

Сведения об авторах

Королева Татьяна Станиславна – ФГБУ «Главная геофизическая обсерватория им. А.И. Воейкова», доктор физико-математических наук, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация; e-mail: koroleva@spb-niilh.ru.

Константинов Артем Васильевич – ФГБУ «Главная геофизическая обсерватория им. А.И. Воейкова», кандидат сельскохозяйственных наук, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация; e-mail: science@spb-niilh.ru.

Кушнир Елизавета Андреевна – сотрудник ФБУ «Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства» г. Санкт-Петербург, Российская Федерация, аспирант ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail: elizavetta@mail.ru.

Information about authors

Koroleva Tatjana Stanislavna – Federal State Budgetary Institution «Voyeykov Main geophysical Oservatory», DSc in Physical and Mathematical Sciences Saint-Petersburg, Russian Federation; e-mail: koroleva@spb-niilh.ru.

Konstantinov Artem Vasilevich – Federal State Budgetary Institution «Voyeykov Main geophysical Oservatory», PhD in Agriculture, Saint-Petersburg, Russian Federation; e-mail: science@spb-niilh.ru.

Kushnir Elizaveta Andreevna – Employee Saint Petersburg Forestry Research Institute, post-graduate student of Federal State Budget Education Institution of Higher Education «Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov», Voronezh, Russian Federation; elizavetta@mail.ru.

DOI:

УДК 630*182

ДУБ ЧЕРЕШЧАТЫЙ И НАСЕКОМЫЕ-ФИЛЛОФАГИ КАК ОБЪЕКТ ИЗУЧЕНИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В ЛЕСНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОЙ ДУБРАВЫ

доктор биологических наук, доцент **В. В. Рубцов**¹

кандидат биологических наук, доцент **И. А. Уткина**¹

¹ – ФГБУН Институт лесоведения Российской академии наук, с.п. Успенское, Московская обл.,
Российская Федерация

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (№ 15-04-05592)

Представители рода *Quercus* относятся к предпочитаемым кормовым породам для многих видов насекомых. Вспышки их массового размножения, в сочетании с другими неблагоприятными абиотическими и биотическими факторами, способствуют ослаблению, а иногда приводят к гибели насаждений. Различные виды дуба и филлофагов, потребляющих их листву, являются удобными объектами для изучения биоценологических взаимоотношений в экосистеме. Особенности современного климата оказывают большое влияние на растения и насекомых и их взаимосвязи. Это подтверждают исследования специалистов из многих стран мира. Наши длительные наблюдения в Теллермановской дубраве (Воронежская обл.) показали, что в течение последних десятилетий вследствие изменения климата произошли существенные изменения в динамике численности многих насекомых-филлофагов. Установлено, что ростовые процессы поглощающих микоризных корней дуба тесно связаны с состоянием листвы в кроне дерева и активно реагируют на ее потерю, причем эта реакция неодинакова у деревьев разного класса роста и зависит от интенсивности и повторностей дефолиаций. Сравнение результатов наших исследований с литературными данными позволяет сделать вывод, что до сих пор недостаточно изучены процессы, протекающие в лесных биогеоценозах при вспышках массового размножения филлофагов. Особенно это касается взаимодействия надземных и подземных органов деревьев при разной степени и кратности повреждения крон. Нет четкого понимания причин варьирования площади листовой поверхности в отсутствие сильной дефолиации, не поняты в деталях механизмы компенсационных реакций деревьев, зависящие от одновременного действия комплекса внешних и внутренних факторов. Поскольку многие процессы в лесных экосистемах весьма инерционны, а сформировавшиеся биоценологические взаимоотношения между компонентами прочны, требуются длительные наблюдения на постоянных объектах, чтобы выявить и достоверно оценить тенденции и уровень происходящих изменений под действием меняющихся внешних факторов.

Ключевые слова: биогеоценоз, дуб черешчатый, насекомые-филлофаги.

ENGLISH OAK AND PHYLLOPHAGOUS INSECTS AS THE OBJECT OF STUDIES ON BIOCENOTIC RELATIONSHIPS IN THE FOREST ECOSYSTEM OF THE TELLERMAN OAK FOREST

DSc in Biology, Associate Professor **V. V. Rubtsov**¹

PhD in Biology, Associate Professor **I. A. Utkina**¹

¹ – FSBIS Institute of Forest Science of Russian Academy of Sciences, Uspenskoe, Moscow region, Russian Federation

Research has been made with financial support of Russian Foundation for Basic Research (№ 15-04-05592)

Abstract

Species of *Quercus* genus relate to preferred forage species for many insects. Outbreaks of their mass propagation, in combination with other adverse abiotic and biotic factors contribute to the weakening and sometimes lead to death of plantations. Various species of oak and phyllophagous insects consuming their foliage are convenient objects for the study of biocenotic relationships in ecosystem. The features of modern climate have a great influence on plants and insects and their relationship. This is confirmed by researchers in many countries of the world. Our long-term observations in the Tellerman oak forest (Voronezh region) have shown that in recent decades due to climate change there have been significant changes in population dynamics of many phyllophagous insects. It is established that the growth processes of absorbing mycorrhizal roots of oak are closely related to the state of foliage in the crown of a tree and actively respond to its loss, and this response varies among trees of different classes of growth and depends on the intensity and replications of defoliations. Comparison of our results with literature data allows to conclude that the processes in forest ecosystems under the mass outbreaks of phyllophagous insects are still poorly understood. This is especially true for the interaction of aboveground and underground organs of trees in different degrees and frequency of damage to crowns. There is no clear understanding of the causes of variation in leaf area in the absence of strong defoliation; the compensatory responses of trees depending on the simultaneous action of external and internal factors are not understood in detail. Since many processes in forest ecosystems is highly inertial, and formed biocenotic relationships between the components are hard, long-term monitoring at permanent sites are required in order to identify and reliably estimate trends and level changes under the influence of changing external factors.

