадь листовой поверхности целой и поврежденной листвы (методом высечек или бумажных отпечатков);

число непроросших почек — запасных и спящих; число отросших побегов — из запасных, спящих и молодых почек; те же показатели для отросших побегов и листьев, что и для весенних; длину и средний диаметр ветвей, отходящих от осевой метровой ветви.

Математическую обработку полученных данных производили как стандартными статистическими методами, так и с помощью специально разработанных моделей и программ (Рубцов, Рубцова, 1984; Рубцов, Уткина, 2008).

Зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.) — хорошо изученный вид, биологии и экологии которого посвящено множество работ в разных странах, в том числе в России (Уткина, Рубцов, 2015). Информация о вспышках массового размножения зимней пяденицы в Теллермановской дубраве до 1950 г. отсутствует, с 1949 г. по настоящее время в ТОЛ зафиксированы пять вспышек ее массового размножения: 1952–1956 гг., 1969–1972 гг., 1982–1987 гг., 1997–2004 гг., 2009–2012 гг. (рис. 1). Их изучали в 1952–1956 гг. А.С. Моравская (1960) и Г.Е. Королькова (1963); в 1969–1972 гг. — Н.Н. Рубцова (Рубцов, Рубцова, 1984); в 1982–1987 гг., 1997–2004 гг., 2009–2012 гг. — В.В. Рубцов и И.А. Уткина (2008, 2011, 2014).

Характерная периодичность вспышек размножения зимней пяденицы в этом регионе — 13–15 лет, при этом высокая плотность популяции, сопровождающаяся обычно сильным и значительным повреждением листвы, наблюдается в течение трех и более лет.

Хотя зимняя пяденица повреждает многие породы деревьев, очаги ее массового размножения в ТОЛ всегда оказывались приуроченными к насаждениям дуба ранней формы и вяза. В Теллермановской дубраве вспышка численности этого филлофага начинает развиваться в пойменных лесах (дубняк злаковый, вязовник злаковый, ландышево-ежевичные дубравы), где повреждаются преимущественно деревья дуба ранней формы и вяза, а также единично встречающиеся дикие яблони и груши. Затем формируются вторичные очаги на склонах р. Хопер (бересклетовые и полевокленовые дубравы) и в нагорных солонцовых и солонцеватых дубравах. Размещение очагов определяется расположением основных кормовых пород зимней пяденицы.

Периоды развития гусениц зимней пяденицы и другого распространенного в дубравах филлофага — зеленой дубовой листовертки — практически совпадают, но у пяденицы он на несколько дней короче. Поэтому она получает некоторое преимущество, существенное при межвидовой конкуренции в условиях перенаселенности. Близки и показатели массы гусениц этих видов перед окукливанием.

Детально биология и экология зимней пяденицы были изучены в Теллермановской дубраве А.С. Моравской в период массового размножения этого вида в 1952–1956 гг. (Моравская, 1960). По ее данным, и наши наблюдения это подтверждают, гусеницы пяденицы не всегда начинают повреждать листву в верхней части крон деревьев, перемещаясь в процессе кормления вниз. Часто у опушечных и отдельно стоящих деревьев нижняя часть крон бывает повреждена сильнее верхней. Это связано с различным световым и тепловым режимом крон у затененных и хорошо освещенных деревьев. Характерная длительность развития гусениц в этом регионе – 20–25 суток. Их массовое окукливание начинается в конце мая в подстилке и верхнем 10-сантиметровом слое почвы, как правило, под кроной дерева, листвой которого они питались.

А.С. Моравская отмечает, что в литературе нет данных о вспышках массового размножения зимней пяденицы в Теллермановском лесном массиве, по информации лесной охраны, начиная с 1931 г. она не была зарегистрирована как угрожающий насаждениям вредитель. По результатам своих наблюдений А.С. Моравская сделала вывод, что наиболее благоприятны для развития и размножения зимней пяденицы, независимо от типа леса, средневозрастные древостой, а совершенно неблагоприятны загущенные молодняки со степенью сомкнутости крон 1.0. При этом значение биотических факторов в жизнедеятельности этого вида заметно меньше, чем у других филлофагов, вследствие его биологии: гусеницы отрождаются ранней весной и развиваются менее месяца, с июня по октябрь зимняя пяденица находится в стадии куколки и пребывает в почве – труднодоступном месте для естественных врагов. Решающую роль в подавлении вспышки численности этого вида сыграли сильные морозы зимой 1956 г., которые привели к почти полной гибели яиц (Моравская, 1960).

В 1969–1972 гг. массовое размножение зимней пяденицы в пойме проходило в комплексе с кольчатым шелкопрядом и зеленой дубовой листоверткой, которая в это время доминировала здесь и была наиболее конкурентоспособна с пяденицей. В нагорных солонцовых и солонцеватых, склоновых бересклетовых и полевокленовых дубравах в эти годы пяденица практически не повреждала листву. В комплексе листогрызущих насекомых численность пяденицы была максимальной в 1971 г., доля ее гусениц составляла в разных участках поймы 22–43% (Рубцов, Рубцова, 1984). В этот год перенаселенность филлофагов в пойменных дубравах была очень высока и привела к массовой гибели гусениц из-за недокорма, вследствие межвидовой и внутривидовой конкуренции, сочетавшейся с поздними весенними заморозками, после которых третья часть листвы

дуба погибла. Кольчатый шелкопряд в этот год погиб полностью, а зимняя пяденица и листовертки сохранились лишь по окраинам первичного очага. Эти факторы послужили основной причиной затухания вспышки массового размножения пяденицы. В 1972–1975 гг. возникли ее вторичные очаги в других типах леса, чему способствовали очень жаркие и засушливые летние периоды 1971–1972 гг. Паразиты и хищники, а также птицы на численность зимней пяденицы сильного влияния не оказывали, как и в предыдущую вспышку (Королькова, 1963).

В 1980-е гг. численность зимней пяденицы достигала значительно больших значений, чем численность зеленой дубовой листовертки, и носила характер массового размножения в пойме, бересклетовых (на склонах к р. Хопер), солонцовых и солонцеватых дубравах. Значительный рост ее численности наблюдался в 1982 г., когда на отдельных участках поймы листва в кронах деревьев дуба и вяза была повреждена на 25–50%. В 1983 г. появились очаги со средней дефолиацией крон 80% в пойме (значительная часть деревьев до 100%) и 40–50% – в солонцеватых, солонцовых и бересклетовых дубравах на склонах юго-восточной экспозиции. В 1984 г. очаг зимней пяденицы в комплексе с листовертками сильно разросся, охватил всю пойму, бересклетовые, солонцеватые и солонцовые дубравы. В эту вспышку существенно (до 70%) были повреждены деревья дуба ранней формы в нагорной снытево-осоковой дубраве, сформированной главным образом деревьями поздней и промежуточных форм дуба. В этом году гусеницы зимней пяденицы и зеленой дубовой листовертки имели пониженный вес, что свидетельствует о нехватке корма. Однако перенаселенность была лишь на деревьях с дефолиацией крон, близкой к 100%. В 1985 г., после морозной зимы, наблюдалось резкое снижение численности популяции (Рубцов и др., 1989). В период этой вспышки численности зимней пяденицы в течение нескольких лет с помощью клеевых колец изучали особенности лёта бабочек (рис. 2). Учеты бабочек вели в 1984 г. на 120 деревьях, в 1985–1987 гг. – на 60 деревьях. Среднее число бабочек на одно дерево сильно различалось в разных типах леса и в отдельных кварталах в течение всего периода лёта (Рубцов и др., 1989), что хорошо согласуется с мозаичностью повреждений листвы на территории поймы и характерно для перманентной вспышки филлофагов. Проводимые несколько лет вскрытия бабочек-самок позволили установить количественную связь между их весом и плодовитостью (числом сформированных яиц). Эта связь линейная, практически неизменна в разных типах леса и в разные годы. Она может быть использована для упрощенных методов

определения плодovitости популяции и прогноза степени дефолиации.

