

**В.В. Рубцов, И.А. Уткина**

## **ВЛИЯНИЕ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ НА ФРАКЦИИ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ**

**Введение.** Хорошо известно, что насекомые-филлофаги, будучи неотъемлемыми компонентами лесных биогеоценозов, оказывают влияние на все протекающие в них процессы, включая накопление и перераспределение фитомассы. Наибольшее внимание привлекает деятельность тех видов филлофагов – хвое- и листогрызущих насекомых, чьи вспышки массового размножения на больших участках лесной площади способны нанести существенный урон с хозяйственной точки зрения и вызвать обратимые, а иногда и необратимые нарушения биогеоценотических процессов, меняя ход растительной сукцессии и лесовосстановительного процесса. Наиболее яркие примеры этого содержатся в публикациях, посвященных последней вспышке массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* (Tschetverikov, 1908)) [1–3].

Более подробно биогеоценотическая роль дендрофильных насекомых обсуждается нами в работах, в которых выполнен обзор отечественных и зарубежных публикаций, показывающих, что взаимоотношения насекомых-филлофагов и их кормовых растений – сложный и многоплановый вопрос, а их углубленное изучение лежит на стыке нескольких фундаментальных наук (экология, лесоведение, ботаника, физиология растений, энтомология) и прикладных направлений (лесоводство и лесозащита) [4, 5].

Оценка фитомассы лесных насаждений, в первую очередь – древесной фитомассы – один из важнейших разделов лесоведения и составная часть исследований по биологической продуктивности лесных биогеоценозов во второй половине XX века. По мере массового проведения работ согласно «Программе и методике биогеоценологических исследований» [6] становилось все очевиднее, что «фитомасса любого биогеоценоза не бывает совершенно однородной ни по своему строению, химизму, физиологическим свойствам, калорийности, усвояемости для животных и микроорганизмов, ни по условиям и эффекту биогеохимической работы своих структур. Она естественно дифференцируется на ряд фракций, существенно различающихся во всех этих отношениях» [7, с. 4]. Поэтому принято оценивать фитомассу отдельно по фракциям, «соответствующим их биогеоценотической роли и специфике участия в процессах материально-энергетического обмена» [7, с. 4].

Цель данной работы – рассмотреть механизмы, изменяющие накопление и перераспределение фракций надземной (листва/хвоя, генеративные

органы, ветви, стволы) и подземной фитомассы (корни) лесных деревьев под влиянием филлофагов.

**Надземная фитомасса.** Самое явное, непосредственное воздействие филлофагов – это потребление *фитомассы листьев/хвои* в процессе питания. Подобное прямое воздействие влечет за собой косвенные – нарушения основных физиологических процессов в надземных и подземных частях деревьев, что приводит к изменению накопления и перераспределения фитомассы других фракций. Однако из-за одновременного воздействия множества факторов практически невозможно установить, какова роль именно филлофагов в этой ситуации.

Издавна влияние филлофагов оценивается по величине потерь стволовой древесины, т. е. *фитомассы стволов*, так как это имеет экономическое значение. Годичный прирост – важный показатель текущего состояния дерева, по мнению А.И. Воронцова [8], он также является лучшим объективным показателем состояния насаждений, подвергшихся дефолиации. Подтверждения этого содержатся в многочисленных исследованиях, обзор которых содержится в [4, 5, 9, 10].

Сложность интерпретации потерь прироста стволовой древесины связана с большим числом влияющих на него абиотических и биотических факторов, включая деятельность насекомых. Анализ литературных данных свидетельствует, что разная методика сбора полевых материалов и трактовка их результатов приводит к разным выводам, иногда противоположным. В то же время, очевидно, что если происходят интенсивные повторяющиеся повреждения крон филлофагами, то именно они являются основной причиной падения величины прироста древесины, изменения его структуры (соотношения между слоями ранней и поздней древесины) и уменьшения количества запасных веществ. Это особенно характерно для кольцесудуистых древесных пород. Например, наш анализ взаимодействия дуба черешчатого и филлофагов весеннего комплекса показал, как дефолиация – ее степень и кратность – вызывает в той или иной степени падение радиального прироста, особенно за счет снижения доли поздней древесины, отчего также ухудшаются физико-механические свойства стволовой древесины и ее структура [9].

