

ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 630*416.1:582.632.2

В. В. Рубцов, И. А. Уткина

ФИЛЛОФАГИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЯЮЩЕГОСЯ КЛИМАТА

Обсуждаются особенности взаимодействия лесных насекомых-филлофагов с их кормовыми породами на фоне происходящих изменений климата. Приведены основные результаты многолетних наблюдений авторов за динамикой численности наиболее распространенных вредителей дубрав (юг лесостепи, Воронежская область), выполнен анализ основных метеорологических показателей для этого региона. По данным мировой литературы показано, что зафиксированные повсеместно изменения климата вызвали изменения ареалов многих видов растений и насекомых, отчего меняются количественные и качественные показатели их трофических взаимосвязей.

Ключевые слова: *изменения климата, филлофаги, кормовые деревья, дубравы лесостепи.*

Введение. Попытки определить тенденции климатических изменений предпринимались учеными всегда. При этом всегда интересовало не только текущее состояние внешней среды, но и будущее, а для этого необходимо знать, как изменялся климат в прошлом: в относительно короткие хронологические ряды постоянных наблюдений за погодой, еще раньше – по свидетельствам из исторических документов, археологических раскопок и еще раньше – в доисторические эпохи, на основе палинологических, палеонтологических и прочих методов исследований.

Закономерности колебаний климата в прошлом и особенно в будущем представляют интерес не только сами по себе, но и в связи с их большим влиянием на взаимодействия различных компонентов природных экосистем, что имеет значение не только научное, но и прикладное – социально-экономическое и даже политическое.

Взаимодействия насекомых и растений, которыми они питаются, на первый взгляд, не имеют существенного влияния на состояние природной среды. Однако в связи с тем, что некоторые виды насекомых способны массово размножаться под действием тех или иных климатических факторов, уничтожая при этом растения, имеющие большое хозяйственное значение, эта проблема выходит за рамки чисто научной.

Климатические факторы оказывают на экосистемы **прямое** и **косвенное воздействие**. Не составляют исключения популяции насекомых-филлофагов и их кормовые растения.

А. И. Воронцов [1] отмечал, что при прямом воздействии сложившиеся погодные условия стимулируют или тормозят развитие, рост, питание насекомых и другие биологические процессы. Они же определяют уровень смертности от физических факторов среды (гибель от низких температур, ливней, засухи и т.д.). Очень часто в силу различных требований видов к физическим факторам наблюдается асинхронность в развитии вредителя и его энтомофагов. Косвенное воздействие осуществляется через пищу и местообитания отдельных стадий развития, через энтомофагов и болезни. Оно происходит через сложные цепи взаимодействий в экосистеме и, как правило, более инерционно.

Поскольку изменение климата неодинаково в пространстве и времени, то и его влияние на экосистемы различно.

Результатом изменения гидротермического режима приземного слоя атмосферы является нарушение сложившегося баланса между развитием филлофагов и их кормовых растений. Это связано прежде всего с различием в реакциях на происходящие изменения у разных видов растений и филлофагов. Особенно заметно влияние погоды на взаимоотношения филлофагов с кормовыми растениями в фазе личинки насекомых (скорость развития, конкуренция за пищу, миграции, фактор асинхронности в отрождении личинок и развитии листвы, влияние паразитов, хищников и болезней, питательность корма и др.).

В настоящее время собрано немало доказательств того, как влияют климатические изменения на природные системы. При этом выводы разных авторов по многим вопросам не совпадают, а иногда и противоречивы. Учитывая огромное разнообразие филлофагов, растений и условий их местообитания, необходимо расширять экспериментальные исследования по данной проблеме в различных регионах и экосистемах.

Цель работы: на основе анализа отечественной и зарубежной литературы показать состояние исследований вопроса взаимоотношений лесных насекомых-филлофагов с кормовыми растениями при наблюдающихся изменениях климата. Дать количественную оценку изменениям основных метеорологических характеристик в районе исследований авторов статьи (южная лесостепь, Воронежская обл., Теллермановская дубрава). Показать влияние современной погодно-климатической ситуации на динамику численности главных вредителей листвы дуба в этом регионе.

Решаемые задачи: 1) оценка степени изученности рассматриваемой проблемы и мнений специалистов из разных стран о возможных сценариях изменений в обозримом будущем взаимоотношений филлофагов с кормовыми растениями; 2) выявление и анализ трендов погодно-климатической ситуации за последние 60–80 лет в южной лесостепи; 3) анализ наблюдений за цикличностью массовых размножений филлофагов в последние десятилетия.