Keywords: biogeocenosis, English oak, phyllophagous insects.

Введение. Необходимость всестороннего подхода к изучению природных сообществ, в том числе лесных, была давно осознана, но наиболее активно он начал реализовываться в середине 20-го столетия. К этому времени уже были сформированы основные положения в экологии, а в СССР академик В.Н. Сукачев сформулировал задачи созданной им науки биогеоценологии, подразумевающие комплексный подход к изучению природных явлений и объектов, анализ взаимосвязей между различными компонентами сообществ и средой их обитания [18]. Он неоднократно подчеркивал, что задачей лесной биогеоценологии является не столько изучение отдельных компонентов леса, сколько изучение всех взаимосвязей и взаимодействий этих компонентов между собою.

Проведение комплексных исследований по единой методике в рамках Международной биологической программы в 1960-1970-х годах позволило сделать обобщения полученных результатов для разных природных зон. В частности, было убедительно пока-

зано, что насекомые-филлофаги способны оказывать большое влияние на состояние и функционирование лесных экосистем. Вспышки их массового размножения, в сочетании с другими неблагоприятными абиотическими и биотическими факторами, способствуют ослаблению насаждений и даже могут привести к их гибели, тогда как в периоды устойчивого развития экосистемы «нормальное» потребление ими корма обычно составляет 5-15 % от общей листовой поверхности и не оказывает заметного влияния на продукционный процесс [1].

Собранные в разных регионах данные для различных древесных пород позволили оценить характер реакции на дефолиацию насаждений разного состава и сделать выводы о тяжести последствий повреждения в зависимости от того, в какое время и как долго хвое- и листогрызущие насекомые питаются хвоей или листво-й и к какой фенологической группе принадлежат. Было установлено, что уровень отпада деревьев зависит от интенсивности и кратности повреждения насаж-

дений в течение ряда лет вследствие кумулятивного воздействия изъятия из крон зеленой массы на состояние деревьев в целом. Гибель деревьев происходит тогда, когда запас пластических веществ недостаточен для распускания хвои или листвы, а также когда повторяющееся восстановление хвои или листвы приводит к полному истощению дерева и нарушению его жизненно важных функций. Для некоторых древесных пород определены довольно надежные индикаторы их ослабления, в том числе физиологические [8].

Представители рода *Quercus* относятся к предпочитаемым кормовым породам для многих насекомых. В частности, на дубе черешчатом, одной из лесобразующих древесных пород Европейской части России, обитает 767 видов фитофагов, из них 163 вида имеют хозяйственное значение [5]. Различные виды дуба и филлофаги, потребляющие их листву, являются удобными объектами для изучения универсальных биоценологических механизмов, с помощью которых происходит взаимная адаптация растений и насекомых в разных природных зонах.

Цель работы - проанализировать особенности биоценологических взаимоотношений филлофагов с кормовыми растениями и адаптационные реакции деревьев на потерю листовой поверхности. Показать необходимость длительных комплексных стационарных наблюдений на постоянных объектах для получения достоверных результатов и обоснования выводов о происходящих процессах в лесных биогеоценозах.

Объекты и методика. Теллермановская дубрава, находящаяся на юго-востоке Воронежской обл., была выбрана В.Н. Сукачевым в 1944 г., одновременно с созданием Института леса АН СССР (в настоящее время Институт лесоведения Российской академии наук – ИЛАН РАН), в качестве объекта для проведения биогеоценологических исследований в широколиственных лесах на юге лесостепной зоны. Здесь было создано Теллермановское опытное лесничество (ТОЛ), в котором по настоящее время ведутся разнообразные научные работы.

Изучение взаимодействия дуба черешчатого с абиотическими и биотическими факторами, включая взаимодействия с питающимися его тканями насекомыми - важный раздел комплексных исследований, выполняющихся в ТОЛ. На территории ТОЛ роль насекомых-филлофагов в жизнедеятельности дубрав

наиболее детально изучали А.С. Моравская [13], Н.Н. Рубцова [14]. Их работы содержат подробный перечень видов насекомых, питающихся листвой дуба, характеризуют состояние в тот период популяций основных видов, способных при массовом размножении вызвать сильное ослабление и гибель деревьев. Это листовертки зеленая дубовая, боярышниковая, пестрозолотистая и др., пяденицы – зимняя, обдирало и др., непарный и кольчатый шелкопряды, дубовая хохлатка и др.

Результаты исследований. В южной лесостепи в настоящее время наблюдается уменьшение континентальности климата. Это выражается, в частности, в том, что зимние температуры воздуха существенно повысились, весенние и осенние повысились в меньшей степени, летние – почти не изменились, а в некоторые годы понизились. При этом значительно увеличилась сумма выпадающих осадков, особенно в период вегетации (с 1949 г. почти на 100 мм). Следствием изменения гидротермического режима приземного слоя атмосферы явилось нарушение сложившихся здесь биоценологических связей между филлофагами и их кормовыми растениями. Это связано, прежде всего, с различием в реакциях на происходящие изменения окружающей среды у разных видов растений и филлофагов.