Возвращаясь к прямому воздействию филлофагов – полному или частичному потреблению фитомассы листьев/хвои, необходимо отметить, что по мере все более детального изучения взаимоотношений в системе «лес – насекомые» возрастала неоднозначность оценок этого воздействия, как показано в [9, 10]. Это объясняется не только видовыми особенностями растений и насекомых, условиями их местообитания, но и многочисленными внешними факторами, одновременно действующими на всех участников взаимодействий.

Важно учитывать также, в каком статусе находятся изымаемые растительные ткани – *потребителей* или *источников* ресурсов. Например, установлено, что пока молодые листья дуба не достигли 96 % своей площади поверхности, они потребляют ресурсы, и лишь практически завершив рост, становятся источниками продуктов фотосинтеза [11]. Это хорошо согласуется с выводами наших исследований: чем раньше уничтожаются молодые листья дуба, раскрывающиеся почки и неодревесневшие побеги текущего года, тем быстрее происходит регенеративное побего- и листообразование и восстановление физиологической активной листовой поверхности [9].

Опыты по искусственной дефолиации сосны обыкновенной [12, 13] также показали, что большое значение имеет, удаляются из кроны потребители (меристемы, почки и молодые хвоинки) или источники ресурсов (взрослая хвоя). В зависимости от этого равная величина изъятия растительной ткани приводит к совершенно разным результатам. Кроме того, немаловажно, подверглась дефолиации отдельно взятая ветвь или вся крона равномерно. Это свидетельствует о том, что ветви функционируют относительно автономно в кроне дерева, а их разный возраст определяет и разную реакцию на дефолиацию [13].

Еще один долгосрочный эксперимент по искусственной дефолиации, дополненный 17-летними наблюдениями за реакцией сосны черной на повреждение сосновым походным шелкопрядом (*Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller, 1775)), показал, что до сих пор остаются неясными механизмы взаимодействия между запасанием и распределением углерода в растительных тканях и компенсационным ростом [14]. Это вновь подчеркивает сложность количественного оценивания воздействия филлофагов на фитомассу листьев/хвои.

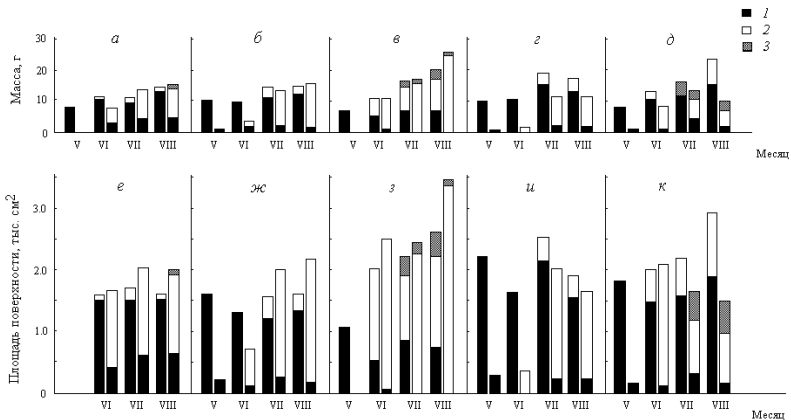
Как упоминалось выше, в начале вегетационного периода филлофаги потребляют не только молодые листья, но и побеги текущего года, и почки. Наши наблюдения за кронами деревьев дуба в очагах филлофагов весеннего комплекса показали, что гусеницы охотно поедают не только листовые почки, но и цветочные. Так как питание начиналось в верхних частях крон, где цветочных почек обычно больше, то это приводило к полному уничтожению урожая желудей в текущем году. Более того, в следующем году на этих же ветвях цветочных почек не было вообще независимо от степени дефолиации, что можно интерпретировать как свидетельство долгосрочного влияния филлофагов на урожай желудей дуба.