Методика обработки экспериментальных данных и математическое моделирование. Анализ многолетней динамики метеоэлементов и выявление их трендов проведены с помощью регрессионных моделей и методов анализа временных рядов. Периоды с аномальными погодными условиями определены с использованием построенных нами климадиаграмм Госсена-Вальтера и в соответствии с рекомендацией Всемирной метеорологической организации по величине отклонения соответствующей характеристики погодных условий от ее среднего значения за 1961–1990 гг.

Влияние погодных условий на взаимодействие гусениц зеленой дубовой листовертки с листвой оценены с помощью имитационных экспериментов с построенной

нами ранее математической моделью. Основу модели составляет система трех обыкновенных нелинейных дифференциальных уравнений, решаемая с помощью компьютера методом Рунге-Кутты.

Результаты и обсуждение. Большинство специалистов, занимающихся оценкой текущего состояния климата и прогнозированием последующих его изменений, склонны предполагать, что в обозримом будущем среднегодовая температура воздуха повысится на 3°C, а концентрация атмосферного CO₂ увеличится в два раза.

Детальные прогнозы, основанные на обобщении большого числа литературных источников и собственных расчетов, содержатся в коллективной монографии сотрудников Института глобального климата и экологии Росгидромета и Российской академии наук С. М. Семенова и др. [2]. В частности, авторы утверждают, согласно данным наблюдений с 1861 года: за последние 100–140 лет средняя температура воздуха в атмосфере повысилась на $0,6 \pm 0,2^\circ\text{C}$; 1990-е годы оказались самым теплым десятилетием; с 1950 года частота экстремально низких температур сократилась, а экстремально высоких – увеличилась; в течение XX в. на континентах количество осадков увеличивалось в средних и высоких широтах северного полушария со скоростью 0,5–1% за 10 лет; в средних и высоких широтах северного полушария во второй половине XX в. частота экстремально высокого количества осадков увеличилась на 2–4%; в XX в. увеличились территории с сильными засухами или сильным переувлажнением.

На основе этих и других зафиксированных изменений авторы дают обобщенный прогноз, что если эта тенденция сохранится, то к 2025 году уменьшится ущерб, вызванный морозами; возрастет ущерб от теплового стресса; увеличится частота нарушений экосистем вследствие пожаров и воздействия вредных насекомых; вегетационный период в средних и высоких широтах увеличится; возрастет чистая первичная продукция многих лесов.

К 2050 году виды, находящиеся в настоящее время под угрозой исчезновения, исчезнут; многие другие виды окажутся под угрозой исчезновения; продолжится рост чистой первичной продукции лесов; увеличится частота нарушений экосистем вследствие пожаров и воздействия насекомых.

К 2100 году негативные последствия изменения климата усилятся: возникнут потери уникальных местообитаний и соответствующих эндемичных видов; возрастут нарушения функционирования экосистем из-за пожаров и насекомых-вредителей.

Как видим, приведенные в [2] прогностические выводы говорят о неуклонном возрастании негативного действия насекомых-вредителей наряду с ростом числа других экстремальных природных явлений.

Рассмотрим кратко некоторые обобщающие работы, касающиеся взаимодействий «растение–насекомое» в условиях изменяющегося климата, выполненные в последние 20 лет.

В 1992 году J. Landsberg и M. S. Smith [3] предположили, что изменения глобальной атмосферы должны повлиять на частоту и интенсивность вспышек растительоядных насекомых в первую очередь посредством изменения температуры воздуха и суммы осадков, тогда как ожидаемое повышение содержания CO₂ в атмосфере не окажет большого влияния, кроме случаев, когда в ответ на нападение фитофагов растения образуют защитные соединения на основе азота.

В 2000 году L. Hedges [4], проанализировав 49 литературных источников, распределил ожидаемые последствия изменения климата на четыре группы: 1) изменение физиологии насекомых и растений вследствие изменения скорости развития и метаболизма тех и других; 2) перемещение ареалов видов как растений, так и насекомых вверх по высоте над уровнем моря или к полюсам в ответ на сдвиг климатических зон; 3) изме-

нение фенологии видов, отчего могут нарушиться взаимосвязи между ними; 4) изменение адаптационных способностей, отчего произойдут микроэволюционные изменения у видов с короткими оборотами поколений и высокой интенсивностью роста численности. Такие изменения физиологии, фенологии и распространения конкретных видов неизбежно изменят конкурентные и прочие взаимодействия между ними.