В это же время вспышку массового размножения зимней пяденицы в лесостепи детально изучал В.В. Дубровин (1987, 1990), позднее разработавший таблицу для определения объема выборки с целью получения с заданной точностью оценок средней численности бабочек-самок.

Массовое размножение зимней пяденицы в 1997–2004 гг. было особенно затяжным. Отчасти это связано с тем, что отсутствовало сплошное объедание листвы на значительных площадях, хотя дефолиация некоторых деревьев приближалась к 100% (рис. 3). Существенной межвидовой и внутривидовой конкуренции не наблюдалось. В этот период началось интенсивное размножение дубовой широкоминирующей моли.

Последняя вспышка массового размножения зимней пяденицы происходила в ТОЛ в 2009–2012 гг. Она имела ряд особенностей (Рубцов, Уткина, 2014). Основные из них: 1) интервал между окончанием предыдущей вспышки и началом последней составил всего 5 лет (соответственно 2004 и 2009 гг.), тогда как ранее он всегда был 10–11 лет, а между кульминациями вспышек – 13–15 лет; 2) вспышка была очень краткосрочной (2009–2012 гг.), причем значительное нарастание плотности популяции началось только в 2010 г., а в январе 2012 г. яйцекладки бабочек практически полностью погибли из-за сильных морозов; 3) в течение этой кратковременной вспышки было два периода с экстремальными погодными условиями – исключительно жаркое лето 2010 г., когда проходило развитие куколок, и зима 2012 г. с длительным периодом очень низких температур воздуха; 4) вспышка развивалась на фоне массового размножения другого вредителя листвы дуба – дубовой широкоминирующей моли.

Значительный интерес представляют особенности повреждения листвы разных фенологических форм дуба в Теллермановской дубраве в периоды одновременного размножения дубовой широкоминирующей моли и зимней пяденицы – единственного листогрызущего вида, дважды массово размножавшегося параллельно с молью на территории ТОЛ в последние годы: в 1997–2004 гг. и 2009–2012 гг. (Рубцов, Уткина, 2014; Уткина, Рубцов, 2019; и др.).

При совместном произрастании ранней и поздней фенологических форм дуба черешчатого наблюдается ряд особенностей их дефолиации в течение вегетационного периода в зависимости от видов насекомых-филлофагов, повреждающих листву. Так, при одновременном массовом размножении дубовой широкоминирующей моли и зимней пяденицы, что происходило в рассматриваемый период в ТОЛ, особенности



Рис. 2. Бабочки зимней пяденицы, прилипшие к клеевому кольцу: самцы – с крыльями, самки – с рудиментарными крылышками.



Рис. 3. Дерево дуба с дефолиацией кроны 90% в пойменной ландшафтно-ежевичной дубраве в мае 2002 г.

дефолиации отмечают у обеих фенотипов дуба. Они обусловлены прежде всего тем, что значительно поврежденную пяденицей первичную листву ранней формы дуба моль не заселяет и начинает минирование листьев дуба поздней и промежуточных форм, не поврежденных пяденицей, увеличивая уровень их дефолиации. После окукливания пяденицы, при появлении на раннем дубе нежной регенеративной листвы, моль, как правило, успешно ее осваивает. Деревья дуба при этом испытывают более продолжительное и интенсивное повреждение листвы разных поколений, что сказывается на их текущем состоянии и дальнейшем развитии. При этом прямых конкурентных отношений между зимней пяденицей и молью в сложившейся ситуации нами не наблюдалось из-за особенностей биологии и фенологии их развития. В то же время при высокой плотности популяции пяденицы она оказывает определенное давление на популяцию моли, лишая ее возможности питаться весенней листвой дуба ранней формы.

Зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.) — широко распространенный вредитель листвы дубрав. В нашей стране динамику численности ее популяций, различные аспекты биологии и экологии изучали многие специалисты. Вспышки численности листовертки продолжительны, порой принимают перманентный характер. Наиболее благоприятны для ее существования условия лесостепи. В ТОЛ массовые размножения листовертки наблюдались в 1951–1956 гг., 1964–1965 гг., 1969–1978 гг., 1982–1989 гг., 1993–1996 гг. (рис. 1). На основании обобщения анализа собственных полевых материалов и литературных источников была построена математическая модель динамики численности популяции листовертки (Рубцов, Рубцова, 1984), в которой механизм развития вспышки ее численности трактуется согласно синтетической теории Швердтфегера-Викторова.

Гусеницы и яйцекладки зеленой дубовой листовертки весьма устойчивы к воздействию неблагоприятных биотических и абиотических факторов. В определенных фазах градиционного цикла велика гибель куколок (до 90%) от энтомофагов и иногда болезней. Периодически происходит массовая гибель яйцекладок зимой. Обычно это бывает, когда температуры воздуха опускаются ниже среднеегодового значения из абсолютных минимумов. Многолетнее изучение популяции зеленой дубовой листовертки с применением методов математического моделирования динамики ее численности позволило сделать следующие выводы: 1) колебания численности популяции листовертки происходят под действием большого числа разнообразных модифицирующих и регулирующих факторов, последние из которых обычно не образуют

эффективный и гибкий механизм отрицательной обратной связи, что предопределяет длительность вспышек размножения этого вида, часто принимающих перманентный характер; 2) для динамики численности популяции листовертки характерен продромальный или эруптивный тип (Рубцов, Рубцова, 1984; Рубцов, Уткина, 2008).

При изучении листовертки в ТОЛ на основании летних рекогносцировочных обследований и учетов по яйцекладкам определяли очаги ее массового размножения, их площадь в разные годы. Подсчет числа яйцекладок проводили по учетным ветвям, взятым в разных частях крон специально подобранных деревьев — характерных для насаждений, средних по таксационным показателям и по строению крон. При детальном обследовании гусениц и куколок (отдельно здоровые, больные и паразитированные) регулярно учитывали в период их развития по 2–3 ветвям с каждого дерева на 50–100 побегах с ветви. Такая методика позволяла учесть смертность популяции на разных стадиях развития, фенологические сроки развития фаз вредителя, плотность его популяции, территориальное перемещение очагов в лесничестве (Ефремова, 1973; Рубцов, Рубцова, 1984; Марков, 1992).

Основными факторами динамики численности популяции зеленой дубовой листовертки являются следующие модифицирующие и регулирующие факторы.

Модифицирующие факторы — это метеорологические факторы, прямое и косвенное влияние которых на популяцию листовертки наиболее существенно проявляется в виде: а) сильных зимних морозов, когда температура воздуха ниже значений, равных среднему из абсолютных минимумов, что вызывает гибель яиц листовертки и сказывается на выживаемости ее энтомофагов; б) теплой засушливой погоды в период фазы гусеницы, что способствует улучшению кормовых свойств листвы, быстрому развитию гусениц, увеличению их выживаемости и плодовитости бабочек; в) характера (численных значений и особенностей распределения) температур воздуха зимой и в ранневесенний период, который определяет ход эмбрионального развития листовертки и почек дуба и иногда сильно влияет на выживаемость гусениц; г) весенних заморозков, приводящих к гибели почек и листвы и увеличивающих смертность гусениц листовертки (1971, 1981 гг.).