Как показали наши наблюдения, в течение последних десятилетий вследствие изменения климата произошли существенные изменения в многолетней динамике численности популяций насекомых в ТОЛ, заметно снизилась повреждаемость ими листвы в дубравах. Из основных хозяйственно значимых видов это, прежде всего, непарный шелкопряд, зеленая дубовая листовертка, зимняя пяденица. Полностью нарушена имевшая место многие десятилетия довольно четкая цикличность вспышек размножения этих насекомых: с 1990 г. не было массовых размножений непарного шелкопряда (характерный ранее интервал размножений составлял 10-12 лет); в глубокой депрессии уже около 20 лет находится зеленая дубовая листовертка (до этого плотность популяции имела непрерывные волнообразные подъемы и спады). Предпоследнее массовое размножение зимней пяденицы в Теллермановской дубраве было затяжным (1997-2004 гг.), а уже в 2009 г., спустя 5 лет, началась новая вспышка (ранее межвспышечные интервалы составляли 10-11 лет), которая оказалась очень краткосрочной из-за почти

полной гибели яйцекладок при больших продолжительных морозах зимой 2011/2012 гг. [16]. В это же время сильно возросла численность популяции дубовой широкоминирующей моли (*Corisciumbrongiardellum* L.), биология и экология которой впервые описана Я.Х. Вебером [2], а последняя вспышка массового размножения в Воронежской области - В.Б. Голубом с соавт [3]. Уже более 20 лет подряд этот минер повреждает до 60-70% площади поверхности листьев, минируя листья деревьев как ранней, так и поздней феноформ, независимо от их возраста. Степень повреждения каждой формы зависит от погодных условий и наличия других вредителей листьев [16]. Спустя некоторое время листья усыхают и скручиваются. Моль имеет две полные генерации в течение года, причем гусеницы второй генерации повреждают только вновь выросшую летом молодую листву, что заметно снижает интенсивность фотосинтеза деревьев в период вегетации. Довольно высокая плотность популяции широкоминирующей моли сохранилась до настоящего времени.

Сложность и неоднозначность происходящих и прогнозируемых изменений во взаимодействиях растений и насекомых вследствие изменения климата обсуждается во многих работах, обзор некоторых из них мы делали ранее [15, 19]. В более поздних публикациях о сложности этой проблемы говорится вновь, как на примере разных реакций деревьев на изменения климата, безотносительно к насекомым [27, 33, 34], так и разного поведения разных групп насекомых в изменяющихся условиях [25, 32]. Например, обзорная (на основе 63 научных источников) работа [34] посвящена тому, как реагируют на потепление и сдвиг температур деревья из разных функциональных групп. В частности, показано, что повышенная температура воздуха в большей степени усиливает рост лиственных древесных пород по сравнению с хвойными. Немалое влияние оказывает и разная стратегия роста деревьев: например, виды-консерваторы реагируют на изменения климата в меньшей степени, чем виды с другой стратегией. Еще один обзор (на основе 50 источников) [28] рассматривает основные последствия антропогенной деятельности (возросшее содержание CO₂ и O₃ в атмосфере, повышенные температуры и изменение уровня выпадения и распределения осадков) для взаимодействия растений и насекомых. Подчеркивается, что эти и другие внешние факторы влияют на насекомых и

прямо, и косвенно – посредством изменения роста и развития их кормовых растений. О том, что будущие (в большей степени) и происходящие изменения климата окажут большое влияние на динамику и интенсивность вспышек массового размножения и неминуемо приведут к изменению стратегии и тактики лесоводства и лесозащиты, говорится в еще одной работе [31]. По мнению ее авторов, вспышки одних видов станут чаще и сильнее, а у других, наоборот, произойдет нарушение цикличности и постепенное ослабление активности.

Таким образом, особенности современного климата оказывают большое влияние на растения и насекомых и их биоценологические взаимосвязи. Это однозначно подтверждают выполненные исследования во многих странах мира. Наиболее ценные и достоверные выводы получены там, где комплексные наблюдения ведутся продолжительное время на одних и тех же объектах (стационарах), что позволяет проследить динамику многих биотических и абиотических факторов, получить и проанализировать достаточно длинные временные ряды полевых данных, упрощает анализ информации.

Происходящие в деревьях сложные и разнообразные физиологические процессы до настоящего времени остаются не до конца изученными. Например, в двух недавних публикациях [30, 33] говорится, что до сих пор неясно, насколько синхронизированы процессы формирования древесины, раскрытия почек и роста листьев с динамикой накопления и расходования запасных веществ в стволах и ветвях, общего запаса углерода. Авторы одной из этих работ [30] провели наблюдения за ростом листьев, побегов и динамикой количества неструктурных углеводов у трех видов: граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.), бука лесного (*Fagus sylvatica* L.) и дуба скального (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Ими показано, что запасы крахмала в прошлогодних побегах почти полностью исчерпывались в процессе листораспускания, но восстанавливались быстрее, чем ожидалось, параллельно с приростом стволов. У граба, по сравнению с буком и дубом, разворачивание листьев происходило быстрее, зато рост камбия происходил медленнее на фоне более низкого содержания углеводов. В другой работе [33] сравнивались два вида дуба: из зоны умеренного климата - дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), из средиземноморской зоны - дуб пиренейский (*Q. pyrenaica* Willd.), об-

ладающие разными показателями содержания растворимых сахаров, продолжительностью образования ранней и поздней древесины и др. Результаты наблюдений за фенологией, темпами роста и формирования годичного кольца и динамиком сахаров у обоих видов при разной влагообеспеченности показали, что чем выше содержание сахаров и больше площадь заболони, тем раньше начинаются листораспускание и формирование ранней древесины. У дуба пиренейского связь роста с содержанием сахаров теснее, чем у дуба черешчатого, что является признаком большей стрессоустойчивости первого вида.

Даже по этим двум приведенным примерам видно, насколько сложно оценить происходящие в деревьях процессы. Но если к этому добавляется воздействие насекомых, включая потребителей листвы, то сложность исследований возрастает многократно, особенно если в течение того же самого вегетационного периода происходит рефолиация, или регенеративное побего- и листообразование взамен поврежденных или даже полностью уничтоженных весенних побегов и листьев.