В том же 2000 году М. Р. Auger и М. J. Lombardero [5] после анализа 311 публикаций предположили, что изменения климата приведут к изменению действия фитофагов (в первую очередь насекомых) и возбудителей болезней (патогенов) на лес, прямо влияя на развитие и выживаемость фитофагов и патогенов, изменяя защитные реакции деревьев, влияя на естественных врагов и конкурентов фитофагов. Даже умеренные климатические изменения окажут быстрое влияние на распределение и обилие многих фитофагов и патогенов из-за их короткого жизненного цикла, мобильности, репродуктивного потенциала и чувствительности к температуре. Кроме того, изменение нарушений в лесу, вызываемых насекомыми и возбудителями болезней, вызовет обратную связь с климатическими факторами через воздействие на воду и поток углерода в лесных экосистемах.

С. Parmesan в соавторстве с G. Yohe [6], проанализировав данные о более 1700 видов растений и животных в естественных условиях, сделали количественную оценку происходящих изменений. По их данным, глобальное потепление сдвинуло ареалы этих видов к северу со средней скоростью 6,1 км в десятилетие. Кроме того, весенние фенологические процессы стали начинаться раньше – в среднем на 2,3 суток за десятилетие.

В другой обобщающей работе С. Parmesan [7] продолжила обобщение появляющихся результатов. По данным 228 публикаций она сделала выводы, что во всех типах пресноводных и наземных природных сообществ изменяются фенология и распределение растений и животных: ареалы многих видов сместились к северу и вверх по высоте над уровнем моря; виды, в первую очередь полярные и высокогорные, и ранее имевшие ограниченные ареалы, становятся еще более ограниченными, к тому же они первыми подвергаются угрозе исчезновения из-за климатических изменений; зафиксированы происходящие нарушения взаимодействия в системах «хищник–жертва» и «растение–насекомое» из-за разных реакций взаимодействующих видов на потепление; в пределах расширяющихся видовых ареалов происходят эволюционная адаптация к более теплым условиям и использование новых пищевых ресурсов.

Исследования А. Battisti [8] выполнены в лиственничных лесах Южных Альп. По его данным, произошедшие в 1990-х годах изменения климата косвенно повлияли на лесные сообщества через активность насекомых-фитофагов. В частности, во время недавних вспышек елового пилильщика *Cephalcia arvensis* и лиственничной моли *Zeiraphera diniana* зафиксировано более быстрое развитие насекомых вследствие возрастания интенсивности их кормления на фоне повышения температуры воздуха, спровоцировавшего изменение механизма адаптации насекомых к локальному климату. Автор на примере этих двух видов показывает, как особенности жизненного цикла конкретного вида фитофага зависят, с одной стороны, от климатических параметров, с другой – от особенностей фенологии кормовых деревьев: высокая температура воздуха в период развития личинок пилильщика вызвала у него более короткую диапаузу и вследствие этого более сильное повреждение им хвои лиственницы; повышенная зимняя температура изменила режим и сроки фазы яйца лиственничной моли, вызвав асинхронность ее фенофаз и роста хвои лиственницы, отчего вспышка массового размножения этого вредителя не произошла.

Обобщая свои собственные и литературные данные, A. Battisti [8] также констатирует расширение ареала нескольких видов насекомых на север и вверх по высоте над уровнем моря и изменение их фенологии, как это отмечалось выше.

Близкие выводы содержатся в работе J. A. Nodar и R. Zamora [9], посвященной взаимоотношениям филлофага – соснового походного шелкопряда *Thaumetopoea pityocampa* и реликтовой сосны *Pinus sylvestris nevadensis* в горах Сьерра-Невада (юго-восток Испании). Сопоставив данные о вспышках массового размножения шелкопряда, степени дефолиации сосняков и метеопказатели 1991–2001 гг., авторы пришли к выводу, что сильной дефолиации предшествовали более теплые зимы. Таким образом, и эта публикация – еще один пример изменившихся на фоне потепления взаимоотношений кормового дерева и филлофага: данной разновидности сосны и соснового шелкопряда. Произошедшие изменения резко увеличили угрозу гибели этих реликтовых сосняков вследствие их однородной структуры, способствующей быстрому распространению вредителя.

Многие виды насекомых-филлофагов могут развиваться только на растущих частях растений, и в этих случаях особенно важна синхронность развития насекомых и листы или побегов, о чем уже шла речь в работе [8]. По степени нарушения такой синхронности можно судить о сдвигах фенологии развития личинок, чтобы предположить, каковы будут изменения популяционной динамики вида.

Особенную важность такие критерии приобретают, если филлофаги повреждают ценные древесные породы, как, например, зимняя пяденица, питающаяся растущей листвой многих лиственных пород, в том числе дуба. Поэтому она часто становится объектом наблюдений.

