

Ирина Анатольевна Уткина, кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник, UtkinaIA@yandex.ru,
Институт лесоведения РАН

ИЗУЧЕНИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ С ИХ КОРМОВЫМИ ПОРОДАМИ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Насекомые-филлофаги, кормовые деревья, взаимодействия в биогеоценозах.
Phyllophagous insects, host trees, biogeocenotic interactions.**

Введение. Цель настоящей работы – обзор основных направлений исследований взаимодействия лесных насекомых-филлофагов и их кормовых древесных пород. Выбранный для анализа временной отрезок – с середины XX в. до настоящего времени – разделен на несколько условных, частично перекрывающихся, периодов. Это связано с тем, что многие публикации, включенные в обзор, обобщают результаты исследований, продолжающихся несколько десятилетий. Кроме того, условность выражается и в том, что периоды выделены не с жесткой фиксацией: например, 1950–1960 гг. подразумевает «пятидесятые–шестидесятые годы», 1960–1970 гг. – «шестидесятые–семидесятые» и так далее.

В связи с небольшим объемом данной публикации мы вынуждены включать в нее лишь часть из известных нам литературных источников, отбирая их по приоритетности в порядке убывания: 1) обзоры с большим числом источников, 2) исследования, выполненные в дубравах, так как это тема нашей собственной многолетней работы, 3) исследования с участием других лиственных пород.

1950–1960 гг.

Обзор начинается с середины прошлого столетия потому, что именно в это время в нашей стране академик Владимир Николаевич Сукачев завершил свою работу по созданию биогеоценологии – научного направления на стыке нескольких естественнонаучных дисциплин, а за рубежом происходило формирование экологии как самостоятельной отрасли науки. В настоящее время биогеоценология рассматривается как один из разделов экологии.

В 1955 г. В.Н. Сукачев писал, что задачей лесной биогеоценологии является не столько изучение отдельных компонентов леса, т. е. растительности, животного мира, сколько изучение всех взаимосвязей, взаимодействий этих компонентов между собою [1]. Главным итогом обсуждаемого периода стал фундаментальный коллективный труд «Основы лесной биогеоценологии»,

обозначивший на многие годы вперед направление отечественной лесной науки [2].

Завершение программы биогеоценотических исследований пришлось на период руководства В.Н. Сукачевым созданного им Института леса АН СССР (1944–1959). После перевода Института леса АН СССР в 1959 г. в Красноярск на его месте была создана Лаборатория лесоведения АН СССР (с 1991 г. – Институт лесоведения РАН). В ней был создан отдел лесной зоологии, который возглавил известный энтомолог П.М. Рафес.

Основной задачей своего коллектива П.М. Рафес считал разработку научных основ лесохозяйственных и биологических методов защиты леса, исходящих из понимания биогеоценотических процессов [3]. В том же 1960 г. схожие задачи, стоящие перед отраслевой наукой и практикой того времени, изложены и А.И. Воронцовым [4]. Пожалуй, именно в этот период фундаментальная и прикладная наука приблизились к наибольшему взаимодействию.

Конечно, представления о тесных связях между растительными и насекомыми и лесом существовали и прежде, но их изучение было направлено на решение хозяйственных задач – предотвращение массового размножения так называемых «вредителей леса» во избежание потерь древесины. Поэтому основным критерием ущерба, нанесенного лесу насекомыми, были и остаются потери прироста стволовой древесины. В связи с этим главной задачей лесной энтомологии и лесозащиты было и остается прогнозирование вспышек массового размножения вредных насекомых и создание методов их предотвращения и подавления. Не имея возможности подробно рассмотреть все теории вспышек массового размножения насекомых, созданные в этот период и ранее, отметим, что они подробно описаны А.И. Воронцовым [4, 5 и др.] и П.М. Рафесом [6 и др.]. Позднее П.М. Рафес сформулировал биогеоценотические принципы защиты леса от вредных насекомых на основе анализа результатов множества отечественных и зарубежных работ и собственных данных [7].

Примерно в это же время в нашей стране и за рубежом были начаты исследования связи физических и химических характеристик листвы кормовых пород и состояния популяций филофагов, подробно проанализированные А.И. Воронцовым [5].

1960–1970 гг.

Создание Международной биологической программы (МБП, 1964–1974 гг.) вызвало всплеск биогеоценотических исследований в СССР и за рубежом, в ходе которых по единой методике были выполнены долговременные наблюдения за природными сообществами на биологических стационарах, объединенных в единую сеть, а их результаты стали основой для фундаментальных обобщений и решения различных прикладных задач. При этом были получены значения первичной биологической продуктивности для разных типов природных сообществ, включая лесные. Поэтому мы полагаем, что реализация МБП –

важнейшее событие этого десятилетия, которое сильно повлияло и на предмет нашего обзора.

В этот период было собрано много информации о движении и распределении потоков органического вещества в природных сообществах и о процессах взаимодействия между компонентами биогеоценозов. При выполнении исследований по МБП специалисты, занятые оценками первичной биологической продуктивности, накопления и распределения биомассы, потоков энергии в лесных биоценозах, стали обращать внимание на то, что филлофаги способны оказать на эти процессы разное влияние: «Объедание насекомыми почек перед распусканием листьев вызовет большие потенциальные потери фитомассы, чем объедание листьев, хотя в количественном выражении истинные величины потерь в обоих случаях могут оказаться одинаковыми или в первом случае даже меньшими» [8].