Регулирующие факторы связаны с внутривидовой конкуренцией, обладают высоким порогом активности и оказывают существенное регулирующее воздействие при перенаселенности. Для зеленой дубовой листовертки это снижение плодовитости и бесплодие бабочек-самок, а также миграции, увеличивающие смертность особей и

выравнивающие плотность популяции. Меньшим порогом активности обладают биоценотические регуляторные механизмы. Важная роль здесь принадлежит энтомофагам, видовой состав которых в Теллермановской дубраве очень богат. Определенная регулирующая роль принадлежит птицам и периодически болезням, которые распространяются, как правило, при холодной дождливой погоде в период фазы гусеницы. Иногда на состояние популяции зеленой дубовой листовертки влияют межвидовые конкурентные отношения, как, например, в 1971–1972 гг. и в 1980-е гг. при массовом размножении в пойме зимней пяденицы.

Зеленая дубовая листовертка очень хорошо адаптирована к своему кормовому растению — дубу ранней фенотипической формы. Устойчивости очагов ее массового размножения способствуют большая продолжительность фазы яйца (10,5 месяцев), почти неуязвимой для энтомофагов, хищников, болезней; расположение кладок яиц в местах, хорошо прогреваемых солнцем, что обеспечивает возможность развития эмбриона в зимний и ранневесенний периоды и его синхронность с развитием почек; краткость развития активных фаз; большая разновозрастность в фазах, исключая одновременную гибель особей от неблагоприятных факторов; относительная устойчивость к болезням; сложность эмбрионального развития, предотвращающая преждевременное (осенью и весной) отрождение гусениц; способность гусениц обходиться мелкими огрызками листьев в условиях перенаселенности; высокая конкурентоспособность с другими видами филлофагов, развивающихся медленнее.

Методические вопросы движения численности популяции листовертки и факторы, влияющие на ее развитие, детально изучала В.А. Ефремова (1973), роль энтомофагов и болезней — В.С. Знаменский (Знаменский, 1972; Знаменский, Куприянова, 1980). Динамику численности зеленой дубовой листовертки в порослевых дубравах при разных экологических условиях изучал Н.И. Лямцев (2006).

Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) — самый опасный и распространенный вредитель дубрав и многих других лесонасаждений. Его изучению посвящено огромное количество работ. Он распространен и очень хорошо приспособлен к жизни в самых различных климатических условиях. Непарный шелкопряд — полифаг, повреждает при питании гусениц несколько сот древесных и кустарниковых пород, регулярно дает вспышки массового размножения, цикличность которых на юге лесостепной зоны составляет в среднем 9–11 лет. С 1923 г. в Теллермановской дубраве зафиксированы и описаны разными авторами семь таких размножений, в ТОЛ — четыре (1948–1951 гг., 1967–1968 гг., 1976–1978 гг., 1986–1990 гг.) (рис. 1).

Здесь вспышка всегда начинается в нагорных насаждениях, затем переходит в пойму.

Жизненность непарного шелкопряда определяется в значительной степени его способностью к миграционному расселению на большие расстояния. Известно также, что гусеницы этого вредителя интенсивно питаются, быстро растут и при массовом размножении подавляют полноценное развитие очень быстро развивающихся гусениц листоверток и пядениц. Н.И. Лямцев, много лет изучающий непарного шелкопряда, отмечает, что «в оптимальных экологических условиях, таких как засушливый климат, ослабленные и простые по структуре насаждения, популяция непарного шелкопряда характеризуется более высоким средним уровнем численности, меньшей максимальной плотностью популяции и амплитудой колебаний, значительно более высоким уровнем минимальной плотности популяции, отсутствием длительных межвспышечных периодов» (Лямцев, 2013, стр. 86).

Сильное размножение непарного шелкопряда было в Теллермановской дубраве в 1923–1926 гг. Эту и следующую вспышку в 1934–1936 гг. наблюдали А.И. Ильинский и А.И. Кобозев (1939). О большом размножении непарного шелкопряда в 1940–1943 гг. сообщает А.Т. Вакин (1954). В ТОЛ массовое размножение непарного шелкопряда в 1948–1951 гг. и 1967–1968 гг. исследовали А.А. Молчанов (1971, 1975) и А.С. Моравская (1975). Решающую роль в подавлении численности во время второй вспышки сыграли паразитические мухи и перепончатокрылые энтомофаги, хищные насекомые и птицы. Листву объедали полностью, масса новой листвы после рефолиации была гораздо меньше массы весенней листвы, в старовозрастных дубравах — в три раза. Вспышка размножения была подавлена сильными продолжительными морозами зимой 1968/1969 гг., губительными для яйцекладок, размножением мышевидных грызунов, хищными и паразитическими насекомыми.

При вспышке численности непарного шелкопряда в 1976–1978 гг. средняя заселенность дубрав вредителем была заметно ниже, чем в предыдущие вспышки (Рубцов, Рубцова, 1984). Максимальная дефолиация зафиксирована в 1978 г., когда сильно повреждались пойменные насаждения, нагорные дубравы с примесью дуба ранней формы, бересклетовые и солонцеватые дубравы на склонах юго-восточной экспозиции. В этот год в популяции уже было много больных и зараженных паразитами гусениц и куколок, и в 1979 г. вспышка практически прекратилась.

Ежегодными рекогносцировочными обследованиями в 1986 г. было отмечено небольшое нарастание численности шелкопряда и выявлены резервации кладок яиц (Рубцов, Уткина, 1998, 2008). Это послужило началом изучения последней

зарегистрированной в ТОЛ вспышки численности непарного шелкопряда (1986–1990 гг.). В 1987–1988 гг. происходил активный рост плотности популяции, которая достигла максимума в 1989 г. Очень высокой плотности кладок яиц в эту вспышку не наблюдали. Однако на отдельных деревьях в 1986 г. насчитывали до 20–30 яйцекладок. Организованная в ТОЛ в 1987–1990 гг. комплексная борьба (трехкратная обработка резерваций яйцекладок смесью керосина с отработанным маслом, авиаобработка очагов лепидоцидом) позволила сильно ограничить размножение и расселение шелкопряда, не допустить высокой степени дефолиации крон и предохранить насаждения от гибели. В это же время в территориально граничащем с опытным лесничеством Теллермановском мехлесхозе после 2–3-кратной дефолиации крон непарным шелкопрядом в 1989–1991 гг. возникли значительные по площади очаги интенсивного усыхания дуба; на отдельных участках гибель достигала 60–70% деревьев. В год кризиса популяции (1990) в насаждениях лесхоза на отдельных деревьях дуба на нижних 3-метровых участках стволов насчитывалось до 420 куколок непарного шелкопряда. После 100%-ной дефолиации его гусеницы опустились из крон вниз и окуклились. Следует отметить, что засухи (даже воздушной) в годы максимальной дефолиации листвы не было, и значительная гибель дуба в лесхозе вызвана, безусловно, деятельностью непарного шелкопряда.

В 1998 г. в ТОЛ непарный шелкопряд опять появился. При рекогносцировочном обследовании 1999 г. его гусеницы встречались единично, плотность популяции составляла осенью в среднем 1 яйцекладка на 200 деревьев. Однако развития вспышка не получила, и уже в 2000 г. и позже гусеницы и яйцекладки практически отсутствовали. В Теллермановской дубраве за пределами ТОЛ позднее отмечали краткосрочные локальные вспышки непарного шелкопряда. Динамику численности непарного шелкопряда при низкой плотности популяции специально изучал Ф.Н. Семеновский (1973).