M. E. Visser и L. J. M. Holleman [10] изучали динамику численности зимней пяденицы в Нидерландах и сообщают, что фенология отрождения ее гусениц за последние 15 лет отчетливо сдвинулась в сторону более ранних дат. Чтобы оценить, является ли этот сдвиг адаптивной реакцией, авторы использовали фенологию раскрытия почек и роста листьев дуба в качестве критерия и пришли к выводу, что сдвиг дат развития у зимней пяденицы чересчур велик. Хотя в последние годы раскрытие почек дуба тоже начинается раньше, гусеницы зимней пяденицы выходят из яиц задолго до раскрытия почек дуба, что приводит к несовпадению оптимальных сроков начала их питания.

В другой работе, тоже посвященной зимней пяденице, питающейся на дубе черешчатом, A. Buse et al. [11] изучали, как влияет повышение температуры воздуха и концентрации CO₂ на взаимодействие этих видов. По мнению авторов, прогнозируемые к 2100 году повышение температуры воздуха на 2°C и концентрации CO₂ с 358 до 500 ppm не окажут существенного влияния на синхронность между отрождением гусениц из яиц и раскрытием почек дуба, так как воздействие будет одинаковым на оба компонента. Обычно при повышенной концентрации CO₂ рост растений усиливается, отчего содержание азота понижается, а фенолов – увеличивается. В результате насекомые-филлофаги медленнее растут, потребляют больше корма, дольше развиваются и повышается их смертность. Повышение температуры также снизит концентрацию азота в листве и увеличит содержание танинов, что ухудшит качество листвы как корма гусениц.

Сравнение выводов работ [10] и [11] показывает, что они во многом противоречивы, и это свидетельствует о сложности протекающих процессов, испытывающих одновременное действие множества факторов.

Увеличение уровня CO₂ в атмосфере ведет к увеличению отношения углерода к азоту в растительных тканях, отчего снижается качество корма многих насекомых-дефолиаторов. В ответ на это некоторые насекомые реагируют повышением уровня по-

требления листвы, т.е. наносят большее повреждение деревьям, тогда как у других видов увеличивается смертность, отчего их вредоносность для деревьев уменьшается.

Способность растений к химическим защитным реакциям также испытывает влияние изменения уровня CO₂. В очень большой степени выживание насекомых, активных в холодный период, зависит от температуры воздуха, которая также влияет на механизм синхронизации между развитием кормовых пород и фитофагов, как это показано А. Battisti на примере лиственницы и лиственничной моли [8].

Работа Т. Н. Sparks et al. [12] посвящена бабочкам. Их собственные данные о миграции 75 видов чешуекрылых в 1982–2005 гг. показывают, что на юге Великобритании миграция бабочек неуклонно возрастает, что связано с подъемом температуры на юго-западе Европы. Авторы, сопоставив свои результаты с данными 34 литературных источников, констатируют, что в популяциях чешуекрылых северного полушария из-за подъема температуры воздуха ускоряется смена фаз, меняется морфология, увеличиваются размеры популяций, ареалы расширяются, сдвигаются к северу и вверх по высоте над уровнем моря. Дальнейшее потепление климата в Европе увеличит число мигрирующих бабочек, достигающих побережья Великобритании.

Во всех известных нам работах отмечается, что наиболее важный внешний фактор, влияющий на развитие и состояние популяций насекомых-фитофагов, – температура воздуха. Наиболее отчетливо это показано в обзорной работе J. S. Bale et al. [13]. Анализируя данные 134 источников литературы, авторы утверждают, что температура – главный абиотический фактор, непосредственно воздействующий на насекомых-фитофагов, а действие концентрации CO₂ и увеличения ультрафиолетового излучения намного слабее. Температура прямо влияет на развитие, выживаемость, ареал и численность насекомых. Виды с более обширным ареалом зависят от температуры в меньшей степени.

Однако реакция насекомых на изменения климата не всегда линейна. Например, фазы развития насекомых по-разному испытывают влияние изменений, т.е. рост может усилиться при повышении температуры воздуха, в то же время продолжительность диапаузы может стать больше.

При этом главный эффект температуры в умеренных регионах – влияние на зимнюю выживаемость; в более северных широтах повышение температуры удлиняет вегетационный период, отчего доступная сумма температур для роста и репродукции увеличивается.

Наличие у насекомых-фитофагов разных жизненных стратегий позволяет им использовать в качестве корма растения разных жизненных форм и с различной стратегией, на которых происходящие изменения климата действуют по-разному.

А. С. Исаев с соавторами опубликовали ряд работ по прогнозированию влияния изменений климата на динамику численности фитофагов, ареалов их распространения и нанесению вреда древостоям [14–16]. Методологическая сторона их исследований основана на статистических методах анализа и имитационном моделировании.