Наши исследования рефолиации в кронах дуба после весеннего повреждения листвы филлофагами показали, что благодаря образованию регенеративных побегов при однократной сильной дефолиации периферия кроны дуба обычно восстанавливается в том же году, без видимых нарушений процессов жизнедеятельности деревьев. Но если сильная дефолиация продолжается два года подряд и больше, то регенеративных побегов образуется все меньше, листва восстанавливается медленнее и не полностью. Деревья ослабевают, процесс отмирания ветвей в кронах усиливается, вплоть до полного усыхания крон. При этом снижается интенсивность роста и масса поглощающих корней, играющих важную роль в снабжении дерева водой и элементами питания, значительно падает прирост древесины, качество ее ухудшается за счет уменьшения доли поздней древесины. Уменьшается также количество запасных веществ, необходимых для нормального функционирования дерева [15].

Анализ данных многолетнего мониторинга развития и состояния крон дуба черешчатого в ТОЛ позволил сделать выводы [9] о том, что признаки развития и восстановления кроны, в том числе после повреждений её насекомыми, имеют высокую значимость

для прогноза долговременного состояния деревьев и древостоев. На их основе разработана классификация развития крон дуба черешчатого, которая базируется на неспецифических признаках и поэтому пригодна в условиях различных экологических факторов как для древостоя, так и для отдельно стоящих деревьев. В совокупности, признаки развития и восстановления кроны позволяют диагностировать жизнестойкость дерева как способность поддержания и способность восстановления его жизнеспособности.

До недавнего времени оставалось совершенно не изученным влияние дефолиации на ростовые процессы корней дуба черешчатого. Особенно это касается физиологически активных поглощающих корней. В 1997-2008 гг. мы совместно с В.В. Мамаевым изучали в ТОЛ рост и состояние поглощающих микоризных корней дуба в период вспышки массового размножения насекомых-филлофагов. Установлено [12], что ростовые процессы поглощающих микоризных корней дуба тесно связаны с состоянием листвы в кроне дерева и активно реагируют на ее полную или существенную потерю. Было показано, что эта реакция неодинакова при однократных и повторных дефолиациях и у деревьев разного класса роста.

В пределах значительной части своего ареала дуб черешчатый встречается в двух формах – ранораспускающейся (*Q. roburvar. praecox* Czern., далее – РФ), и позднораспускающейся (*Q. roburvar. tardiflora* Czern., далее - ПФ). Гипотезы о происхождении РФ и ПФ подробно рассмотрены В.Б. Лукьянцем [11]. Обобщая выводы большого числа публикаций, он считает РФ более древней, сформировавшейся еще в доледниковое время и отступавшей в период оледенения на юг. ПФ выделилась из ранней в результате мутаций уже в период плейстоцена и является филогенетически сравнительно молодой.

Одно из существенных различий между РФ и ПФ, обусловленное разными сроками листораспускания, – большая устойчивость ПФ к поздним весенним заморозкам и меньшая повреждаемость листогрызущими насекомыми ранневесеннего комплекса, что отмечают многие исследователи. Исследовалось качество древесины у дуба РФ и ПФ. Показано, что условия произрастания неодинаково влияют на физико-механические свойства древесины дуба РФ и ПФ. В свежей и сухой дубравах преимущество по всем иссле-

дованным показателям имеет дуб ПФ, при этом в свежей дубраве оно выражено сильнее. Кроме того, в условиях свежей дубравы дуб ПФ значительно превосходит дуб РФ по качеству стволов, выходу деловой древесины и производительности. В солонцевой же дубраве, наоборот, преимущество по производительности и качеству древесины имеет дуб РФ, который эффективнее использует солонцеватые почвы [7].

Многолетние исследования Е.И. Еньковой, выполненные в Теллермановском лесном массиве, показали особенности фенологических разновидностей дуба черешчатого, их существования в разных частях ареала, приуроченности к тем или иным элементам рельефа, реакциям на погодные условия, повреждаемость неблагоприятными факторами [6]. Большое внимание уделяется ею на необходимость учитывать фенологические особенности посадочного материала при создании культур дуба, что весьма актуально в связи с происходящими в настоящее время изменениями климата и повсеместной деградацией дубрав. В Теллермановском лесу период времени от начала раскрытия почек у наиболее ранораспускающихся форм дуба до наиболее поздних, в зависимости от метеорологических факторов, весной составляет от 12 до 35 дней. Чем интенсивнее происходит повышение температуры, тем короче становится этот период, и наоборот. Для наступления распускания листвы у РФ дуба требуется сумма эффективных температур 200-250 °С, а ПФ – 500-600 °С [6]. Существенное влияние на процесс распускания листвы оказывает динамика температур воздуха в этот период. В ТОЛ в 2013-2015 гг. были проведены наблюдения за листораспусканием феноформ дуба [10]. Сравнение полученных результатов с аналогичными данными Е.И. Еньковой за 1950-1960 гг. показало, что за счет относительно высоких температур воздуха в 2013-2015 гг. в первой половине мая наблюдалась тенденция уменьшения интервала между началом распускания листвы у РФ и ПФ; сумма эффективных температур до начала раскрытия почек в 2014 г. составляла, соответственно, у РФ – 278 °С, у ПФ – 638 °С, что выше верхних пределов, отмеченных ранее Е.И. Еньковой.

Особое значение фенологические наблюдения приобретают в настоящее время при оценке влияния изменений климата на пищевые цепи в экосистемах: получены доказательства того, что организмы на раз-

ных трофических уровнях реагируют на происходящие изменения по-разному, отчего, в частности, теряется синхронность между фенологическими фазами продуцентов и консументов разного уровня, например филофагов и питающихся их личинками птиц [26]. Высказывается мнение, что необходимо объединить разрозненные направления исследований, например фенологов, генетиков и эволюционистов, чтобы уточнить и унифицировать терминологию, облегчить сравнения фенологических процессов в местообитаниях разных типов, интегрировать идеи и методы разных дисциплин. Требуется больше информации для того, чтобы уменьшить неопределенность при прогнозировании сроков весеннего листораспускания в будущем. Предполагается, что будущие исследования должны быть ориентированы на увязку эколого-физиологических аспектов фенологии с пониманием ее роли в прогнозах экологических и эволюционных реакций на изменения климата [29]. Исследованиями фенологических форм дуба черешчатого в самых разных аспектах занимались многие специалисты. Основные направления и результаты исследований фенологических форм дуба черешчатого обобщены в нашем обзоре [20].