Постепенно от энтомологии и зоологии «отпочковалось» самостоятельное научное направление, связанное с определением количества органического вещества, отчуждаемого из годичной продукции на корм насекомых и млекопитающих, т.н. «консумции». Первоначально консумция выражалась в единицах массы, реже энергии. Позже аналогичные оценки стали осуществлять в показателях площади листовой поверхности.

В одной из наиболее цитируемых работ этого периода показано, как вместе с ростом листовой пластинки увеличивается и площадь отчужденной поверхности, причем эта связь нелинейная [9].

В монографии, посвященной площади поверхности лесных растений, сделан обзор большого числа публикаций преимущественно 1960–1980-х гг., обсуждающих значение оценки индекса листовой поверхности насаждения [10]. Отдельная глава монографии посвящена методам оценки степени дефолиации и восстановления листовой поверхности в процессе питания филлофагов и интерпретации полученных результатов.

Такой интерес ботаников к объектам изучения зоологов и, наоборот, интерес зоологов к объектам исследований ботаников можно расценить как все большее понимание тесной взаимосвязи между всеми компонентами природных сообществ, включая лесные, и необходимости комплексного изучения протекающих в них процессов.

Именно этот период, на наш взгляд, характеризуется интенсивными и разнообразными работами биогеоценологического характера, связанными с изучением взаимодействия насекомых-филлофагов и их кормовых деревьев. Их можно разделить на несколько направлений.

Одно из них – прогнозирование вспышек массового размножения вредных насекомых и негативных последствий их деятельности, а также разработка биологических методов защиты леса, т. е. давняя задача отраслевой науки и практики. Один из примеров такого рода исследований – работы сотрудников кафедры лесозащиты МЛТИ под руководством А.И. Воронцова [5]. Их результатами

стало внедрение в практику лесозащиты новых математически и биологически обоснованных методов учета насекомых, прогноза динамики их численности и угрозы повреждения насаждений [11, 12 и др.].

Были получены новые сведения о реакции насаждений на повреждения хвои и листвы конкретными видами насекомых (их подробный обзор выполнен в [5]), позволившие обобщить данные о характере реакции насаждений разных пород на повреждения и о зависимости последствий повреждения леса хвое- и листогрызущими насекомыми от сезона и продолжительности их питания и принадлежности к определенной фенологической группе [13, 14 и др.]. Это стало основой для оценки реальных потерь и ожидаемого ущерба от повреждений леса насекомыми как одного из главных эколого-экономических критериев целесообразности назначения лесозащитных мероприятий [15].

Эти работы имели и теоретическое значение, вполне вписываясь в круг задач, сформулированных МБП. Так, дана оценка влиянию дефолиации не только на деревья кормовой породы, но и на другие компоненты лесного биоценоза [16]. Почти в это же время появилась аналогичная работа с близкими выводами, выполненная в Великобритании [17].

Один из авторов [16], Е.Н. Иерусалимов, в дальнейшем неоднократно обращался к этой теме, показав своими многолетними исследованиями сложность и многосторонность реакции древостоев и лесных сообществ в целом на повреждения филлофагами крон деревьев разных древесных пород [18–20].

1970–1980 гг.

В этот период продолжились работы по МБП. Оценивались изменения в процессах круговорота вещества и энергии под действием филлофагов [21, 22 и др.].

Проблема усыхания дубрав, охватившего в 1964–1980 гг. многие страны Европы и большие территории СССР, не могла не отразиться в публикациях, анализирующих роль филлофагов наряду с метеофакторами в этом процессе. Впрочем, на эту тему обращали внимание и раньше, по мере появления признаков усыхания дубрав. Обзор работ этого направления содержится в [23–25].

Особенностью этого периода стало большее, чем раньше, внимание к компенсационным процессам у деревьев в ответ на дефолиацию, вследствие противоречивых выводов относительно того, какова роль рефолиации в восстановлении нормального физиологического состояния деревьев, повреждавшихся филлофагами.

Надо отметить, что если относительно роли самой дефолиации выводы были разными, то по поводу рефолиации они были еще более противоречивыми. Например, утверждалось, что сильная дефолиация в любое время снижает способность дерева осуществлять основной ассимиляционный процесс – фотосинтез [26]. Дефолиация в начале вегетационного периода особенно опасна, так как новая листва не сразу начинает функционировать и формируется за счет запасных веществ. Поэтому при повторном облиствении резервы истощаются еще

больше, размер и число листьев, как и радиальный прирост, снижаются, а дерево становится чувствительным к нападению других насекомых и поражению болезнями. Иными словами, именно рефолиация ослабляет дерево, а не сама по себе дефолиация, что связано с тем, что деревья вынуждены нести дополнительные затраты энергии и пластических веществ на рефолиацию, отчего углубляется их ослабление вследствие дефолиации [27, 28 и др.].