Возвращаясь к уничтожению листьев и листовых почек, отметим, что филлофаги способны косвенно воздействовать на *фитомассу ветвей*, хотя точные количественные оценки нам неизвестны, да и вряд ли вообще их можно получить. Еще в конце 1970-х гг. о действии вредителей листвы на ветви дуба писали Н.А. Лохматов и др. [15, 16]. По их данным, перестройка крон дуба начинается со времени значительных повреждений его вредителями и мучнистой росой и включает частичное усыхание и разрушение пери-

ферии и веток первичной кроны, появление на ветвях и на внутри- и подкронной частях ствола побегов из спящих почек, развитие части их в веточки и далее ветки, формирование из последних вторичной кроны или ее части.

Наши исследования в дубравах разного типа и возраста показали, что дуб образует регенеративные побеги двух типов. *Замещающие побеги* образуются из многочисленных запасных и спящих почек, запас которых на ветвях дуба обычно очень велик. Если молодые побеги и листья повреждены насекомыми или заморозками, то запасные и реже спящие почки прорастают, образуя побеги, которые замещают уничтоженные. *Вторичные побеги* образуются на весенних побегах из почек, которые в отсутствие дефолиации проросли бы весной следующего года. Более подробно особенности побегов этих двух типов рассмотрены нами ранее [9]. Здесь мы подчеркнем лишь, что чем больше в кронах дуба замещающих регенеративных побегов, тем интенсивнее и раньше происходит восстановление площади поверхности (т. е. и фитомассы) листья. Так происходит в первый год сильной (более 75 %) дефолиации, но при повторных дефолиациях два и более года подряд доля замещающих побегов неуклонно снижается, сопровождаясь все более заметным снижением годичного прироста. При неблагоприятных погодных условиях эти процессы усугубляются, а вероятность гибели деревьев возрастает.

На рис. 1 графически показано, что суммарные масса (*a-d*) и площадь листы (*e-k*) весенних и регенеративных побегов в кронах сильно повреждавшихся деревьев возраста 85 лет (*a-b* и *e-ж*, три года наблюдений подряд) и возраста 105 лет (*з, д* и *и, к*, два года наблюдений подряд) к концу вегетации обычно близки к аналогичным показателям для деревьев с умеренной

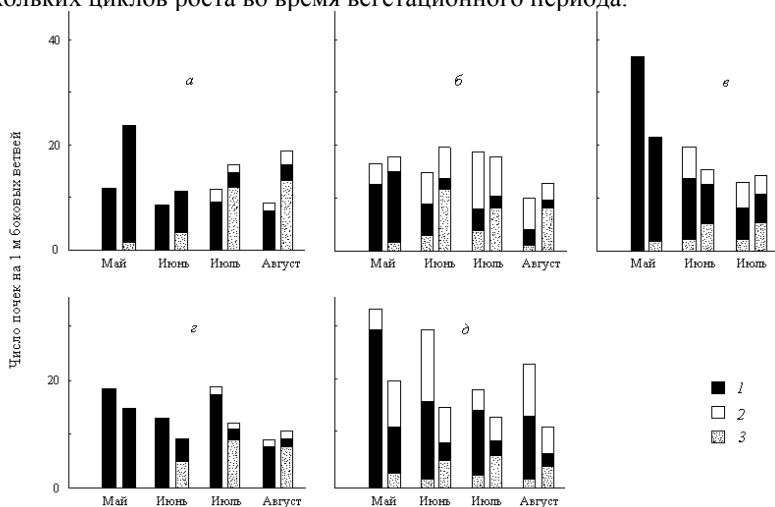


**Рис. 1.** Сухая масса и площадь поверхности листьев дуба с мая по август в пересчете на 1 м суммарной длины ветвей деревьев с умеренным (левые столбики) и сильным (правые столбики) повреждением листьев весенней (1), июньской (2) и июльской (3) генераций (по [9], пояснения в тексте)

дефолиацией. Необходимо отметить, что при таких сравнениях большое значение имеет выбор способа сопоставления значений массы или площади поверхности листьев на разных по густоте ветвях. В нашем случае оптимальным оказался пересчет обоих показателей на 1 м суммарной длины боковых ветвей, отходящих от однометровых учетных ветвей, взятых из разных частей крон наблюдаемых деревьев.