Авторы с помощью моделирования детально проанализировали влияние 100 различных климатических сценариев на динамику численности популяции сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius*). Были определены критические значения климатических показателей, вызывающих регулярные вспышки массового размножения сосновой пяденицы. Установлено, что повышение среднегодовой температуры воздуха на 2–4°C, что возможно согласно существующим глобальным климатическим сценариям, вызовет в Центральной Сибири потенциальную опасность для сосновых лесов в связи с размножением пяденицы.

Авторы отмечают: при анализе влияния глобальных изменений климата на динамику численности насекомых следует учитывать не только среднегодовые климатические сдвиги, но и климатические изменения в течение всего года, поскольку развитие популяций в течение сезона зависит от различных климатических факторов.

Общий вывод этой группы авторов состоит в том, что с потеплением климата вероятность возникновения всплесков массового размножения энтомофитов может возрасти, а зона их потенциального заселения – расширяться. Вместе с этим констатируется, что в настоящее время нельзя получить однозначный ответ о последствиях глобального изменения климата для динамики численности насекомых и повреждаемости ими лесов. Для этого необходима более детальная информация о взаимоотношениях «дерево–насекомое» для конкретных видов насекомых и их кормовых пород.

При исследовании взаимоотношений между филлофагами и их кормовыми породами необходимо учитывать и экофизиологические особенности вида в целом (типы формирования побегов, скорость роста побегов и листьев, особенности формирования кроны, корневой системы и др.), а также индивидуальные характеристики конкретных деревьев: условия произрастания, возраст, положение в древостое и др. К важнейшим показателям видовой стратегии относится то, как и какие побеги образует дерево. Например, у дуба детерминированный рост побегов – в течение одного или нескольких коротких периодов, у березы – недетерминированный в течение всего периода вегетации. Поэтому на повреждение листьев они реагируют по-разному. Большое значение имеют сроки повреждения листьев – в начале вегетационного периода, в середине или конце, и, безусловно, степень повреждения, т.е. дефолиации.

Степень влияния дефолиации на выживание и продукцию деревьев зависит, с одной стороны, от степени и сроков изъятия листьев, с другой стороны, от текущего состояния, видовой жизненной стратегии и условий произрастания деревьев, погодных условий. Реакция деревьев на дефолиацию в значительной степени зависит от функциональной организации их крон – количества и соотношения в них побегов разных типов, размеров, особенностей роста, облиствления и т.д., как это показано нами на примере дуба черешчатого [17]. В свою очередь, эта реакция сказывается на изменении архитектуры крон, а значит и на последующем развитии древостоя. Таким образом, модификация характеристик крон растений в процессе их повреждения филлофагами в значительной степени определяет уровень последствий инвазий для насаждения.

Важнейшим фактором, влияющим на дальнейшую судьбу деревьев после интенсивной дефолиации, является количество и сроки образования регенеративной листвы – уровень рефолиации. Потенциальная способность растений компенсировать листовую поверхность взамен утраченной характеризует толерантность растений к филлофагам. Выводы исследователей о влиянии рефолиации (восстановительного побего- и листового образования в кронах) на состояние дерева различны, что в значительной мере объясняется сложным характером связи регенеративного побегообразования с дефолиацией и другими биотическими и абиотическими факторами.

Способность древесных пород восстанавливать листву после полной или значительной потери ее под действием неблагоприятных факторов ярко выражена у дуба. Его адаптационные возможности к этим явлениям обусловлены особенностями формирования побегов, почек и листьев разных поколений в зависимости от внешних условий и степени повреждения крон.

Даже такое краткое перечисление факторов показывает, насколько может варьировать реакция дерева на полную или частичную потерю листовой поверхности. Подробно эти проблемы рассмотрены нами ранее [17], дополнительно приведем еще несколько примеров.

В Японии Y. Ohno et al. [18] изучали на примере сеянцев березы *Betula maximowicziana* связь между степенью дефолиации, схемами развития побегов, отпадом побегов и водообменом в листовых тканях. Вспышка фитофагов *Caligula japonica* и *Lymantria dispar praeterea* происходила во второй половине июня, и наблюдаемые побеги повреждались в разной степени. В пределах одного месяца некоторые сильно дефолированные побеги образовали новые листья на укороченных побегах, выросших из придаточных почек. Пошаговый регрессионный анализ выявил, что вероятность образования длинных ростовых побегов текущего года из облиственных укороченных побегов тесно связана со степенью дефолиации. Характер водообмена в более старших листьях и тех, которые выросли после повреждения филлофагами, разный, особенно это зависит от высоты расположения побегов в кроне, что затрудняет определение будущего состояния сеянцев, так как степень повреждения их варьирует. Приведенные авторами результаты показывают, что комбинированный эффект уязвимости вновь отросших листьев и низкой водообеспеченности выше расположенных побегов увеличивает их гибель.