Другие вредители листвы. Небольшие локальные очаги кольчатого шелкопряда (*Malacosoma neustria* L.) были отмечены в ТОЛ в 1952–1954 гг. (Моравская, 1975). Позднее, в 1970–1971 гг., наблюдался его очаг площадью 150 га в пойме в комплексе с зеленой дубовой листоверткой и зимней пяденицей (Рубцов, Рубцова, 1984). Паразитами и болезнями гусениц и куколок, а также птицами кольчатый шелкопряд был уничтожен. Одного из самых опасных листогрызущих филофагов лесостепных и степных дубрав – дубовую хохлатку (*Notodonta anceps* Goeze.) наблюдала в ТОЛ в 1951 г. и в 1959–1960 гг. Г.Е. Королькова (1963). В Теллермановском лесном массиве ее

изучали И.П. Тудор и Е.Г. Мозолевская (Тудор, 1964; Мозолевская, Тудор, 1967). Сильное и продолжительное размножение хохлатки (1957–1965 гг.) было в соседнем с ТОЛ Теллермановском мехлесхозе, где ее изучал Е.Н. Иерусалимов (2004, 2006). В опытном лесничестве она повреждала в нескольких кварталах древостои разного возраста, главным образом поздний дуб в нагорной дубраве.

А.С. Моравская (1975) и Н.Н. Рубцова (Рубцов, Рубцова, 1984) перечисляют в своих работах комплексы многоядных листоверток, пядениц-шелкопрядов и совок, тлей и орехотворок. Различные виды листоверток встречаются в ТОЛ в нагорных и пойменных дубравах, повреждая дуб и многие другие породы. Для пядениц-шелкопрядов и совок характерным местообитанием являются пойменные дубравы, в которых они питаются лиственной ранораспускающихся пород, в основном дубом ранней формы и ильмовыми. Развитие гусениц происходит быстро. Для многих тлей свойственны периодические массовые размножения, которые развиваются очень быстро, и популяции достигают огромной численности. Это отмечает А.С. Моравская (1959), выявившая в ТОЛ шесть видов тлей. Различные виды орехотворок на дубе присутствуют постоянно, некоторые виды периодически массово размножаются. Орехотворки ослабляют деревья, замедляют их рост, снижают прирост стволовой древесины. В Теллермановском лесу зарегистрировано 16 видов орехотворок, в ТОЛ ежегодно почти повсеместно встречаются орехотворки яблоковидная (*Cynips quercusfolii* L.) и нумизматическая (*Neuroterus numismalis* Fourc.).

В 1969–1972 гг. в ТОЛ было массовое размножение боярышниковой листовертки (*Archips crataegana* Hb.), которое детально изучала Н.Н. Рубцова (Рубцов, Рубцова, 1984). В насаждениях поздно-распускающегося дуба, где проходило основное развитие вспышки, размножение листовертки не было угрожающим, поскольку через два года численность популяции резко снизилась из-за фактора несовпадения и болезней. Сильно пострадал дуб ранней формы, входящий в состав смешанных по феноформам насаждений дубрав.

С 1996 г. на территории ТОЛ началось очень продолжительное массовое размножение представителя другой функциональной группы насекомых – минера дубовой широкоминирующей моли (*Acrocercops brongniardella* F.). Дубовую широкоминирующую моль как массово размножающийся в дубравах вид, ее биологию и экологию впервые, насколько нам известно, описал Я.Х. Вебер (1932). В ТОЛ моль повреждала до 80% площади поверхности листьев как ранней, так и поздней феноформ дуба во всех типах дубрав, независимо от возраста деревьев (Уткина, Рубцов, 2018, 2019; и др.). Поврежденные листья усыхали и скручивались, иногда опадали. Некоторые

аспекты динамики численности и вредоносности моли в Воронежской области отмечал В.Б. Голуб с соавторами (2005, 2009, 2011).

Влияние изменения климата. Установлено, что в южной лесостепи происходит уменьшение континентальности климата, при этом участились периоды с экстремальными погодными условиями. Изменение климата в последние десятилетия заметно повлияло на общую экологическую обстановку в дубравах лесостепи (Рубцов, Уткина, 2018; и др.) и отразилось на взаимоотношениях филлофагов с их кормовыми растениями. Это привело, в частности, к сокращению, скорее всего, временному, видового состава и численности насекомых-филлофагов. В ТОЛ зафиксированы существенные изменения в характере динамики численности непарного шелкопряда, зеленой дубовой листовертки, зимней пяденицы (Рубцов, Уткина, 2008; Уткина, Рубцов, 2009; и др.). Нарушилась синхронность фенологических событий, важных для всех участников взаимодействий в экосистеме. В результате интенсивность одних процессов увеличивается, других ослабевает. Меняются роли разных функциональных групп насекомых, что может иметь серьезные последствия для дубовых насаждений и для лесохозяйственной деятельности в целом.

Н.Ф. Каплиной показано, что в 1970-х гг. и со второй половины 1990-х гг., после засух и дефолиаций насекомыми, биологическая продуктивность нагорных дубрав ТОЛ существенно снижалась (Каплина, Селочник, 2015; Каплина, 2019; и др.).

Дефолиация и рефолиация в дубравах. Параллельно с наблюдениями за основными филлофагами в ТОЛ ведутся исследования реакций деревьев и насаждений дуба на дефолиацию разной интенсивности и повторности с последующей рефолиацией.

Степень дефолиации крон деревьев определяется динамикой численности популяции филлофагов, интенсивностью питания гусениц, массой и скоростью роста листвы в период кормления гусениц. Эти процессы тесно связаны с погодными условиями периода кормления гусениц и роста листвы. Состояние насаждений и их дальнейшее развитие после дефолиации определяются, прежде всего, общим состоянием деревьев и уровнем рефолиации.

До недавнего времени оставалось совершенно неизученным влияние дефолиации на ростовые процессы корней дуба черешчатого. Особенно это касается физиологически активных поглощающих корней, через которые проходит основной поток энергии пищевой цепи в лесных биогеоценозах. В течение ряда лет в ТОЛ изучали рост и состояние поглощающих микоризных корней дуба

в период вспышки массового размножения насекомых-филлофагов (Мамаев и др., 2001, 2002). Показано, что ростовые процессы корней тесно связаны с состоянием листвы в кроне дерева и активно реагируют на ее полную или существенную потерю. Было установлено, что эта реакция неодинакова при однократных и повторных дефолиациях и у деревьев разного класса роста. При повторяющихся значительных дефолиациях защитные механизмы деревьев ослабевают: листва восстанавливается медленно и не полностью; снижается интенсивность роста и масса поглощающих корней; уменьшается количество запасных веществ; значительно падает прирост древесины (Рубцов, Уткина, 1995а, 1995б, 2008), причем качество ее ухудшается за счет уменьшения доли поздней древесины. Показано, что процесс усыхания потерявших листву весенних побегов является началом перестройки крон деревьев и постепенно приводит к отмиранию ветвей старшего возраста. Если сильные дефолиации повторяются в сочетании с другими неблагоприятными факторами, то процесс отмирания ветвей усиливается, вплоть до полного усыхания крон и гибели деревьев (Рубцов и др., 2009; и др.).