Особенности физиологических показателей и компенсации определяли в условиях как естественной, так и экспериментальной дефолиации [29–31 и др.]. Повышенная интенсивность фотосинтеза оставшейся первичной листвы и отросшей в процессе рефолиации отнесена к компенсационной реакции на дефолиацию.

Восстановление листвы дуба черешчатого после дефолиации зеленой дубовой листоверткой детально изучал в курских дубравах в течение нескольких лет Г.В. Домников [32 и др.]. Сделан вывод, что независимо от степени повреждения крон листва в них восстанавливается за счет дефолиации примерно до одного уровня (около 80 % по сравнению с контрольными деревьями), при очень сильном повреждении уровень восстановления даже увеличивается, но при этом наблюдается некоторое снижение продукции древесины по мере возрастания степени повреждения.

Побегообразование в очагах листоверток и пядениц исследовали Г.А. Лохматов и др. [33]. Сделан вывод, что в условиях интенсивной деятельности филлофагов весеннего комплекса дуб ранней феноформы, лишаясь весенних побегов, продолжает свою жизнедеятельность за счет недоразвитых и ненормально функционирующих побегов последующих циклов.

Еще одно направление исследований – оценка влияния дефолиации крон филлофагами на содержание запасных веществ, преимущественно крахмала, в древесине стволов, побегов и корней. Такие работы появлялись и раньше [34–37], но наиболее известны работы Ф. Варго 1970-х гг. (P. Wargo, [38–41 и др.]). В нашей стране этими вопросами занимался Е.Н. Иерусалимов [42–44].

1980–1990 гг.

В это десятилетие стали появляться обзорные работы, обобщающие результаты исследований предыдущих периодов. До этого наиболее обширным из известных нам обзоров является [37] (59 литературных источников).

Во-первых, это обобщение оценок изъятия листовой массы и поверхности при питании филлофагов в разных природных зонах [45–47 и др.]. В этих работах показано, что насекомые-филлофаги в периоды устойчивого развития экосистемы обычно потребляют 5–15 % от общей листовой поверхности и не оказывают заметного влияния на продукционный процесс. Однако при массовых размножениях потребление листвы или хвои возрастает многократно, а площадь поврежденных охватывает огромные территории. В эти периоды филлофаги играют решающую роль в развитии экосистемы.

Во-вторых, обобщаются исследования реакций древесных пород на дефолиацию, включая повреждение филлофагами [48]. Согласно своему году публикации (1998), эта работа должна бы быть помещена в следующее десятилетие, но мы отнесли ее к данному периоду потому, что среди охваченных ею 147 публикаций 1900–1995 гг. большинство приходится на 1981–1995 гг. – период активного подведения итогов МБП и следующих за ней программ. К сожалению, литература на русском языке оказалась за рамками как этого, так и других англоязычных обзоров.

По мнению авторов [48], именно за эти 15 лет были выполнены всесторонние исследования изменений водного режима, баланса углерода и его распределения, состава элементов питания и химических элементов, корневых выделений, репродуктивного поведения, качества древесины, морфологии растений, продуктивности биомассы и выживания дефолированных деревьев, предприняты попытки моделировать влияние дефолиации на деревья. Однако при этом уделялось недостаточное внимание воздействию дефолиации на функционирование всего дерева, причем особенно игнорировались состояние корневых систем и дыхание. Методологическая разнородность и ограниченность большинства исследований сеянцами и очень молодыми деревцами ставит под вопрос возможность перенесения этих результатов на взрослые деревья.

Другая особенность десятилетия – все более активный переход к оценке потоков и запасов углерода в экосистемах, как это отмечено выше [48], а также все более активное употребление заимствованного из экономики понятия «трейдоффа», одной из самых популярных организующих идей современной эволюционной экологии, по выражению А.М. Гилярова [49]. Трейдофф, или непреодолимая отрицательная корреляция между отдельными характеристиками жизненного цикла, подразумевает выбор, который вынужден делать вид, например, между числом потомков и продолжительностью их жизни, размерами и т. д. Применительно к теме нашего обзора это означает, что поврежденные филлофагами растения в условиях ограниченности ресурсов «тратятся» либо на компенсационный рост, либо на защитные реакции. Наиболее подробно о трейдоффе говорится в работах [50–51].

В это же время в экологических исследованиях разной направленности начала активно использоваться классификация жизненной стратегии растений [52 и др.]. Это отразилось и на исследованиях взаимодействий филлофагов и кормовых растений, особенно за пределами лесной зоны. Так, известная модель баланса между углеродом и нутриенты, построенная на примере кустарничков бореальной зоны, предполагает, что растения расходуют свои ресурсы либо на защиту от фитофагов, либо на регенеративный рост в зависимости от своей видовой стратегии и внешних факторов (в первую очередь светового режима и плодородия почвы) [53]. Чуть позже была сформулирована гипотеза о том, что защита и регенерация – альтернативы, и растениям надо делать выбор, во что вкладывать запасные вещества и нутриенты [54].

В эти годы были начаты наши собственные исследования регенеративных процессов в кронах дуба разных типов дубрав на юго-востоке лесостепной зоны. Обобщение основных результатов содержится в монографии [55].

1990–2000 гг.