V. Babst et al. [19] изучали с помощью изотопа ^{11}C быстрые (в течение первых 18 часов) изменения транспорта и распределения углерода у тополя черного *Populus nigra* после повреждения листьев непарным шелкопрядом *Lymantria dispar*.

Сразу после повреждения скорость экспорта недавно фиксированного углерода из более молодых листьев возросла. Увеличение скорости в большей степени связано с более быстрым прохождением ^{11}C через лист, чем с изменением скорости его переноса через флоэму. Авторы сделали заключение, что хотя механизмы, лежащие в основе быстрого увеличения потока углерода из листьев в стволы и корни, до сих пор мало понятны, можно предположить существование координированной реакции растения в целом на повреждение. Таким образом, даже когда фитофаг специализируется только на одном типе растительной ткани, подход «целого растения» может быть ключом к пониманию того, как растения реагируют на повреждение фитофагами.

Из этого краткого обзора литературных источников, посвященных взаимоотношениям филлофагов с растениями в условиях изменяющегося климата, видно наличие разных, иногда противоречивых, выводов. При этом почти все исследователи говорят о том, что происходящее потепление спровоцировало расширение ареалов у многих видов насекомых, и отмечают, что температура воздуха – наиболее важный фактор, прямо влияющий на развитие, выживаемость, ареал и численность популяций насекомых, а действие концентрации CO_2 и увеличивающегося ультрафиолетового излучения намного слабее.

Мы проанализировали временные ряды некоторых погодно-климатических показателей по данным метеостанции г. Борисоглебска (Воронежская обл.), которая расположена в восьми километрах от Теллермановского опытного лесничества Института лесоведения РАН, в котором мы ведем многолетние наблюдения. Установлено, что среднегодовая температура воздуха с 1927 года к настоящему времени возросла почти на 2°C . Средняя температура воздуха в период вегетации (май–сентябрь) немного понизилась. При этом сильно возросло количество осадков за вегетацию – на 99 мм с 1949 по 2009 год. С 1949 по 1975 год не было ни одного года с суммарным количеством осадков за вегетацию более 300 мм, а с 1976 по 2009 год таких сезонов было 11, в том числе четыре сезона с количеством осадков за вегетацию более 400 мм (1976, 1980, 1988, 1993 гг.).

Анализ построенных климадиаграмм Госсена-Вальтера [17] показал тенденцию значительного увеличения в последние десятилетия количества периодов вегетации без засушливости, что очень существенно для зоны недостаточного увлажнения.

Таким образом, в южной лесостепи континентальность климата уменьшается: зимние температуры воздуха повышаются существенно, ранневесенние и осенние повышаются в меньшей степени, тогда как майские и летние, напротив, немного снижаются; сумма осадков значительно возрастает, особенно в период вегетации.