Запас непроросших почек по мере продолжения деятельности филлофагов постепенно снижается. Наши наблюдения за одними и теми же деревьями дуба в 85-летних (а–в, три года наблюдений подряд) и 105-летних древостоях (г–д, два года наблюдений подряд) показали, что с мая по август число непроросших почек на ветвях деревьев с разным повреждением примерно одинаковое, хотя год от года варьирует (рис. 2). Так как другая часть запасных почек прорастает, образуя замещающие побеги, на которых в следующем году появятся новые запасные почки, то можно считать, что резервы для регенеративного побегообразования сохраняются, хотя их уровень постепенно снижается.

Отметим, что представители рода дуб (*Quercus* L.) принадлежат к древесным породам с детерминированным ростом побегов. Это означает, что рост побегов и листьев текущего года определяется ресурсами и погодными условиями предыдущего года и осуществляется в течение одного или нескольких циклов роста во время вегетационного периода.



**Рис. 2.** Численность запасных почек с мая по август: живых непроросших (1), отмирающих (2), проросших (3) в кронах деревьев с умеренным (левые столбики) и сильным (правые столбики) повреждением листьев (по [9], пояснения в тексте)

Для сравнения обратимся к тем древесным породам, у которых рост побегов недетерминированный, т. е. способен продолжаться на протяжении всего вегетационного периода. В частности, немало работ посвящено взаимоотношениям филлофагов и разных видов рода береза (*Betula* L.). Часть известных нам публикаций подробно рассмотрена ранее [9, 10], здесь же мы ограничимся упоминанием лишь двух, поскольку в них идет речь об особенностях компенсационных процессов при недетерминированном росте побегов.

Авторы первой работы употребляют выражение «функциональная организация дерева», имея в виду соотношение в кроне побегов разных типов, различающихся размерами, особенностями роста и реакции на повреждение [17]. Например, разновидность березы пушистой – береза горная (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman), как и другие березы, образует два типа побегов – ростовые и укороченные, по-разному реагирующие на дефолиацию. В результате повреждения листы осенней пяденицей (*Epirrita autumnata* (Borkhausen, 1794)) меняется функциональная организация деревьев: соотношение между этими типами побегов в кронах, размеры крон, площадь фотосинтезирующей поверхности.

Об этом же идет речь и в работе [18], содержащей результаты наблюдений за реакцией этой же самой березы горной на дефолиацию все той же осенней пяденицей. Так, в первые два года после сильной дефолиации на повреждавшихся деревьях общее число побегов было намного больше, чем в контроле, но при этом не было столь же заметного увеличения суммарной площади листовой поверхности (и соответственно фитомассы); это объясняется преобладанием укороченных побегов с небольшим числом листьев маленьких размеров. Сокращение площади листовой поверхности вызывает изменение и других жизненно важных процессов, что неминуемо влияет и на запасы фитомассы разных фракций.

**Подземная фитомасса.** Повреждая почки, листву и побеги, филлофаги нарушают одновременно естественный рост корневых систем и древесной части растений, что неизбежно сказывается на соотношении между надземными фракциями фитомассы и подземными, т. е. **фитомассой корней**. Наши исследования показали, что имеется тесная связь сезонного роста поглощающих корней дуба с состоянием и развитием листвы, которая сильно различается при однократной и повторных дефолиациях [19, 20]. В первый год действия филлофагов сильная дефолиация у изначально неослабленных деревьев вызвала всплеск новообразования микоризных поглощающих корней. В дальнейшем, при повторяющихся дефолиациях, ростовая активность корней постепенно снижается, при этом корней отмирает все больше, а образуется все меньше. В частности, насыщенность гумусового горизонта тонкими корнями в наблюдаемой нами пойменной дубраве на отдельных участках уменьшилась более чем в 2 раза. В третий год повреждения листвы

происходило заметное отмирание корневых окончаний, а в четвертый год рост корней наблюдался только в начале лета. Итогом действия этих неблагоприятных факторов стало образование микроочагов усыхания дуба [9].