Выполненные исследования показали, что повреждение листвы насекомыми в ТОЛ носит, как правило, очаговый характер из-за большого разнообразия насаждений по типам леса, возрасту, фенотипам дуба, физиологическому состоянию деревьев и особенностям размножения филлофагов. Кроме того, внутри очага обычно происходит ежегодное чередование деревьев, подвергающихся сплошной дефолиации. Это способствует уменьшению отпада деревьев, сохранению древостоя и является адаптационной реакцией на интенсивные повторяющиеся дефолиации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Насекомые-филлофаги стали активно изучаться в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН в 1950–1960-х гг. Был определен их видовой состав на дубе и сопутствующих породах. В последующих исследованиях основное внимание уделяли листогрызущим насекомым, периодически дающим вспышки массового размножения и причиняющим значительный ущерб дубравам. Изучены с различной степенью детальности все их массовые размножения. Обращено внимание на приуроченность размножений отдельных видов к типам леса и фенотипическим формам дуба. В выполненных в обозреваемый период работах показано влияние различной степени и кратности дефолиации на состояние деревьев и насаждений,

потерю прироста древесины, адаптационные реакции дуба на дефолиацию в зависимости от комплекса абиотических и биотических факторов. Многолетние наблюдения в лесничестве показали, что взаимодействие дуба и потребляющих его листву филлофагов — один из примеров сложных взаимодействий в лесных экосистемах. Их необходимо продолжать для точной оценки современного состояния дубрав и прогнозирования их будущего в условиях происходящих изменений климата и усиления антропогенной нагрузки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вакин А.Т. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Труды Ин-та леса АН СССР. 1954. Т. 16. С. 50–109.
- Вебер Я.Х. Новый массовый вредитель — дубовая моль (*Coriscium brongniardellum* F.) // Защита растений. 1932. № 2. С. 57–68.
- Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолевская Е.Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе // Журнал общей биологии. 1967. Т. 28. № 2. С. 172–187.
- Голуб В.Б., Черненко Ю.И. Массовое развитие дубовой широколиняющей моли (*Acrocercops brongniardella* F.) на севере Воронежской области в 2005 г. // Экология ЦЧО РФ. 2005. № 2 (15). С. 110–111.
- Голуб В.Б., Бережнова О.Н., Корнев И.И. Массовое размножение дубовой широколиняющей моли (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Воронежской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2009. Вып. 87. С. 96–102.
- Голуб В.Б., Простаков Н.И., Хицова Л.Н. Динамика поврежденности кроны дуба широколиняющей молью (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Усманском бору (Воронежская область) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2011. Вып. 196. С. 29–36.
- Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении / Под ред. А.А. Молчанова. М.: Наука, 1975. 374 с.
- Дубровин В.В. Экология и динамика численности зимней пяденицы в дубравах лесостепи: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Воронеж: ВЛТИ, 1987. 19 с.
- Дубровин В.В. Особенности распределения зимней пяденицы *Operophtera brumata* L. (Lepidoptera, Geometridae) в насаждениях Воронежской области // Энтомологическое обозрение. 1990. Т. 69. № 2. С. 281–286.
- Ефремова В.А. Учет движения численности популяции зеленой дубовой листовертки: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09. М.: МЛТИ, 1973. 21 с.
- Знаменский В.С. О формировании и развитии комплексных очагов листогрызущих насекомых в дубравах // Биологические науки. 1972. № 11. С. 19–23.
- Знаменский В.С., Куприянова В.А. Роль паразитических насекомых и болезней в динамике численности зеленой дубовой листовертки // Защита леса от вредителей и болезней. М.: ВНИИЛМ, 1980. С. 83–93.
- Иерусалимов Е.Н. Последствия массового размножения дубовой хохлатки в дубравах Теллермановского лесхоза // Вестник Московского государственного университета леса — Лесной вестник. 2006. № 2 (44). С. 34–37.
- Иерусалимов Е.Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 263 с.
- Ильинский А.И., Кобозев А.И. Инвазии непарного шелкопряда в Теллермановском лесхозе и их влияние на прирост дуба // Научные записки ВЛТИ. 1939. Т. 5. С. 11–28.
- Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контр-растных типах леса южной лесостепи // Лесоведение. 2015. № 3. С. 191–201.
- Каплина Н.Ф. Влияние развития кроны на радиальный прирост ранней и поздней древесины ствола дуба черешчатого // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 2 (42). С. 17–25.
- Королькова Г.Е. Значение птиц в истреблении массовых вредных насекомых // Сообщения Института леса АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 65–106.
- Королькова Г.Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых леса. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 126 с.
- Лямцев Н.И. Особенности динамики численности зеленой дубовой листовертки в порослевых дубравах // Защита леса от вредителей и болезней. М.: ВНИИЛМ, 2006. С. 98–111.
- Лямцев Н.И. Динамика численности непарного шелкопряда в лесостепных дубравах Европейской России. Пушкино, 2013. 97 с.
- Марков В.А. Длительная эмбриональная диапауза зеленой дубовой листовертки *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae) // Энтомологическое обозрение. 1992. Т. LXXI. Вып. 2. С. 314–333.
- Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние дефолиации крон дуба на ростовую активность поглощающих корней // Лесоведение. 2001. № 5. С. 43–49.
- Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А. Сезонная динамика ростовой активности поглощающих корней при повторяющихся дефолиациях пойменных дубрав // Лесоведение. 2002. № 5. С. 39–43.
- Мозолевская Е.Г., Тудор И.П. Влияние дубовой хохлатки на состояние и прирост насаждений // Вопросы защиты леса. М.: МЛТИ, 1967. Вып. 15. С. 6–14.

- Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука, 1971. 276 с.
- Молчанов А.А. Роль листогрызущих насекомых в жизни лесных биогеоценозов // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. С. 211–217.
- Моравская А.С. Вредители листвы основных древесных пород Теллермановского леса // Сообщения Института леса. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Вып. 3. С. 30–38.
- Моравская А.С. Повреждаемость насекомыми рано- и позднезаселяющихся форм дуба и ильмовых пород // Сообщения Института леса АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. 8. С. 44–61.
- Моравская А.С. Тли – вредители дуба // Сообщения Лаборатории лесоведения АН СССР. 1959. Вып. 1. С. 82–94.
- Моравская А.С. Биология и некоторые закономерности изменения численности зимней пяденицы в Теллермановском лесу // Труды Института леса АН СССР. 1960. Т. XLVIII. С. 59–101.
- Моравская А.С. Насекомые-фитофаги дубравных лесов // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. С. 199–210.
- Рафес П.М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе // Защита леса от вредных насекомых. М.: Наука, 1964. С. 3–57.
- Рубцов В.В., Мамаев В.В., Уткина И.А. Ростовые реакции дуба на дефолиацию как фактор обеспечения его жизнедеятельности // Структура и функции лесов Европейской России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 219–242.
- Рубцов В.В., Рубцова Н.Н. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука, 1984. 184 с.
- Рубцов В.В., Рубцова Н.Н., Уткина И.А. Динамика численности некоторых листогрызущих насекомых и дефолиации дубрав // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 97–116.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние метеофакторов на прирост дуба черешчатого // Лесоведение. 1995а. № 1. С. 24–34.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние насекомых-филлофагов на прирост древесины дуба черешчатого // Лесоведение. 1995б. № 2. С. 22–30.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Динамика численности непарного шелкопряда и борьба с ним в Теллермановской дубраве // Биологическая и интегрированная защита леса: Тез. докл. Междунар. симпозиума, 7–11 сентября 1998 г. Пушкино, 1998. С. 92–94.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Модель уровня рефолиации крон дуба после повреждения филлофагами // Лесоведение. 2007. № 6. С. 93–100.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Многолетняя динамика численности зимней пяденицы в дубравах лесостепи // Лесоведение. 2011. № 5. С. 36–45.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Особенности последней вспышки массового размножения зимней пяденицы в южной лесостепи // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2014. Т. 18. № 6. С. 86–93.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Особенности лесозоологических условий в дубравах южной лесостепи при современном состоянии климата // Экологические и биологические основы повышения продуктивности и устойчивости природных и искусственно возобновленных лесных экосистем: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию высшего лесного образования в г. Воронеж и ЦЧР России: в 2 т. Воронеж: ВГЛТУ, 2018. Т. 1. С. 222–229.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Реакция лесных насекомых-филлофагов на современное изменение климата // Лесоведение. 2019. № 5. С. 375–384.
- Рубцова Н.Н. Состояние популяции *Tortrix viridana* L. в дубравах Теллермановского опытного лесничества в 1969–1972 гг. и ее биологическая продуктивность // Продуктивность органической и биологической массы леса. М.: Наука, 1974. С. 162–188.
- Рубцова Н.Н. О массовом размножении боярышниковой листовертки в дубравах позднезаселяющегося дуба // Экология. 1978. № 3. С. 101–103.
- Рубцова Н.Н. Зеленая дубовая листовертка в дубравах позднезаселяющегося дуба // Лесоведение. 1981. № 1. С. 81–86.
- Селочник Н.Н. Состояние дубрав среднерусской лесостепи и их грибные сообщества. М.-СПб.: Нестор-История, 2015. 215 с.
- Семевский Ф.Н. Исследование динамики численности непарного шелкопряда *Porthetria dispar* L. на низких уровнях плотности // Энтомологическое обозрение. 1973. Т. 52. С. 212–220.
- Состояние дубрав лесостепи / Под ред. А.Я. Орлова, В.В. Осипова. М.: Наука, 1989. 230 с.
- Стороженко В.Г., Чеботарева В.В., Чеботарев П.А. Деградация и воспроизводство дубрав лесостепи (результаты экспериментальных исследований). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 133 с.
- Тудор И.П. Особенности лета дубовой хохлатки в условиях Воронежской области // Вопросы защиты леса. М.: МЛТИ, 1964. Вып. 11. С. 125–131.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Рефолиация дуба черешчатого после повреждений насекомыми // Лесоведение. 1994. № 3. С. 23–31.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Изменение климата и его последствия для взаимоотношений фитофагов с растениями // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2009. № 5. С. 165–175.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Зимняя пяденица (*Operophtera brumata*) как объект отечественных и зарубежных исследований // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015. Вып. 211. С. 119–134.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Дубовая широкоминирующая моль *Acrocercops brongniardella* F. (Lepidoptera: Gracillariidae) в Теллермановской дубраве // X Чтения памяти О.А. Катаева: Мат-лы международной конференции. СПб.: СПбЛТУ, 2018. С. 104–105.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Дубовая широкоминирующая моль — давно известный, но до сих пор мало изученный вид // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. Вып. 228. С. 42–57.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Современные аспекты исследований роли насекомых-филлофагов в лесных сообществах // Лесоведение. 2023. № 2. С. 201–214.

Экосистемы Теллермановского леса / Под ред. В.В. Осипова. М.: Наука, 2004. 340 с.

A Study of Phyllophagous Insects in the Oak Forests of the Tellerman Forest Massif

V. V. Rubtsov¹*, I. A. Utkina¹

¹Institute of Forest Science of the RAS,
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation

*E-mail: vrubtsov@mail.ru

Phyllophagous insects are an integral component of forest biogeocenoses and play an important role in their functioning. Some phyllophagous species have periodical mass propagation outbreaks, exerting a great direct and indirect influence on forest stands. In cases when severe damage to foliage is caused repeatedly, they sometimes lead to the death of trees and whole stands. A review has been carried out, encompassing the studies of phyllophagous insects in oak groves of the Tellerman forest massif over several decades (mainly in the Tellerman experimental forestry division of the Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences), regarding the confinement of aforementioned insects to forest types and phenological forms of common oak. This study therefore presents the features of several reproduction outbreaks of three species of phyllophagous insects — winter moth, gypsy moth and green oak leaf roller, recorded on the territory of the forestry division during its existence.

Keywords: pedunculate oak, phyllophagous insects, oak forests of the Tellerman experimental forestry division of the IFS RAS, mass propagation outbreaks.

REFERENCES

Dubravyy lesostepi v biogeotsenologicheskom osveshchenii (Oak forests: a biogeocoenotic aspect), Moscow: Nauka, 1975, 374 p.

Dubrov V.V., *Ekologiya i dinamika chislennosti zimnei pyadenitsy v dubravakh lesostepi. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Ecology and population dynamics of winter moth in forest-steppe oak groves. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VLTI, 1987, 19 p.

Dubrov V.V., Osobennosti raspredeleniya zimnei pyadenitsy *Operophtera brumata* L. (Lepidoptera, Geometridae) v nasazhdeniyakh Voronezhskoi oblasti (Features of the distribution of *Operophtera brumata* L. (Lepidoptera, Geometridae) in the plantations of the Voronezh region), *Entomologicheskoe obozrenie*, 1990, Vol. 69, No. 2, pp. 281–286.

Efremova V.A., *Uchet dvizheniya chislennosti zelenoi dubovoi listovertki. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Estimation of moves in population number of the green oak tortrix. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: MLTI, 1973, 21 p.

Ekosistemy Tellermanovskogo lesa (Ecosystems of Tellermanovskii forest), Moscow: Nauka, 2004, 339 p.

Golub V.B., Berezhnova O.N., Kornev I.I., Massovoe razmnzhenie dubovoi shirokominiruyushchei moli (*Acrocercops brongniardella* F., *Lepidoptera*, *Gracillariidae*) v Voronezhskoi oblasti (Outbreak of widely-mining moth (*Acrocercops brongniardella* F., *Lepidoptera*, *Gracillariidae*) in Voronezh region), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2009, No. 187, pp. 96–102.

Golub V.B., Chernenko Y.I., Massovoe razvitie dubovoi shirokominiruyushchei moli (*Acrocercops brongniardella* F.) na severe Voronezhskoi oblasti v 2005 g. (The mass development of the brown oak slender (*Acrocercops brongniardella* F.) in the north of the Voronezh region in 2005), *Ekologiya TsChO RF*, 2005, No. 2 (15), pp. 110–111.

Golub V.B., Prostakov N.I., Chitzova L.N., Dinamika povrezhdennosti krony duba shirokominiruyushchei mol'yu (*Acrocercops brongniardella* F., *Lepidoptera*, *Gracillariidae*) v Usman'skom boru (Voronezhskaya oblast') (The dynamics of damage of oak crowns by the leaf blotch miner moth (*Acrocercops brongniardella* F.; *Lepidoptera*, *Gracillariidae*) in The Usman' Forest (Voronezh Region)), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2011, No. 196, pp. 29–36.

Ierusalimov E.N., Posledstviya massovogo razmnzheniya dubovoi khokhlatki v dubravakh Tellermanovskogo leskhoza (Aftereffects of mass propagation of notodontid

moth in oak forests of Tellerman forestry), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2006, No. 2 (44), pp. 34–37.

Ierusalimov E.N., *Zoogennaya defoliatsiya i lesnoe soobshchestvo (Zoogenic defoliation and the forest community)*, Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004, 263 p.