Весьма актуально сейчас изучение и анализ процессов деградации дубрав, происходящей по всему ареалу их распространения. Повсеместно наблюдается постепенное вытеснение дуба значительно менее ценными древесными породами, прежде всего ясенем, липой, кленами. Причины деградации, роль в этом различных факторов, в том числе грибных болезней дуба, в Центральном Черноземье изучали специалисты разных профилей [4, 17, 21, 22, 23], однако пути преодоления этой негативной тенденции однозначно не определены, чему препятствует в значительной мере неудовлетворительное естественное возобновление дуба.

Заключение. Сравнение результатов наших исследований с литературными данными позволяет сделать вывод, что до сих пор недостаточно изучены процессы, протекающих в лесных биогеоценозах при вспышках массового размножения филофагов. Особенно это касается взаимодействия надземных и подземных органов деревьев при разной степени и кратности повреждения крон. До сих пор нет четкого понимания причин варьирования площади листовой поверхности в отсутствие сильной дефолиации, не поня-

ты в деталях механизмы компенсационных реакций деревьев, зависящие от одновременного действия комплекса внешних и внутренних факторов. Степень рефолиации (восстановления листовой поверхности взамен отчужденной) также может значительно варьировать в разных условиях, вызывая противоречивые мнения относительно влияния дефолиаторов на стабильность природных сообществ. Поэтому необходимо более детальное исследование этих сложных взаимосвязанных процессов, чтобы более точно оценивать современное состояние лесных биогеоценозов и прогнозировать их развитие в связи с происходящими климатическими изменениями и усилением антропогенной нагрузки. Поскольку многие процессы в биоце-

нозах весьма инерционны, а сформировавшиеся взаимосвязи между компонентами прочны, требуются достаточно длительные наблюдения на постоянных объектах, чтобы выявить и оценить тенденцию и уровень происходящих изменений под действием меняющихся внешних факторов. М.Г. Романовский, продолжительное время изучавший экосистемы Теллермановского леса, отмечает [24], что традиционно все разносторонние исследования в ТОЛ объединяет идея биогеоценологического, экосистемного изучения леса. В последние годы она особенно актуально звучит в связи с изучением углеродного цикла, в котором экосистема выступает как единое целое, фиксирующее, хранящее и возвращающее углерод в атмосферу.

Библиографический список

1. Баранчиков, Ю.Н. Сходство функциональной роли насекомых-филлофагов в 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.
2. Вебер, Я.Х. Новый массовый вредитель – дубовая моль (*Corisciumbrongniardellum*L.) [Текст] / Я.Х. Вебер // Защита растений. – 1932. – № 2. – С. 57-68.
3. Голуб, В.Б. Массовое размножение дубовой широкоминирующей моли (*Acrocercopsbrongniardella*F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Воронежской области [Текст] / В.Б. Голуб, О.Н. Бережнова, И.И. Корнев // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2009. – Вып. 187. – С. 96-102.
4. Деградация дубрав Центрального Черноземья [Текст] / под ред. Н.А. Харченко. – Воронеж, 2010. – 604 с.
5. Довнар-Запольский, Д.П. Энтомофауна дуба в пределах Европейской части Советского союза [Текст] : автореф. ... канд. с.-х. наук / Д.П. Довнар-Запольский. – Воронеж: ЛХИ, 1953. – 12 с.
6. Енькова, Е.И. Теллермановский лес и его восстановление [Текст] / Е.И. Енькова. – Воронеж, 1976. – 216 с.
7. Енькова, Е.И. Влияние условий произрастания на физико-механические свойства древесины рано- и позднезрелых форм [Текст] / Е.И. Енькова, В.К. Ширнин // Лесоведение. – 1970. – № 2. – С. 59-73.
8. Исаев, А.С. Взаимодействие дерева и насекомых ксилофагов [Текст] / А.С. Исаев, Г.И. Гирс. – Новосибирск: Наука, 1975. – 346 с.
9. Каплина, Н.Ф. Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контрастных типах леса южной лесостепи [Текст] / Н.Ф. Каплина, Н.Н. Селочник // Лесоведение. – 2015. – № 3. – С. 191-201.
10. Кузнецов, А.В. Распускание листы у фенологических форм дуба черешчатого в Теллермановской дубраве [Текст] / А.В. Кузнецов // Биоразнообразии и антропогенная трансформация природных экосистем матер. Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. памяти профессора А. И. Золотухина (г. Балашов, 12-13 ноября 2015 г.). – Саратов: Саратовский источник, 2015. – С. 131-134.
11. Лукьянец, В.Б. Внутривидовая изменчивость дуба черешчатого в Центральной лесостепи [Текст] / В.Б. Лукьянец. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1979. – 216 с.
12. Мамаев, В.В. Влияние дефолиации крон дуба на ростовую активность поглощающих корней в южной лесостепи [Текст] / В.В. Мамаев, В.В. Рубцов, И.А. Уткина // Лесоведение. – 2001. – № 5. – С. 43-49.
13. Моравская, А.С. Насекомые-фитофаги дубравных лесов [Текст] / А.С. Моравская // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. – М.: Наука, 1975. – С. 199-217.
14. Рубцов, В.В. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом [Текст] / В.В. Рубцов, Н.Н. Рубцова. – М.: Наука, 1984. – 184 с.