Надо подчеркнуть, что изучение фитомассы корней даже без учета деятельности филофагов – крайне сложный и трудоемкий процесс, отчего в литературе часто указывается на недостаток знаний о строении и функционировании корневых систем древесных пород и их связи с надземными частями (более подробно см. [9, 10]). В относительно недавней работе [21] содержится, помимо собственных результатов, обзор большого числа публикаций по видовой стратегии древесных и кустарниковых видов, позволяющей им адаптироваться к условиям среды, в том числе посредством связи процессов в над- и подземных частях. Авторы считают, что у одних видов тонкие корни лучше адаптированы к выживанию в условиях повреждения листвы насекомыми, чем у других, при этом нельзя не учитывать условия среды, в первую очередь почвенный режим и обеспечение жизненно важными элементами питания.

**Изменения климата.** Выше мы не затрагивали проблемы влияния климатических изменений на взаимодействия филофагов и их кормовых пород. Однако происходящие и прогнозируемые изменения влияют и на тех, и на других, судя по большому числу публикаций последних двух десятилетий. В наших более ранних работах содержатся обзоры результатов подобных исследований и экспериментов [9, 10, 22, 23]. Накоплено много свидетельств того, что под действием погодных изменений меняется фенология насекомых и растений, причем не всегда это происходит синхронно. Чаще гусеницы филофагов весной отрождаются раньше, чем начинается разворачивание почек и рост листьев, которыми они питаются. В то же время фенофазы, связанные с окончанием сезонного развития насекомых, наоборот, отодвигаются на более поздние сроки. В частности, нами зафиксирован подобный сдвиг лета зимней пяденицы (*Operophtera brumata* (Linnaeus, 1758)) на юго-востоке лесостепной зоны [24]. В обзорных работах наших коллег [25, 26] эта проблема рассмотрена более подробно, с выделением шести категорий реакций насекомых на изменения климата.

Возвращаясь к реакциям деревьев на повреждения филофагами в условиях изменяющегося климата, подчеркнем, что неоднозначность получаемых выводов возрастает. Например, в работе [27], как и многих других, утверждается, что еще неясно, как повлияет повышение температуры и содержания CO<sub>2</sub> на ростовые характеристики растений, динамику накопления и распределения фитомассы, а также их реакции на дефолиацию. Авторы обзора [28] считают, что непонятно, как изменятся процессы накопления и перераспределения углерода в экосистемах, поэтому нереально дать адекватный прогноз изменений взаимоотношений растений и насекомых.

**Заключение.** Степень влияния филлофагов на развитие и продуктивность лесных деревьев, фитомассу их фракций зависит от степени и сроков изъятия листвы, от текущего состояния, видовой жизненной стратегии и условий произрастания деревьев, погодных условий. При этом реакция деревьев на дефолиацию в значительной мере определяется функциональной организацией их крон – количеством и соотношением в них побегов разных типов и размеров, особенностями их роста, облиствения и т. д., что показано нами на примере дуба черешчатого.

При повторяющихся интенсивных дефолиациях филлофаги, повреждая почки, листву и побеги, вызывают общее ослабление деревьев, усыхание ветвей разного порядка, нарушают естественный ход развития крон, корневых систем, древесной части растений и, таким образом, существенно влияют на накопление и распределение фитомассы по древесным фракциям.

Подобная модификация характеристик крон и корневых систем растений в процессе массовых размножений филлофагов в значительной степени определяет уровень последствий инвазий для отдельных деревьев и насаждения в целом.

Существенное влияние на взаимозависимое развитие филлофагов и всех фракций фитомассы деревьев оказывают наблюдаемые изменения климатических условий.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 12-04-01077) и Гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-1858.2014.4).