Продолжением и развитием наших исследований 1984–1995 гг. стали наблюдения за ростом и развитием корневых систем деревьев дуба с разной степенью дефолиации крон [56, 57]. О том, что подземные части растений изучены недостаточно, сообщают многие работы этого периода. Например, отмечено, что исследователи над- и подземных частей растений работают обособленно, отчего до сих пор не достигнут столь необходимый комплексный подход [58].

Главное, по нашему мнению, новое научное направление этого периода времени – прогнозирование последствий ожидаемых изменений климата для взаимодействия филофагов и их кормовых пород [59–61 и др.] Обзор наиболее заметных зарубежных публикаций по этой теме содержится в наших более ранних работах [55, 62, 63 и др.].

Имеющиеся фактические данные убедительно показывают значительное влияние на развитие популяций насекомых и их взаимоотношения с кормовыми породами аномальных погодных ситуаций и различных антропогенных воздействий.

2000–2011 гг.

Основное направление в заключительном периоде данного обзора, на наш взгляд, – констатация уже наблюдаемых изменений во взаимодействии филофагов и их кормовых пород, а также прогнозирование дальнейшего развития событий, особенно в связи с необходимостью выработки новой стратегии и тактики лесоводства и лесозащиты в условиях неопределенности, так как точность прогнозов невысока, да и не может быть высокой. Наиболее подробно эти проблемы рассмотрены в работах [64–66].

М. Айрес и М. Ломбардеро (M. Ayres, M. Lombardero), проанализировав 311 публикаций, пришли к выводу, что изменения климата могут привести к нарушению схемы воздействий фитофагов и патогенов на леса через: 1) прямое влияние на развитие и выживаемость фитофагов и патогенов; 2) физиологические изменения в защитной системе деревьев; 3) косвенный эффект через изменения обилия естественных врагов и конкурентов. По их мнению, даже умеренные изменения климата окажут быстрое влияние на распределение и обилие многих фитофагов и патогенов из-за их короткого жизненного цикла, мобильности, высокого репродуктивного потенциала и физиологической чувствительности к температуре. Кроме того, изменение вызываемых насекомыми и патогенами нарушений в лесу может вызвать обратную связь с климатом через воздействие на водный баланс и поток углерода в лесных экосистемах [64].

Похожие выводы сделал и Л. Хьюджес (L. Hedges): наблюдаемые и прогнозируемые изменения в физиологии, фенологии и распространении отдельных

видов способны изменить конкурентные и прочие взаимодействия между ними с последующими реакциями через обратные связи [65].

Наши 30-летние наблюдения показали существенные изменения в последнее десятилетие динамики численности некоторых насекомых-филлофагов в дубравах на юго-востоке лесостепи [55, 63]: зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда. В то же время необычно сильно размножилась популяция дубовой широкоминирующей моли, 10 лет подряд повреждающей до 85 % площади листовой поверхности ранней и поздней феноформ дуба. Довольно высокая плотность ее популяции сохраняется до настоящего времени. В основе этих изменений, как мы полагаем, лежат климатические факторы.

В работе К. Бьоркмана с соавт. (С. Björkman et al.) предлагаются варианты новой стратегии и тактики лесозащиты в связи с зафиксированными и ожидаемыми изменениями фенологии и жизненного цикла филлофагов, способных давать вспышки массового размножения [66]. По мнению авторов, необходимо, во-первых, корректировать сроки лесозащитных мероприятий с учетом меняющейся фенологии как кормовых пород, так и филлофагов. Во-вторых, при этом или даже до этого оценивать степень возможного ущерба: очень вероятно, что вследствие изменившихся внешних условий вредоносность конкретных видов может быть больше или меньше, чем это представлялось ранее.

Заключение. Результаты собственных исследований и краткий обзор научной литературы приводят нас к заключению, что тема взаимодействия лесных насекомых-филлофагов и их кормовых древесных пород поистине неисчерпаема: комплексные исследования в течение нескольких десятилетий дали ответы на одни вопросы, стоявшие перед фундаментальной и отраслевой наукой, но поставили другие. Ситуация осложняется наблюдаемыми во многих регионах земли климатическими изменениями, способными нарушить сложившиеся взаимодействия между филлофагами и кормовыми породами: уже наблюдается сдвиг фенологических событий, у одних видов филлофагов перемещаются ареалы, у других – меняются жизненные циклы. Это требует пересмотра лесоводственной и лесозащитной стратегий с учетом изменившихся фенологических характеристик филлофагов и их кормовых пород, переоценки степени вредоносности первых и способности реагировать на повреждения вторых.

Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ (№ 12-04-01077).

Библиографический список

1. Сукачев, В.Н. О лесной биогеоценологии и ее основных задачах [Текст] / В.Н. Сукачев // Ботанический журнал. – 1955. – Т. 40. – № 3. – С. 327–338.
2. Основы лесной биогеоценологии [Текст] / под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылыса. – М.: Наука, 1964. – 574 с.
3. Рафес, П.М. Вопросы защиты леса в исследованиях по лесоведению [Текст] / П.М. Рафес // Труды Института леса АН СССР, 1960. – Т. 48. – С. 3–6.