15. Рубцов, В.В. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию [Текст] / В.В. Рубцов, И.А. Уткина. – М.: Гриф, 2008. – 302 с.
16. Рубцов, В.В. Особенности последней вспышки массового размножения зимней пяденицы в южной лесостепи [Текст] / В.В. Рубцов, И.А. Уткина // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2014. – № 6. – С. 86-93.
17. Селочник, Н.Н. Состояние дубрав Среднерусской лесостепи и их грибные сообщества [Текст] / Н.Н. Селочник. – М.; СПб.: Институт лесоведения РАН, 2015. – 215 с.
18. Сукачев, В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии [Текст] / В.Н. Сукачев // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 5-49.
19. 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.
20. Уткина, И.А. Исследования фенологических форм дуба черешчатого [Текст] / И.А. Уткина, В.В. Рубцов // Лесоведение. – 2016. – № 6 (в печати).
21. Харченко, Н.А. К вопросу о деградации порослевых дубрав Центрального Черноземья [Текст] / Н.А. Харченко, Н.Н. Харченко // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2007. – № 4 (53). – С. 29-32.
22. Харченко, Н.А. Сукцессионные процессы в дубравах центральной лесостепи как результат их деградации [Текст] / Н.А. Харченко, Н.Н. Харченко, Е.Е. Мельников // Вестник Московского государственного университета леса - Лесной вестник. – 2009. – № 5. – С. 192-195.
23. Чеботарев, П.А. Структура и состояние древостоев в дубравах Теллермановского опытного лесничества [Текст] / П.А. Чеботарев, В.В. Чеботарева, В.Г. Стороженко В.Г. // Лесоведение. – 2016. – № 5. – С. 375-382.
24. Экосистемы Теллермановского леса [Текст] / М.Г. Романовский, В.В. Мамаев, Н.Н. Селочник [и др]. – М.: Наука, 2004. – 340 с.
25. Barber N.A. Consequences of phenology variation and oxidative defenses in *Quercus* [Text] / N.A. Barber, R.T. Fahey // Chemoecology. – 2015. – Vol. 25. – pp. 261. doi:10.1007/s00049-015-0194-5
26. Both, C. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? [Text] / C. Both [et al.] // J. Anim. Ecol. – 2009. – Vol. 78(1). – pp. 73-83. DOI:10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x.
27. Chung, H. Experimental warming studies on tree species and forest ecosystems: a literature review [Text] / H. Chung [et al.] // Journal of Plant Research. – 2013. – Vol. 126. – no. 4. – pp. 447-460.
28. Cornelissen, T. Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns [Text] / N. Cornelissen // Neotrop. Entomol. – 2001. – Vol. 40. – no. 2. – pp. 155-163. DOI: doi.org/10.1590/S1519-566X2011000200001.
29. Forrest, J. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution [Text] / J. Forrest, A.J. Miller-Rushing // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2010. – Vol. 365. – pp. 3101-3112. DOI:10.1098/rstb.2010.0145.
30. Klein, T. Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest [Text] / T. Klein [et al.] // Tree Physiol. – 2016. – Vol. 36. – no. 7. – pp. 847-855. DOI: 10.1093/treephys/tpw030.
31. Liebhold, A. Insect disturbance and climate change [Text] / A. Liebhold, B. Bentz // U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Climate Change Resource Center. – 2011. www.fs.usda.gov/ccrc/topics/insect-disturbance/insect-disturbance_
32. Pearse, I.S. Lagged effects of early-season herbivores on valley oak fecundity [Text] / I.S. Pearse [et al.] // Oecologia. – 2015. – Vol. 178. – no. 2. – pp. 361-368. http://dx.doi.org/10.1007/s00442-014-3193-2
33. Pérez-de-Lis, G. Feedbacks between earlywood anatomy and non-structural carbohydrates affect spring phenology and wood production in ringporous oaks [Text] / G. Pérez-de-Lis [et al.] // Biogeosciences Discuss. – 2016. – 19 p. DOI: 10.5194/bg-2016-227, 2016.
34. Way D.A. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data [Text] / D.A. Way, R. Oren // Tree Physiology. – 2010. – Vol. 30. – pp. 669–688. DOI:10.1093/treephys/tpq015.