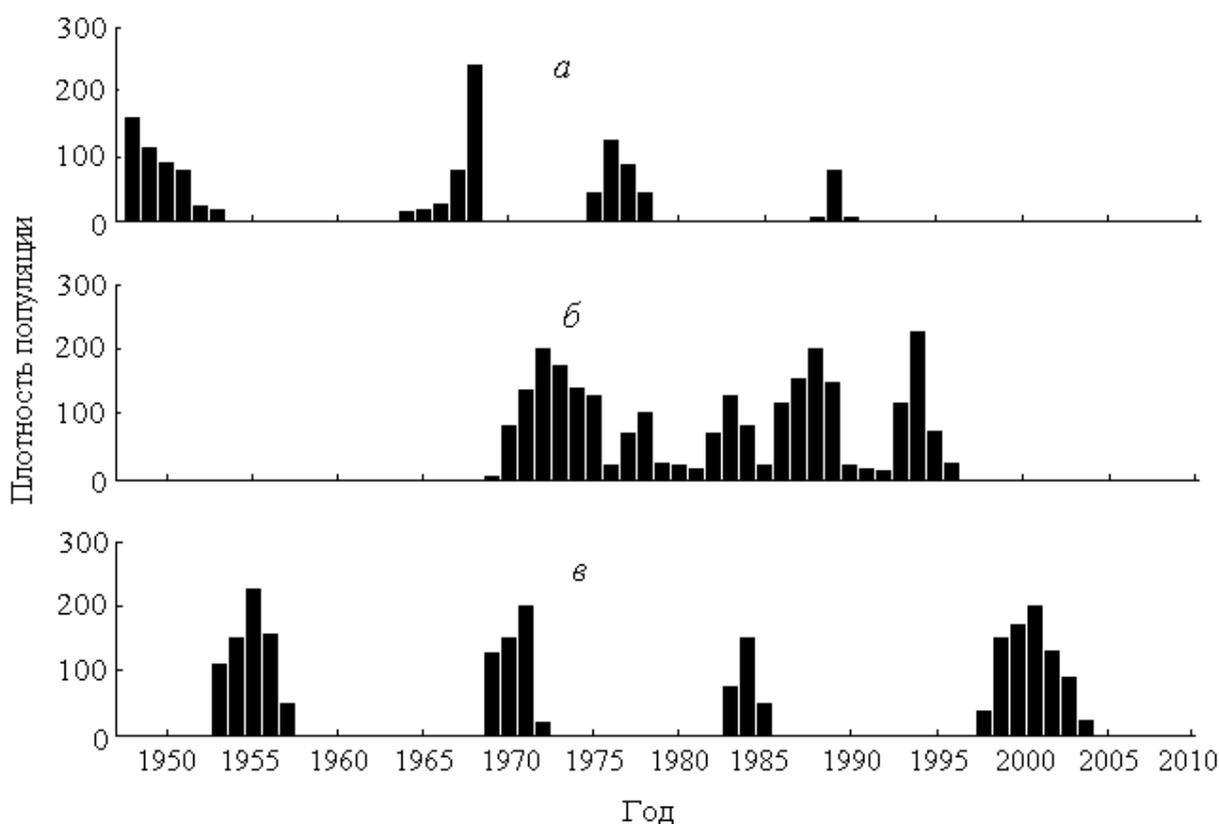
Увеличение количества осадков в период вегетации, безусловно, является фактором, благоприятным для увеличения прироста деревьев в южной лесостепи. Однако, как показывают исследования Н. Ф. Каплиной в нагорной дубраве лесничества [20], на радиальный прирост существенно влияет не только количество выпавших осадков, но и величина их отклонения от многолетнего тренда. В значительной степени влияние осадков на прирост зависит также от их внутрисезонного распределения и температурного режима. Поэтому, на наш взгляд, целесообразнее использовать при анализе прироста гидротермические характеристики, прежде всего в течение вегетации. В периоды действия экстремальных факторов, в частности при массовых размножениях филлофагов, они становятся доминирующими, активируют различные адаптационные механизмы деревьев, определяют величину прироста и количество накопленных деревом запасных веществ. При этом текущая погодная ситуация очень сильно влияет на состояние филлофагов, как значительно менее инерционный по сравнению с деревьями компонент экосистемы.

В кронах дуба постоянно обитают и питаются большое число видов насекомых. При ограниченной численности каждого из них всем хватает корма и места, а уровень дефолиации крон не опасен для деревьев. На дубе обычно многочисленны различные листовертки, совки, моли, молеобразные листовертки, голубянки, пяденицы-шелкопряды, огневки и другие виды. В некоторые периоды численность некоторых из них значительно увеличивается, но очаги массового размножения при этом не формируются. Многовидовое население крон дуба находится в сложных взаимоотношениях, регулярно меняется его комплекс, но в периоды всплеска размножения массовых вредителей численность всех прочих видов подавляется. В случае резкого увеличения численности какого-либо вида возникает межвидовая, а затем и внутривидовая конкуренция. Важную роль для победы в межвидовой конкуренции играет скорость развития насекомых в период питания, которая тесно связана с погодными условиями, прежде всего с температурным режимом воздуха. Так, развитие гусениц зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana*) и зимней пяденицы (*Operophtera brumata*) происходит быстро, в условиях Теллермановской дубравы в среднем в течение трех недель. Это дает им преимущества перед многими другими конкурирующими видами насекомых.

Ранее мы проводили имитационные эксперименты с построенной нами математической моделью динамики численности популяции зеленой дубовой листовертки, в том числе изучали прямое действие погодных факторов на взаимоотношения гусениц листовертки с дубом [21]. Было показано, что при высоких плотностях популяции листовертки средний вес ее гусениц в конце питания листвой перед окукливанием оказывался равным или ниже при очень благоприятных для развития гусениц погодных условиях, чем при средних или плохих погодных условиях. Мы объясняем это внутривидовой конкуренцией гусениц за пищу. При благоприятных погодных условиях интенсивность питания и миграций гусениц возрастает, они быстро уничтожают всю листву на деревьях, при этом средняя масса их мала. Часть гусениц не в состоянии окуклиться и погибает, образовавшиеся куколки очень мелкие, а вылетевшие из них бабочки – неплодовитые. В то же время, при худших для развития листовертки погодных условиях интенсивность питания гусениц невелика, смертность их обычно выше. Нарастание массы листвы опережает степень ее уничтожения, конкуренция за пищу уменьшается, выжившая часть гусениц имеет более высокий вес. В условиях перенаселенности это спо-

способствует сохранению популяции. Этот пример наглядно говорит об относительности «благоприятной погодной ситуации» даже для развития конкретной фазы определенного вида насекомых в одном и том же местообитании.