4. *Воронцов, А.И.* Биологические основы защиты леса [Текст] / А.И. Воронцов. – М.: Высш. шк., 1960. – 342 с.
5. *Воронцов, А.И.* Патология леса [Текст] / А.И. Воронцов. – М.: Лесн. пром-сть, 1978. – 272 с.
6. *Рафес, П.М.* Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе [Текст] / П.М. Рафес // Защита леса от вредных насекомых. – М.: Наука, 1964. – С. 3–57.
7. *Рафес, П.М.* Биогеоценологические принципы защиты леса от вредных насекомых [Текст] / П.М. Рафес // Лесоведение. – 1968. – № 3. – С. 43–55.
8. *Уткин, А.И.* Актуальные вопросы лесной биогеоценологии [Текст] / А.И. Уткин // Тр. МОИП. Серия «Биология», 1970. – Т. 38. – С. 215–236.
9. *Reichle, D.E.* Analysis of insect consumption in a forest canopy [Text] / D.E. Reichle, R.A. Goldstein, R.J. Van Hook, G.J. Dodson // Ecology. – 1973. – Vol. 54, no. 5. – P. 1076–1084.
10. *Уткин, А.И.* Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование [Текст] / А.И. Уткин, Л.С. Ермолова, И.А. Уткина. – М.: Наука, 2008. – 292 с.
11. *Воронцов, А.И.* Критерии для назначения химической борьбы в лиственных насаждениях [Текст] / А.И. Воронцов // Вопросы защиты леса : сб. науч. тр. МЛТИ. – Вып. 15. – М., 1967. – С. 19–29.
12. *Семевский, Ф.Н.* Прогноз в защите леса [Текст] / Ф.Н. Семевский. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 71 с.
13. *Воронцов, А.И.* Критерии для обоснования химических мер борьбы с листогрызущими насекомыми [Текст] / А.И. Воронцов, Е.Г. Мозолевская, М.А. Голосова // Вопросы лесозащиты. – М.: ЦНИИТЭИлеспрома, 1966. – С. 3–10.
14. Наставления по надзору, учету и прогнозу хвое- и листогрызущих насекомых в Европейской части РСФСР [Текст]. – М.: Минлесхоз РСФСР, 1988. – 84 с.
15. Наставление по принятию решений о целесообразности лесозащитных мероприятий в очагах хвое и листогрызущих насекомых в европейской части России. – М.: Минлесхоз РСФСР, 1988. – 11 с.
16. *Воронцов, А.И.* Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе [Текст] / А.И. Воронцов, Е.Н. Иерусалимов, Е.Г. Мозолевская // Журн. общ. биол. – 1967. – Т. 28, № 2. – С. 172–188.
17. *Carlisle, A.* Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak woodland [Text] / A. Carlisle, A.H.F. Brown, E.J. White // J. Ecol. – 1966. – Vol. 54, no. 1. – P. 65–85.
18. *Иерусалимов, Е.Н.* Изменение прироста в смешанном дубняке при объединении листогрызущими насекомыми [Текст] / Е.Н. Иерусалимов // Лесн. журнал. – 1965. – № 6. – С. 53–55.
19. *Иерусалимов, Е.Н.* Влияние объединения верхнего полога листогрызущими насекомыми на некоторые элементы лесного биоценоза [Текст] : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.Н. Иерусалимов. – М.: МЛТИ, 1967. – 18 с.
20. *Иерусалимов, Е.Н.* Зоогенная дефолиация и лесное сообщество [Текст] / Е.Н. Иерусалимов. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2004. – 263 с.
21. *Злотин, Р.И.* Роль животных в биологическом круговороте лесных экосистем [Текст] / Р.И. Злотин, К.С. Ходашева. – М.: Наука, 1974. – 200 с.