References

1. Baranchikov Ju.N. *Shodstvo funkcional'noj roli nasekomyh-fillofagov lesnyh biogeocенозах планеты* [The similarity of the functional role of insects-phylophagous in forest biogeocoenoses of the planet]. *Obshhie problem biogeocenologii. Tez. dokl. II Vsesojuz. coveshh., Moskva, 11-13 nojabrja 1986 g.* [General Problems of biogeocenology. II All-Union Conf. abstracts]. Moscow, 1986, vol. 1, pp. 252-253. (In Russian)
2. Weber J.X. *Novyj massovyy vreditel' – dubovajamol' (Corisciumbrongniardellum L.)* [The new mass pest, the oak mining moth (*Corisciumbrongniardellum L.*)]. *Zashhita rastenij* [Plant Protection], 1932, no. 2, pp. 57-68. (In Russian)
3. Golub V.B., Berezhnova O.N., Kornev I.I. *Massovoe razmnozhenie dubovoj shirokominirujushhej moli (Acrocercop-sbrongniardella F., Lepidoptera, Gracillariidae) v Voronezhskoj oblasti* [Mass propagation of the oak mining moth (*Acrocercop-sbrongniardella F., Lepidoptera, Gracillariidae*) in the Voronezh oblast]. *Izvestija Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*, [Proceedings of the St. Petersburg Forestry Academy] 2009, vol. 187, pp. 96-102. (In Russian)
4. *Degradacija dubrav Central'nogo Chernozem'ja* [Degradation of oak forests in Central Black Soil region]. Voronezh, 2010, 604 p. (In Russian)
5. Dovnar-Zapolskij D.P. *Jentomofauna duba v predelah Evropejskoj chaste Sovetskogo sojuza* [Entomofauna on oaks in the European part of the Soviet Union]. Voronezh, 1953, 12 p. (In Russian)
6. Enkova E.I. *Tellermanovskij les i ego vosstanovlenie* [The Tellerman forest and its restoration]. Voronezh, 1976, 216 p. (In Russian)
7. En'kova E.I., Shirnin V.K. *Vlijanie uslovij proizrastanija na fiziko-mehaničeskie svojstva drevesiny rano- i pozdnoraspuskajushhihsja form* [The influence of growth conditions on the physico-mechanical properties of wood of early and late phenological forms]. *Lesovedenie* [Forest Science], 1970, no. 2, pp. 59-73. (In Russian)
8. Isaev A.S., Girs G.I. *Vzaimodejstvie dereva i nasekomykh silofagov* [The interaction of tree and xylophagous insects]. Novosibirsk, 1975, 346 p. (In Russian)
9. Kaplina N.F., Selochnik N.N. *Tekushhee i dolgovremennoe sostojanie duba chereshchatogo v treh kontrastnyh tipah lesa juzhnoj lesostepi* [Current and long-term state of common oak in three contrasting forest types in the southern forest-steppe]. *Lesovedenie* [Forest Science], 2015, no. 3, pp. 191-201. (In Russian)
10. Kuznecov A.V. *Raspuskanie listvy u fenologičeskikh form duba chereshchatogo v Tellermanovskoj dubrave* [Leaf expansion in phenological forms of common oak in the Tellerman forest]. *Bioraznoobrazie i antropogennaja transformacija prirodnyh jekosistem. Mater. Vseros. nauch-praktich. konf., posvjashh. Pamjati professora A. I. Zolotuhina (g. Balashov, 12—13 nojabrja 2015 g.)*. [Biodiversity and anthropogenic transformation of natural ecosystems mater. Proc. Scientific-practical. conf., is dedicated. the memory of Professor AI Zolotukhin (Balashov, November 12-13, 2015).] Saratov: Saratovskijistochnik, 2015, pp. 131-134. (In Russian)
11. Lukjanec V.B. *Vnutri vidovaja izmenčivost' duba chereshchatogo v Central'noj lesostepi* [Intraspecific genetic variability of pedunculate oak in the Central forest-steppe]. Voronezh, 1979, 216 p. (In Russian)
12. Mamaev V.V., Rubtsov V.V., Utkina I.A. *Vlijanie defoliacii kron duba na rostovujuaktivnost' pogloshhajushhih kornej v juzhnoj lesostepi* [Effect of defoliation of oak crowns on the growth activity of absorbing roots in the southern forest-steppe]. *Lesovedenie* [Forest Science], 2001, no. 5, pp. 43-49. (In Russian)
13. Moravskaja A.S. *Nasekomye-fitofagi dubravnyh lesov* [Phytophagous insects of oak forests]. *Dubravny lesostepi v biogeocenologičeskome osveshhenii* [Oak forests of forest-steppe in biogeocenological lighting]. Moscow: Nauka, 1975, pp. 199-217. (In Russian)
14. Rubtsov V.V., Rubtsova N.N. *Analiz vzaimodejstvija listogryzushhih na sekomyh s dubom* [The analysis of the interaction between leaf-eating insects and oak]. Moscow, 1984, 184 p. (In Russian)
15. Rubtsov V.V., Utkina I.A. *Adaptacionny ereakcii duba na defoliaciju* [Adaptive responses of oak to defoliation]. Moscow, 2008, 302 p. (In Russian)
16. Rubtsov V.V., Utkina I.A. *Osobennosti poslednej vspyshki massovogo razmnozheniya zimnej pjadenicy v juzhnoj lesostepi* [Feature soft here centout break of winter moth in the southern forest-steppe]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa - Lesnojvestnik*, [Bulletin of the Moscow State Forest University - Forest Gazette].

2014, no. no. 6, pp. 86-93. (In Russian)

17. Selochnik, N.N. *Sostojanie dubrav Srednerusskoj lesostepiih gribnyesoobshhestva* [The state of Central Russian forest-steppe oak forests and their fungal communities]. Moscow; Sankt-Peterburg, 2015, 215 p. (In Russian)

18. Sukachev V.N. *Osnovnye ponjatija lesnoj biogeocenologii* [The main concepts of the forest biogeocenology]. *Osnovy lesnoj biogeocenologii*. [Fundamentals of Forest biogeocenology] Moscow, 1964, pp. 5-49. (In Russian)

19. Utkina I.A., Rubtsov V.V. *Izmenenie klimata i ego posledstviya dlja vzaimootnoshenij fitofagov s rastenijami* [Climate change and its consequences for plant – insect interactions]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universitetales - Lesnojvestnik*, [Bulletin of the Moscow State Forest University - Forest Gazette]. 2009, no. 5, pp. 165-175. (In Russian)

20. Utkina I.A., Rubtsov V.V. *Issledovaniya fenologicheskikh form duba chereshchatogo* [Studies of phenological forms of the common oak]. *Lesovedenie* [Forest Science], 2016, no. 6 (in press). (In Russian)

21. Harchenko N.A., Harchenko N.N. *K voprosu o degradacii poroslevykh dubrav Central'nogo Chernozem'ja* [About the degradation of coppice oak stands in the Central Black Soil region]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universitetales - Lesnojvestnik*, [Bulletin of the Moscow State Forest University - Forest Gazette], 2007, no. 4(53), pp. 29-32. (In Russian)

22. Harchenko N.A. [et al.] *Sukcessionnye processy v dubravah central'noj lesostepi kak rezul'tat ih degradacii* [Succession processes in oak stands of central forest-steppe as the result of their degradation]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universitetales - Lesnojvestnik*, [Bulletin of the Moscow State Forest University - Forest Gazette], 2009, no. 5, pp. 192-195. (In Russian)

23. Chebotarev P.A., Chebotareva V.V., Storozhenko V.G. *Struktura i sostojanie drevostoev v dubravah Tellermanovskogo opytnogo lesnichestva* [Structure and condition of forest stands in the oak groves in the Tellermans experimental forest division]. *Lesovedenie* [Forest Science], 2016, no. 5, pp. 375-382. (In Russian)

24. Romanovskij M.G. [et al.]. *Jekosistemy Tellermanovskogo lesa* [Ecosystems of the Tellerman forest]. Moscow, 2004, 340 p. (In Russian)

25. Barber N.A., Fahey R.T. Consequences of phenology variation and oxidative defenses in *Quercus*. *Chemoecology*, 2015, Vol. 25, pp. 261-270. doi:10.1007/s00049-015-0194-5

26. Both C. [et al.] Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *J. Anim. Ecol.*, 2009, Vol. 78(1), pp. 73-83. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x.