### **Библиографический список**

1. Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д. Очаги массового размножения сибирского шелкопряда как источники дополнительного выброса углерода // Насекомые в лесных биогеоценозах. XX чтения памяти академика В.Н. Сукачева. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2004. С. 32–53.
2. Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д. Лесовосстановление в шелкопрядах южной тайги Приенисейской Сибири // Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса: матер. Всерос. конф. с участием иностранных ученых. Красноярск, 23–25 сентября 2009 г. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2009. С. 354–357.
3. Лескова А.А., Евграфова С.Ю., Баранчиков Ю.Н. Экскременты сибирского шелкопряда модифицируют процессы минерализации азота в почвах шелкопряда // Энтомологические исследования в северной Азии: матер. VIII Межрегион. совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых. Новосибирск, 4–7 октября 2010 г. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. С. 285–286.
4. Мозолевская Е.Г., Рубцов В.В., Уткина И.А. // Насекомые в лесных биогеоценозах. XX чтения памяти академика В.Н. Сукачева. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2004. С. 5–31.
5. Мозолевская Е.Г., Уткина И.А. О роли хвое- и листогрызущих насекомых в лесных экосистемах // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск, 2004. Вып. 3. С. 4–27.



6. Программа и методика биогеоценологических исследований / Под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1966. 335 с.

7. Дылис Н.В., Носова Л.М. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосквья. М.: Наука, 1977. 144 с.

8. Воронцов А.И. Патология леса. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 270 с.

9. Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.

10. Уткина И.А. Изучение взаимодействия насекомых-филлофагов с их кормовыми породами на разных этапах биогеоценологических исследований // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Вып. 200. СПб.: СПбГЛТУ, 2012. С. 80–93.

11. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев // Физиология растений. 1986. Т. 33, вып. 5. С. 935–943.

12. Honkanen T., Haukioja E., Suomela J. Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant-herbivore studies // Functional Ecology, 1994, vol. 8, no. 5, pp. 631–639.

13. Honkanen T., Haukioja E., Kitunen V. Responses of *Pinus sylvestris* branches to simulated herbivory are modified by tree sink/source dynamics and by external resources // Functional Ecology, 1999, vol. 13, no. 1, pp. 126–140.

14. Palacio S., Hernández R., Maestro-Martínez M., Camarero J. Fast replenishment of initial carbon stores after defoliation by the pine processionary moth and its relationship to the regrowth ability of trees // Trees, 2012, vol. 26, no. 5, pp. 1627–1640.

15. Лохматов Н.А., Хауес Ц.М., Михлина Л.Б. Побегообразование и листовая поверхность дуба обыкновенного – летняка в условиях повреждений листогрызущих вредителей и поражений мучнистой росой в дубравах Харьковской обл. // Тр. Харьковского СХИ. 1979. Т. 263. С. 61–71.

16. Лохматов Н.А. О перестройке крон дуба в очагах его усыхания от неблагоприятных условий // Лесоводство и агролесомелиорация. 1981. Вып. 59. С. 21–25.

17. Haukioja E., Ruohomäki K., Senn J., Suomela J., Walls M. Consequences of herbivory in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*): importance of the functional organization of the tree // Oecologia, 1990, vol. 82, no. 2, pp. 238–247.

18. Karlsson P.S., Weih M. Long-term patterns of leaf, shoot and wood production after insect herbivory in the Mountain Birch // Functional Ecology, 2003, vol. 17, pp. 841–850.

19. Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние дефолиации крон дуба на ростовую активность поглощающих корней // Лесоведение. 2001. № 5. С. 43–49.

20. 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.

21. Karolewski P., Zadworny M., Mucha J., Napiera A., Filipiak A., Oleksyn J. Link between defoliation and light treatments on root vitality of five understory shrubs with different resistance to insect herbivory // Tree Physiology, 2010, vol. 30, pp. 969–978.

22. Уткина И.А., Рубцов В.В. Современные представления о влиянии изменения климата на лесных филлофагов // Продукционный процесс и структура лесных биогеоценозов: теория и эксперимент. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. С. 286–312.

23. Рубцов В.В., Уткина И.А. Филлофаги лесных экосистем в условиях изменяющегося климата // Вестник Марийского государственного технического университета. Лес, экология, природопользование. 2010. № 3. С. 3–15.