22. *Mattson, W.J.* Phytophagous insects as regulators of forest primary production *W.J. Mattson, N.D. Addy // Science. – 1975. – Vol. 190, no. 4214. – P. 515–522.*
23. *Рубцов, В.В.* Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом [Текст] / В.В. Рубцов, Н.Н. Рубцова. – М.: Наука, 1984. – 182 с.
24. *Oleksyn, J.* Oak decline in the Soviet Union [Text] / J. Oleksyn, K. Przybyl // *Eur. J. Forest Patol. – 1987. – Vol. 17, no. 6. – P. 321–336.*
25. Состояние дубрав лесостепи [Текст] / под ред. А.Я. Орлова, В.В. Осипова. – М.: Наука, 1989. – 230 с.
26. *Stephens, G.R.* The relation of insect defoliation to mortality in Connecticut forests [Text] / G.R. Stephens // *Conn. Agr. Exp. Sta. Bull. – 1971. – no. 723. – 16 p.*
27. *Campbell, R.W.* Tree condition and mortality following defoliation by the gypsy moth [Text] / R.W. Campbell, H.T. Valentine // *USDA Forest Service Research Paper. – 1972. – NE-236. – 331 p.*
28. *Wargo, P.M.* Insects have defoliated my tree – now what’s going to happen? [Text] / P.M. Wargo // *J. Arboriculture. – 1978. – Vol. 4, no. 8. – P. 169–175.*
29. *Мокроносов, А.Т.* Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений [Текст] / А.Т. Мокроносов, Н.А. Иванова // *Физиология растений. – 1971. – Т. 18, № 4. – С. 668–676.*
30. *Мокроносов, А.Т.* Реакция фотосинтетического аппарата на повреждение листогрызущими насекомыми [Текст] / А.Т. Мокроносов, П.М. Рафес // *Проблемы онкологии и тератологии растений. – Л.: Наука, 1975. – С. 175–177.*
31. *Heichel, G.H.* CO₂ assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum*) and red oak (*Quercus rubra*). Response to defoliation [Text] / G.H. Heichel, N.C. Turner // *Oecologia (Berlin). – 1983. – Vol. 57, no. 1. – P. 14–19.*
32. *Домников Г.В.* Зоогенная дефолиация и вторичная вегетация древостоев в курских дубравах [Текст] / Г.В. Домников // *Гетеротрофы в экосистемах Центральной лесостепи. – М.: Ин-т географии АН СССР, 1979. – С. 105–122.*
33. *Лохматов, Н.А.* Побегообразование и листовая поверхность дуба обыкновенного – летняка в условиях повреждений листогрызущими вредителями и поражений мучнистой росой в дубравах Харьковской обл. [Текст] / Н.А. Лохматов, Ц.М. Хашес, Л.Б. Михлина // *Тр. Харьковского СХИ. – 1979. – Т. 263. – С. 61–71.*
34. *Bumber, E.K.* Variations in sapwood starch level in some Australian forest species [Text] / E.K. Bumber, F.R. Humphreys // *Austral. Forest. – 1965. – Vol. 29, no. 1. – P. 15–23.*
35. *Staley, J.M.* Decline and mortality of red and scarlet oak [Text] / J.M. Staley // *Forest Sci. – 1965. – Vol. 11, no. 1. – P. 2–17.*
36. *Kozlowski, T.* Food relations in woody plants [Text] / T. Kozlowski, T. Keller // *Botan. Rev. – 1966. – Vol. 32, no. 4. – P. 292–383.*
37. *Kozlowski, T.* Tree physiology and tree pests [Text] / T. Kozlowski // *J. Forestry. – 1969. – Vol. 67. – P. 118–122.*
38. *Wargo, P.M.* Starch content in roots of defoliated sugar maple [Text] / P.M. Wargo, J. Parker, D. Houston // *Forest Sci. – 1972. – Vol. 18, no. 3. – P. 203–204.*
39. *Wargo, P.M.* Variation of starch content among and within roots of red and white oak trees [Text] / P.M. Wargo // *Forest Sci. – 1976. – Vol. 22, no. 4. – P. 468–471.*
40. *Wargo, P.M.* Starch storage and radial growth in woody roots of sugar maple [Text] / P.M. Wargo // *Can. J. Forest Res. – 1979. – Vol. 9, no. 1. – P. 49–56.*

41. *Webb, W.L.* Relation of starch content to conifer mortality and growth loss after defoliation by the Douglas-fir tussock moth [Text] / W.L. Webb // *Forest Sci.* – 1981. – Vol. 27, no. 2. – P. 224–232.
42. *Иерусалимов, Е.Н.* О содержании крахмала и жиров в повреждавшихся сосновым шелкопрядом деревьях сосны обыкновенной [Текст] / Е.Н. Иерусалимов // *Вопросы защиты леса : сб. научн. тр. МЛТИ.* – Вып. 65. – М., 1974. – С. 181–186.
43. *Иерусалимов, Е.Н.* Последствия повреждения дуба комплексом листогрызущих насекомых [Текст] / Е.Н. Иерусалимов // *Растительные животные в биогеоценозах суши : матер. Всесоюз. совещания.* – М.: Наука, 1986. – С. 76–84.
44. *Иерусалимов, Е.Н.* Запасные вещества в тканях дуба, поврежденного филлофагами [Текст] / Е.Н. Иерусалимов // *Лесоведение.* – 1988. – № 5. – С. 9–14.
45. *Баранчиков, Ю.Н.* Сходство функциональной роли насекомых-филлофагов а лесных биогеоценозах планеты [Текст] / Ю.Н. Баранчиков // *Общие проблемы биогеоценологии : тез. докл. II Всесоюз. совещ., Москва, 11–13 ноября 1986 г.* – М., 1986. – Кн. 1. – С. 252–253.
46. *Schowalter, T.D.* Herbivory in forested ecosystem [Text] / T.D. Schowalter, W.W. Hargrove, D.A. Crossley, Jr. // *Annual Rev. Entomol.* – 1986. – Vol. 31. – P. 177–196.
47. *Landsberg, J.* Levels of insect defoliation in forests: patterns and concepts [Text] / J. Landsberg, C. Ohmart // *TREE.* – 1989. – Vol. 4, no. 4. – P. 96–100.
48. *Singh, K.A.* Tree response to defoliation – a review [Text] / K.A. Singh, A.R. Desai // *Agric. Rev.* – 1998. – Vol. 19, no. 2. – P. 105–119.
49. *Гиляров, А.М.* Становление эволюционного подхода как объяснительного начала в экологии [Текст] / А.М. Гиляров // *Журн. общ. биол.* – 2003. – Т. 64, № 1. – С. 3–22.
50. *Stearns, S.C.* Trade-offs in life-history evolution [Text] / S.C. Stearns // *Funct. Ecol.* – 1989. – Vol. 3, no. 3. – P. 259–268.
51. *Kneitel, J.M.* Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence [Text] / J.M. Kneitel, J.M. Chase // *Ecology Letters.* – 2004. – Vol. 7, no. 1. – P. 69–80.
52. *Grime, J.P.* Plant strategies and vegetation processes [Text] / J.P. Grime. – N.Y.: John Wiley and Sons, 1979. – 222 p.
53. *Bryant, J.P.* Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory [Text] / J.P. Bryant, F.S. Chapin, III, D.R. Klein // *Oikos.* – 1983. – Vol. 40. – P. 357–368.
54. *Meijden, E. van der.* Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores [Text] / E. van der Meijden, M. Wijn, H.J. Verkaar // *Oikos.* – 1988. – Vol. 51. – P. 355–363.
55. *Рубцов, В.В.* Адаптационные реакции дуба на дефолиацию [Текст] / В.В. Рубцов, И.А. Уткина. – М.: Гриф, 2008. – 302 с.
56. *Мамаев, В.В.* Влияние дефолиации крон дуба на ростовую активность поглощающих корней [Текст] / В.В. Мамаев, В.В. Рубцов, И.А. Уткина // *Лесоведение.* – 2001. – № 5. – С. 43–49.
57. *Мамаев, В.В.* Сезонная динамика ростовой активности поглощающих корней при повторяющихся дефолиациях пойменных дубрав [Текст] / В.В. Мамаев, В.В. Рубцов, И.А. Уткина // *Лесоведение.* – 2002. – № 5. – С. 39–43.
58. *Rinker, H.B.* Literature review: canopy herbivory and soil ecology, the top-down impact of forest processes [Text] / H.B. Rinker, M.D. Lowman, M.D. Hunter, T.D. Schowalter, S.J. Fonte // *Selbyana.* – 2001. – Vol. 22, no. 2. – P. 225–231.