Il'inskii A.I., Kobozev A.I., Invazii neparnogo shelkopryada v Tellermanovskom leskhoze i ikh vliyanie na prirost duba (Gypsy moth infestations in Tellermanovsky forestry and their impact on oak growth), *Nauchnye zapiski VLTI*, 1939, Vol. 5, pp. 11–28.

Kaplina N.F., Selochnik N.N., Tekushchee i dolgo-vremennoe sostoyanie duba chereshchatogo v trekh kontrastnykh tipakh lesa yuzhnoi lesostepi (Current and long-term state of the English oak in three contrasting forest types in southern forest steppe), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 191–201.

Kaplina N.F., Vliyanie razvitiya krony na radial'nyi prirost rannei i pozdnei drevesiny stvola duba chereshchatogo (Influence of crown development on radial increment of early and late stem wood of *Quercus robur*), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie.*, 2019, No. 2 (42), pp. 17–25.

Korol'kova G.E., *Vliyanie ptits na chislennost' vrednykh nasekomykh lesa* (The influence of birds on the number of harmful forest insects), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 126 p.

Korol'kova G.E., Znachenie ptits v istreblenii mas sovykh vrednykh nasekomykh (The Importance of Birds in the Extermination of Mass Harmful Insects), *Soobshcheniya Instituta lesa AN SSSR*, 1954, Issue 2, pp. 65–106.

Lyamtsev N.I., *Dinamika chislennosti neparnogo shelkopryada v lesostepnykh dubravakh Evropeiskoi Rossii* (Dynamics of population of gypsy moth in forest-steppe oak forests of the European part of Russia), Pushkino: Izd-vo VNIILM, 2013, 97 p.

Lyamtsev N.I., Osobennosti dinamiki chislennosti zelenoi dubovoi listovertki v poroslevykh dubravakh (Peculiarities of the dynamics of the green oak leafroller population in coppice oak groves), In: *Zashchita lesa ot vreditel'ei i boleznei* (Forest protection from pests and diseases), Moscow: VNIILM, 2006, pp. 98–111.

Mamaev V.V., Rubtsov V.V., Utkina I.A., Sezonnaya dinamika rostovoi aktivnosti pogloshchayushchikh kornei pri povtoryayushchikhsya defoliatsiyakh poimennykh dubrav (Seasonal dynamics of growth activity of absorbing roots during repeated defoliation of floodplain oak forests), *Lesovedenie*, 2002, No. 5, pp. 39–43.

Mamaev V.V., Rubtsov V.V., Utkina I.A., Vliyanie defoliatsii kron duba na rostovuyu aktivnost' pogloshchayushchikh kornei (Effect of oak crown defoliation on the growth activity of absorptive roots), *Lesovedenie*, 2001, No. 5, pp. 43–49.

Markov V.A., Dlitel'naya embrional'naya diapauza zelenoi dubovoi listovertki *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae) (Long-term embryonic diapause of the green oak leaf roller *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae)), *Entomologicheskoe obozrenie*, 1992, Vol. LXXI, Issue 2, pp. 314–333.

Molchanov A.A., *Produktivnost' organicheskoi massy v lesakh razlichnykh zon* (Productivity of organics in forests of different domains), Moscow: Nauka, 1971, 275 p.

Molchanov A.A., Rol' listogryzushchikh nasekomykh v zhizni lesnykh biogeotsenozov (The role of leaf-eating insects in the life of forest biogeocenoses), In: *Dubravyy lesostepi v biogeotsenologicheskoy osveshchenii* (Oak forests: a biogeocoenotic aspect), Moscow: Nauka, 1975, pp. 211–217.

Moravskaya A.S., Biologiya i nekotorye zakonomernosti izmeneniya chislennosti zimnei pyadenitsy v Tellermanovskom lesu (Biology and some patterns of change in the population of winter moths in the Tellermanovsky forest), *Trudy Instituta lesa AN SSSR*, 1960, Vol. XLVIII, pp. 59–101.

Moravskaya A.S., Nasekomye-fitofagi dubravnykh lesov (Phytophagous insects of oak forests), In: *Dubravyy lesostepi v biogeotsenologicheskoy osveshchenii* (Oak forests: a biogeocoenotic aspect), Moscow: Nauka, 1975, pp. 199–210.

Moravskaya A.S., Povrezhdaemost' nasekomymi rano- i pozdnoraspuskayushchikhsya form duba i il'movykh porod (Damage by insects of early and late-blooming forms of oak and elm species), In: *Soobshcheniya Instituta lesa AN SSSR* (Reports from Institute of Forest of USSR Science Academy), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1957, Issue 8, pp. 44–61.

Moravskaya A.S., Tli – vrediteli duba (Aphids are oak pests), *Soobshcheniya Laboratorii lesovedeniya AN SSSR*, 1959., Issue 1, pp. 82–94.

Moravskaya A.S., Vrediteli listvy osnovnykh drevesnykh porod Tellermanovskogo lesa (Pests of foliage of the main tree species of the Tellerman Forest), In: *Soobshcheniya Instituta lesa* (Reports from Institute of Forest), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1954, Issue 3, pp. 30–38.

Mozolevskaya E.G., Tudor I.P., Vliyanie dubovoi khokhlatki na sostoyanie i prirost nasazhdenii (The influence of the oak corydalis on the condition and growth of plantations), In: *Voprosy zashchity lesa* (Forest protection issues), Moscow: MLTI, 1967, Issue 15, pp. 6–14.

Rafes P.M., Massovye razmnozheniya vrednykh nasekomykh kak osobyie sluchai krugovorota veshchestv i energii v lesnom biogeotsenozе (Mass reproduction of harmful insects as special cases of the circulation of substances and energy in the forest biogeocenosis), In: *Zashchita lesa ot vrednykh nasekomykh* (Protection of forests from harmful insects), Moscow: Nauka, 1964, pp. 3–57.

Rubtsov V.V., Mamaev V.V., Utkina I.A., Rostovyye reaktsii duba na defoliatsiyu kak faktor obespecheniya ego zhiznedeyatel'nosti (Growth reactions of oak to defoliation