24. Рубцов В.В., Уткина И.А. Многолетняя динамика численности зимней пяденицы в дубравах лесостепи // Лесоведение. 2011. № 5. С. 36–45.

25. Musolin D.L. Insects in a warmer world: Ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change // Global Change Biology, 2007, vol. 13, pp. 1565–1585.

26. Мусолин Д.Л., Саулич А.Х. Реакции насекомых на современное изменение климата: от физиологии и поведения до смещения ареалов // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 91. № 1. С. 3–35.

27. Huttunen L., Ayres M.P., Niemelä P., Heiska S., Tegelberg R., Rousi M., Kellomäki S. Interactive effects of defoliation and climate change on compensatory growth of silver birch seedlings // Silva Fennica, 2013, vol. 47, no. 3. 14 p.

28. Medvigy D., Clark K.L., Skowronski N.S., Schäfer K.V.R. Simulated impacts of insect defoliation on forest carbon dynamics // Environ. Res. Lett, 2012, vol. 7. 9 p.

---

**Рубцов В.В., Уткина И.А.** Влияние лесных насекомых-филлофагов на фракции фитомассы деревьев // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 60–70.

*Рассматривается прямое и косвенное влияние лесных филлофагов на надземные (листва/хвоя, почки, побеги, ветви, стволы) и подземные (корни) фракции фитомассы деревьев. На примерах, взятых из собственных исследований (на дубе) и из литературных источников (на березе и сосне), показано, что реакция деревьев на повреждение крон определяется в первую очередь интенсивностью, сроками и повторностью дефолиации, а также особенностями видовой стратегии древесных пород. Интенсивность и сроки восстановления листвы, образование побегов разных типов в дефолированных кронах определяют потери прироста стволовой древесины и ростовую активность корней. Происходящие климатические изменения еще более затрудняют количественное оценивание взаимодействия филлофагов и их кормовых деревьев.*

**Ключевые слова:** насекомые-филлофаги, дефолиация, надземная и подземная фитомасса, регенеративные побеги, прирост стволов, поглощающие корни, изменение климата.

**Rubtsov V.V., Utkina I.A.** Impact of forest phyllophagous insects on phytomass fractions of trees. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehnicoskoj Akademii*, 2014, is. 207, pp. 60–70 (in Russian with English summary).

*Direct and indirect influence of forest phyllophagous insects on aboveground (foliage or needles, buds, shoots, branches, and stems) and underground (roots) fractions of*

*phytomass is considered. Examples taken from own studies (on oak) and scientific publications (on birch and pine) suggest that responses of trees to crown damage are determined first of all by the level, time, and repeatability of defoliation as well as by the features of growth strategy of tree species. The intensity and time of foliage recovery, development of different shoot types in defoliated crowns affect the loss of stem wood increment and growth activity of roots. Current climate change still further complicates the quantitative evaluation of interactions between phyllophagous insects and their host trees.*

**Key words:** phyllophagous insects, defoliation, above- and underground phytomass, regenerative shoots, stem increment, absorbing roots, climate change.

---

**РУБЦОВ Василий Васильевич**, д-р биол. наук, ст. науч. сотр., Институт лесоведения Российской академии наук. SPIN-код: 2035-7032. 143030, Советская ул., д. 21, Успенское, Московская обл., Россия. E-mail: VRubtsov@mail.ru

**RUBTSOV Vasily V.**, DSc (Biology), Senior Researcher, Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences. SPIN-code: 2035-7032. 143030. Sovetskaya str. 21. Uspenskoe. Moscow region. Russia. E-mail: Rubtsov@mail.ru

**УТКИНА Ирина Анатольевна**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., Институт лесоведения Российской академии наук. SPIN-код: 4416-1662. 143030, Советская ул., д. 21, Успенское, Московская обл., Россия. E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

**UTKINA Irina A.**, PhD (Biology), Senior Researcher, Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences. SPIN-code: 4416-1662. 143030. Sovetskaya str. 21. Uspenskoe. Moscow region. Russia. E-mail: UtkinaIA@yandex.ru