59. Лямцев, Н.И. Прогнозирование динамики очагов непарного шелкопряда [Текст] / Н.И. Лямцев // Лесоведение. – 1997. – № 4. – С. 29–39.
60. Исаев, А.С. Оценка характера взаимодействий «лес – насекомые» в лесах бореальной зоны в ходе возможных климатических изменений [Текст] / А.С. Исаев, Т.М. Овчинникова, Е.Н. Пальникова и др. // Лесоведение. – 1999. – № 6. – С. 39–44.
61. Лямцев, Н.И. Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в европейской России [Текст] / Н.И. Лямцев, А.С. Исаев, Н.В. Зукерт // Лесоведение. – 2000. – № 1. – С. 62–67.
62. Уткина, И.А. Изменение климата и его последствия для взаимоотношений фитофагов с растениями [Текст] / И.А. Уткина, В.В. Рубцов // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. – 2009. – № 5. – С. 165–175.
63. Рубцов, В.В. Филлофаги лесных экосистем в условиях изменяющегося климата [Текст] / В.В. Рубцов, И.А. Уткина // Вестник Марийского государственного технического университета. Лес, экология, природопользование. – 2010. – № 3. – С. 3–15.
64. Ayres, M.P. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens [Text] / M.P. Ayres, M.J. Lombardero // The Science of the Total Environment. – 2000. – Vol. 262, no. 3. – P. 263–286.
65. Huges, L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? [Text] / L. Huges // TREE. – 2000. – Vol. 15, no. 2. – P. 56–61.
66. Björkman, C. Insect pests in future forests: more severe problems? [Text] / C. Björkman, H. Bylund, M.J. Klapwijk, I. Kollberg, M. Schroeder // Forests. – 2011. – Vol. 2. – P. 474–485.

Введение. Выполнен обзор основных направлений исследований взаимодействия лесных насекомых-филлофагов с их кормовыми древесными породами начиная с середины XX в. до настоящего времени. Весь рассматриваемый период разделен на несколько условных, частично перекрывающихся, промежутков времени, так как многие направления исследований продолжают несколько десятилетий.

В 1950–1960-е гг. была завершена работа академика В.Н. Сукачева по созданию биогеоценологии – научного направления на стыке нескольких естественнонаучных дисциплин. Основную задачу лесной биогеоценологии В.Н. Сукачев сформулировал как изучение всех взаимосвязей и взаимодействий компонентов леса. Специалистами по лесной энтомологии были сформулированы биогеоценологические принципы защиты леса от вредных насекомых на основе анализа результатов отечественных и зарубежных исследований.

В 1960–1970-е гг. действовала Международная биологическая программа (МБП, 1964–1974 гг.), способствовавшая массовым биогеоценологическим исследованиям самой разной направленности. В рамках МБП по единой методике была собрана информация о движении и распределении потоков органического вещества в природных сообществах и о процессах взаимодействия между компонентами биогеоценозов. Оценки влияния насекомых на состояние лесонасаждений приобрели не только прикладное (потери прироста стволовой древесины), но и теоретическое (показатели первичной биологической продуктивности) значение.