27. Chung H. [et al.]. Experimental warming studies on tree species and forest ecosystems: a literature review. *Journal of Plant Research*, 2013, Vol. 126, no. 4, pp. 447-460.

28. Cornelissen T. Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns. *Neotrop. Entomol.*, 2001, Vol. 40, no. 2, pp. 155-163. doi: doi.org/10.1590/S1519-566X2011000200001.

29. Forrest J., Miller-Rushing A.J. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 2010, Vol. 365, pp. 3101-3112. doi: 10.1098/rstb.2010.0145.

30. Klein T. [et al.]. Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest. *Tree Physiol.*, 2016, Vol. 36, no. 7, pp. 847-855. doi: 10.1093/treephys/tpw030.

31. Liebhold A., Bentz B. *Insect disturbance and climate change*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Climate Change Resource Center, 2011. www.fs.usda.gov/ccrc/topics/insect-disturbance/insect-disturbance_

32. Pearse I.S. [et al.]. Lagged effects of early-season herbivores on valley oak fecundity. *Oecologia*, 2015, Vol. 178, no. 2, pp. 361-368. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-014-3193-2>

33. Pérez-de-Lis G. [et al.]. Feedbacks between earlywood anatomy and non-structural carbohydrates affect spring phenology and wood production in ringporous oaks. *Biogeosciences Discuss.*, 2016, 19 p. doi: 10.5194/bg-2016-227, 2016.

34. Way D.A., Oren R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology*, 2010, Vol. 30, pp. 669-688. doi: 10.1093/treephys/tpq015.

Сведения об авторах

Рубцов Василий Васильевич – заведующий лабораторией экологии широколиственных лесов, ФГБУН Институт лесоведения Российской академии наук, доктор биологических наук, доцент, с.п. Успенское, Московская обл., Российская Федерация; e-mail: VRubtsov@mail.ru.

Уткина Ирина Анатольевна – старший научный сотрудник лаборатории экологии широколиственных лесов, ФГБУН Институт лесоведения Российской академии наук, кандидат биологических наук, доцент, с.п. Успенское, Московская область, Российская Федерация; e-mail: UtkinaIA@yandex.ru.

Information about authors

Rubtsov Vasily Vasilevich – Head of the laboratory of ecology of broad-leaved forests, FSBIS Institute of Forest Science of Russian Academy of Sciences, DSc in Biology, Associate Professor, Uspenskoe, Moscow region, Russian Federation; e-mail: VRubtsov@mail.ru.

Utkina Irina Anatolevna – Senior researcher of the laboratory of ecology of broad-leaved forests, FSBIS Institute of Forest Science of Russian Academy of Sciences, PhD in Biology, Associate Professor, Uspenskoe, Moscow region, Russian Federation; e-mail: UtkinaIA@yandex.ru.

DOI:

УДК 630.164.4: 630*168

КСИЛОГЕНЕЗ СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) СЕВЕРНЫХ ОСТРОВНЫХ ЭКОСИСТЕМ

кандидат биологических наук **Д. В. Тишин**¹

кандидат биологических наук **Н. А. Чижикова**¹

И. В. Журавлева¹

Р. Г. Чугунов¹

1 – ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет», г. Казань, Российская Федерация

Целью работы является установление закономерностей сезонного радиального прироста сосны обыкновенной, произрастающей на острове Средний Керетского архипелага Белого моря (N 66.1724 E 33.3876), в зависимости от погодных условий. Основой исследования послужили данные 2014 г.: микрокеры сезонного роста, измерения температуры и количества осадков даталоггерами и переносной погодной станцией. Исследованная экосистема была классифицирована как суходольный сосняк чернично-зеленомошной группы. Была принята следующая схема отбора микрокеров: 10 доминантных деревьев сосны возрастом до 100 лет, каждые семь дней, последовательно через 5 см, с вертикальным смещением по стволу. На поперечных микромированных срезах древесины микрокеров в трех повторностях были измерены число и размеры клеток. Динамика изменения размеров радиальных колец позволила установить сроки начала, кульминации и конца сезонного роста сосны: начало ростовых процессов пришлось на первую декаду июня (02-05 июня), кульминация роста наблюдалась во второй декаде июля (13-14 июля), конец деления клеток наблюдался 16-23 августа. Длительность периода радиального прироста сосны составила 75-80 дней. Полученные оценки несколько отличаются от таковых, опубликованных другими исследователями, что может быть связано с различиями как самих местообитаний, сезонных погодных условий и с различиями в методических подходах. Сравнение погодных особенностей 2014 года с многолетним рядом наблюдений по материалам метеостанции Умба показывает, что сезонный рост мог начаться раньше из-за аномально высоких температур второй половины мая и начала июня. Также показано, что в начале вегетационного сезона лимитирующим фактором начала ростовых процессов является температура воздуха, тогда как в середине сезона ключевую роль играют осадки и количество доступной для растения почвенной влаги. Данные собственной метеостанции, размещенной на острове Средний, позволили проследить связь осадков и скачков сезонного роста.

Ключевые слова: ксилогенез, сезонный прирост, сосна, островные экосистемы, температура, осадки