- as a factor in ensuring its vital activity), In: *Struktura i funktsii lesov Evropeiskoi Rossii* (Structure and functions of forests of European Russia), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, pp. 219–242.
- Rubtsov V.V., Rubtsova N.N., *Analiz vzaimodeistviya listogryzushchikh nasekomykh s dubom* (Analysis of the interaction between leaf-eating insects and oaks), Moscow: Nauka, 1984, 183 p.
- Rubtsov V.V., Rubtsova N.N., Utkina I.A., Dinamika chislennosti nekotorykh listogryzushchikh nasekomykh i defoliatsiya dubrav (Dynamics of leaf-eating insects population and oak stands defoliation), In: *Sostoyanie dubrav lesostepi* (State of oak forests in forest-steppe), Moscow: Nauka, 1989, pp. 97–116.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnye reaksii duba na defoliatsiyu* (Adaptive feedback to defoliation of an oak), Moscow: Grif i K, 2008, 302 p.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Dinamika chislennosti neparnogo shelkopryada i bor'ba s nim v Tellermanovskoi dubrave (Dynamics of the gypsy moth population and its control in the Tellerman oak grove), *Biologicheskaya i integrirovannaya zashchita lesa* (Biological and integrated forest protection), Pushkino, Proc. of the abstracts of the International Symposium, September 7–11, 1998, Pushkino, pp. 92–94.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Long-term dynamics of *Operophtera brumata* L. in the oak stands of forest-steppe, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 777–783.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Model' urovnya refooliatsii kron duba posle povrezhdeniya fillofagami (A model of refooliation level in oak crowns after damage by phyllophages), *Lesovedenie*, 2007, No. 6, pp. 93–100.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Osobennosti lesoekologicheskikh uslovii v dubravakh yuzhnoi lesostepi pri sovremenном sostoyanii klimata (Features of forest ecological conditions in oak forests of southern forest-steppe in the current climate state), *Ekologicheskie i biologicheskie osnovy povysheniya produktivnosti i ustoichivosti prirodnnykh i iskusstvenno vozobnovlennykh lesnykh ekosistem* (Ecological and biological bases for increasing productivity and sustainability of natural and artificially restored forest ecosystems), Voronezh, Proc. of Intern. Sci. Pract. Conf. dedicated to the 100th anniversary of higher forestry education in Voronezh and the Central Black Earth Region of Russia, Voronezh: VGLTU, 2018, Vol. 1, pp. 222–229.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Osobennosti poslednei vspyshki massovogo razmnnozheniya zimnei pyadenitsy v yuzhnoi lesostepi (Features of the latest outbreak of winter moth in the southern forest-steppe), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2014, Vol. 18, No. 6, pp. 86–93.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A. Reaksiya lesnykh nasekomykh-fillofagov na sovremennoe izmenenie klimata (Response of forest phyllophagous insects to contemporary climate change), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 375–384.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Vliyanie meteofaktorov na prirost duba chereshchatogo (The influence of meteorological factors on the growth of pedunculate oak), *Lesovedenie*, 1995a, No. 1, pp. 24–34.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Vliyanie nasekomykh-fillofagov na prirost drevesiny duba chereshchatogo (The influence of phyllophagous insects on wood growth of common oak), *Lesovedenie*, 1995b, No. 2, pp. 22–30.
- Rubtsova N.N., O massovom razmnnozhении boyaryshnikovo listovertki v dubravakh pozdnoraspuskayushchegosya duba (On the mass reproduction of hawthorn leaf roller in oak groves of late-blooming oak), *Ekologiya*, 1978, No. 3, pp. 101–103.
- Rubtsova N.N., Sostoyanie populyatsii Tortrix viridana L. v dubravakh Tellermanovskogo opytnogo lesnichestva v 1969–1972 gg. i ee biologicheskaya produktivnost' (The state of the population of *Tortrix viridana* L. in the oak groves of the Tellerman experimental forestry in 1969–1972 and its biological productivity), In: *Produktivnost' organicheskoi i biologicheskoi massy lesa* (Productivity of organic and biological mass of the forest), Moscow: Nauka, 1974, pp. 162–188.
- Rubtsova N.N., Zelenaya dubovaya listoverтка v dubravakh pozdnoraspuskayushchegosya duba (Green oak moth in late-blooming oak groves), *Lesovedenie*, 1981, No. 1, pp. 81–86.
- Selochnik N.N., *Sostoyanie dubrav srednerusskoi lesostepi i ikh gribnye soobshchestva* (The state of oak forests of the Central Russian forest-steppe and their fungal communities), Moscow, St. Petersburg: Institut lesovedeniya RAN, 2015, 216 p.
- Semevskii F.N., Issledovanie dinamiki chislennosti neparnogo shelkopryada *Porthetria dispar* L. na nizkikh urovnyakh plotnosti (Study of population dynamics of gypsy moth *Porthetria dispar* L. at low density levels), *Entomologicheskoe obozrenie*, 1973, No. 52, pp. 212–220.
- Sostoyanie dubrav lesostepi* (The state of the oak forests of the forest-steppe), Moscow: Nauka, 1989, 230 p.
- Storozhenko V.G., Chebotareva V.V., Chebotarev P.A., *Degradatsiya i vosproizvodstvo dubrav lesostepi (rezul'taty eksperimental'nykh issledovaniy)* (Degradation and regeneration of oak forests in the zone of forest-steppe (results of experimental studies)), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2022, 133 p.
- Tudor I.P., Osobennosti leta dubovoi khokhlatki v usloviyakh Voronezhskoi oblasti (Peculiarities of the oak crested moth's summer in the conditions of the Voronezh region), In: *Voprosy zashchity lesa* (Forest protection issues), Moscow: MLTI, 1964, Issue 11, pp. 125–131.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Dubovaya shirokominiruyushchaya mol' – davno izvestnyi, no do sikh por maloi-zuchenniy vid (Brown oak slender is a long known, but still little studied species), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2019, Vol. 228, pp. 42–57.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Dubovaya shirokominiruyushchaya mol' *Acrocercops brongniardella* F. (Lepidoptera: Gracillariidae) v Tellermanovskoi dubrave (Oak

- broad-mining moth *Acrocercops brongniardella* F. (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Tellermanovskaya oak grove), *The Kataev Memorial Readings – X*, Saint Petersburg, Proc. of Intl. Conf., Saint Petersburg: 2018, pp. 104–105.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., *Izmenenie klimata i ego posledstviya dlya vzaimootnoshenii fitofagov s rasteniyami* (Climate change and its consequences for interactions between herbivores and plants), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2009, No. 5, pp. 165–175.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., *Refoliatsiya duba chereshchatogo posle povrezhdenii nasekomymi* (Refoliation of English oak after insect damage), *Lesovedenie*, 1994, No. 3, pp. 23–31.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., *Sovremennye aspekty issledovaniya roli nasekomykh-fillofagov v lesnykh soobshchestvakh* (Modern aspects of studying the phyllophagous insects role in forest communities), *Lesovedenie*, 2023, No. 2, pp. 201–214.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., *Zimnyaya pyadenitsa (Operophtera brumata) kak ob"ekt otechestvennykh i zarubezhnykh issledovaniy* (Winter moth (*Operophtera brumata*) as an object of Russian national and foreign research), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2015, Issue 211, pp. 119–134.
- Vakin A.T., *Fitopatologicheskoe sostoyanie dubrav Tellermanovskogo lesa* (Health of oak forests in Tellermanovskii woodlands), In: *Patologiya lesnykh porod i zashchita lesa* (Pathology of forest species and forest protection), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1954, pp. 50–109.
- Veber Y.K., *Novyi massovyi vreditel' – dubovaya mol' (Soriscium brongniardellum F.)* (New mass pest – oak moth (*Coriscium brongniardellum* F.)), *Zashchita rastenii*, 1932, No. 2, pp. 57–68.
- Vorontsov A.I., Ierusalimov E.N., Mozolevskaya E.G., *Rol' listogryzushchikh nasekomykh v lesnom biogeotsenoze* (The role of leaf-eating insects in forest biogeocenosis), *Zhurnal obshchei biologii*, 1967, Vol. 28, No. 2, pp. 172–187.
- Znamenskii V.S., Kupriyanova V.A., *Rol' paraziticheskikh nasekomykh i boleznei v dinamike chislennosti zelenoi dubovoi listovetki* (The role of parasitic insects and diseases in the population dynamics of the European oak leafroller), In: *Zashchita lesa ot vreditel'ei i boleznei* (Forest protection from pests and diseases), Moscow: VNIILM, 1980, pp. 83–93.
- Znamenskii V.S., *O formirovaniy i razvitiy kompleksnykh ochagov listogryzushchikh nasekomykh v dubravakh* (On the formation and development of complex foci of leaf-eating insects in oak forests), *Biologicheskie nauki*, 1972, No. 11, pp. 19–23.