В 1970–1980-е гг., при продолжении работ по МБП и следующим за ней программам, более пристальное внимание стало уделяться компенсационным процессам в кроках: регенеративному побего- и листообразованию, изменению физиологических процессов у деревьев, перенесших повреждения листвы разной степени – интенсивности фотосинтеза оставшейся и вновь отросшей листвы, накоплению и распределению запасных веществ в древесине стволов и корней.

В 1980–1990-е гг. произошло обобщение результатов исследований предыдущих лет. Было показано, что насекомые-филлофаги обычно отчуждают около 5–15 % от общей листовой поверхности и не оказывают заметного влияния на продукционный процесс, но играют решающую роль в развитии экосистемы при массовых размножениях. В это же время начинается оценка углеродных потоков в экосистемах, а концепция адаптивной стратегии растений используется для характеристики реакций деревьев и других растений на внешние факторы, включая воздействие насекомых-вредителей.

Период 1990–2000-х гг. – это преимущественно пора прогнозирования возможно-го влияния изменений климата на растения, животных и их взаимодействия на разных трофических уровнях. Особое внимание уделено реакциям корневых систем на повреждения надземных частей растений. Ряд исследователей высказывают мнение, что по-прежнему отсутствует координация в работах по изучению процессов в верхних и нижних частях лесных сообществ.

Последний период данного обзора (примерно с 2000 г. по настоящее время) – это время массовой фиксации изменений климата и их влияния на участников мультитрофных взаимодействий. В условиях неопределенности, когда мы не знаем точно, насколько серьезными могут оказаться прогнозируемые изменения, перед лесоводством и лесозащитой возникает серьезная проблема – выработать новую стратегию с учетом изменившейся внешней среды.

Заключение. Взаимодействия насекомых-филлофагов с их кормовыми деревьями относятся к наиболее интересным и трудным разделам естествознания. Были выполнены многочисленные исследования по последовательно развивающимся направлениям, собрано огромное количество данных. Но мы до сих пор не можем утверждать, что проблема полностью раскрыта. Участники этих взаимодействий очень разнообразны в своих жизненных циклах, потребностях к условиям местообитания и т. д. Сложность проблемы усугубляется нарушениями связей вследствие происходящих и прогнозируемых изменений климата. Это особенно важно на фоне неопределенности, в которой лесоводство и лесозащита должны выработать новую стратегию.

* * *

Principal directions of research on interactions between forest phyllophagous insects and their host trees are reviewed for the period since the middle of the 20th century up to date. The considered period is divided into several approximate time intervals partially overlapping because many of the discussed studies were accomplished during decades.

In the 1950–1960s, Academician V.N. Sukachev finished his main work – the development of biogeocenology, a scientific direction arised at the interfaces of several branches of natural sciences. The principal task of the forest biogeocenology was formulated by V.N. Sukachev as studies on all relations and interactions of forest components. Specialists on forest entomology and forest management developed biogeocenotic principles of forest protection against pest insects based on the analysis of results of Soviet and foreign observations.

In the **1960–1970s**, the International Biological Programm (IBP, 1964–1974) was performed. It provoked large-scale biogeocenotic investigations in various directions and in many countries. In the context of IBP, the information about flow and distribution of organic matter was gathered using integrated methods in natural communities over the world. The assessment of insect impact on the state of forest stands received not only economic (the loss of merchantable stem wood) but also fundamental (parameters of primary biological productivity) value.

In the **1970–1980s**, when IBP and successive programs were active, significant attention was paid to the compensatory processes in crowns of defoliated trees: regenerative shoot and leaf formation, changes in physiological processes under defoliation of different levels – the rate of photosynthesis in primary and regrowth leaves, accumulation and distribution of reserved matters in stem and root wood.

In the **1980–1990s**, the results of studies conducted over previous periods were summarized. It was shown that phyllophagous insects usually consume approximately 5–15 % of total leaf area and have no significant impact on the production process, but play the key role in ecosystem development under mass outbreaks' conditions. At the same time, the evaluation of carbon flows within ecosystems began, and the concept of plant adaptive strategy was used to characterize the responses of trees and other plants to environmental factors, including pest attacks.

The period of the **1990–2000s** is mainly the time of forecasting the possible impact of climate change on plants, animals, and their interactions at different trophic levels. The special attention was paid to responses of root systems to the damage of the above-ground tree parts. Some researchers noted that there were no coordination in studies on top and down processes in forest communities.

The last period of the review, approximately from **2000 up to date**, is the time of broad-scale fixation of climatic changes and their influence upon the participants of the multi-trophic interactions. A serious problem for forest protection development arises under the conditions of uncertainty, when we do not know exactly how significant forecasted changes may be.

Conclusion. The interactions between phyllophagous insects and their host trees belong to the most interesting and difficult part of natural sciences. The chain of successively developed directions of research has been accomplished, a great set of data has been gained, but we cannot say that the problem is fully understood. The participants of these interactions have very different life histories, demands to the site conditions, and so on. The complexity of the problem is aggravated now by interrupting relations under observed and forecasted climate change. It is especially important to intensify the studies in the context of uncertainty for silviculture and forest protection which are needed to reconstruct their policy.