Степень дефолиации крон деревьев к моменту окукливания филофагов определяется массой и скоростью роста листвы в течение питания гусениц, интенсивностью питания и динамикой их численности. С помощью моделирования нами показано, что при малой численности филофагов погодные условия в период питания гусениц существенно влияют на степень дефолиации крон, а при высокой – мало. То есть, при достижении популяцией вредителя достаточно высокой численности регулирующая роль погодного фактора в фазе личинки становится малозначимой и не определяет степень дефолиации древостоя. При дальнейшем увеличении численности филофагов, в условиях перенаселенности, значение регулирующей роли погодного фактора опять возрастает, о чем говорилось выше.



*Динамика численности некоторых насекомых-филофагов, размножавшихся в массе в Теллермановской дубраве в последние 60 лет:
а – непарный шелкопряд, число кладок яиц на 50 деревьев;
б – зеленая дубовая листовертка, число кладок яиц на 5 пог. м ветвей;
в – зимняя пяденица, число бабочек-самок на 1 дерево*

Из этих сравнительно простых примеров результатов моделирования мы видим довольно сложное и неоднозначное прямое воздействие погодных факторов на взаимоотношения популяции филофага с кормовыми растениями.

Зеленая дубовая листовертка, зимняя пяденица и непарный шелкопряд в последние десятилетия являются основными листогрызущими вредителями листвы дубрав Тел-

лермановского опытного лесничества. На рисунке приведены данные о динамике численности этих видов в последние 60 лет на территории лесничества.

Хорошо видно, что массовые размножения непарного шелкопряда и зимней пяденицы имеют выраженную дискретность с относительно постоянными временными интервалами. Размножение же зеленой дубовой листовертки носит перманентный характер с волнообразными подъемами и спадами численности. Мониторинг динамики численности этих видов позволил нам зафиксировать существенные изменения, произошедшие в последние 20 лет. Установлено, что популяция зеленой дубовой листовертки уже в течение 15 последних лет (с 1996 года) находится в состоянии глубокой депрессии. При обследованиях не удается найти ни одной ее яйцекладки. На протяжении 20 последних лет (с 1991 года) не было размножения непарного шелкопряда (в этом регионе характерная периодичность его массовых размножений составляет 10–12 лет). Также не удается обнаружить ни одной яйцекладки этого вредителя листвы. Последнее массовое размножение зимней пяденицы (1997–2004 гг.) было необычно затяжным, и уже через пять лет в 2010 году в пойменных дубравах началось интенсивное нарастание численности популяции с сильными повреждениями листвы (характерный интервал между вспышками 11–12 лет). Кроме этого, сильно снизилась численность почти всех листогрызущих насекомых – листоверток, пядениц, совок и др.

В то же время с 1998 г. необычно сильно размножилась популяция минера – дубовой широкоминирующей моли (*Coriscium brongniardellum*), повреждающей листья как ранней, так и поздней фенологических форм дуба независимо от возраста деревьев, после чего листья усыхают и скручиваются. Уже 13 лет подряд широкоминирующая моль повреждает до 80 % площади листвы во всех типах дубрав лесничества. Высокая плотность ее популяции сохраняется и в настоящее время. В течение вегетационного периода моль всегда имеет две полные генерации, причем вторая генерация развивается на молодой листве регенеративных или ивановых побегов. Это приводит к ослаблению деревьев и значительным потерям прироста древесины.

На наш взгляд, существенные изменения в динамике численности филофагов, несомненно, связаны с климатическими факторами, а «уход» из крон листогрызущих насекомых стимулировал массовое длительное размножение минера.

Выводы. С помощью методов анализа временных рядов выявлены тренды основных метеоэлементов в южной лесостепи. Показано уменьшение континентальности климата в этом регионе и существенное изменение в последние десятилетия гидротермического режима приземного слоя воздуха. Участились периоды с аномальными погодными ситуациями.

Происходящие климатические изменения оказывают большое влияние на взаимоотношения насекомых-филофагов с кормовыми породами. Анализ литературных источников по этой проблеме показывает разную направленность и углубление проводимых исследований. Большинство авторов отмечают, что температура воздуха является самым важным фактором, непосредственно влияющим на развитие и численность популяций насекомых. У многих видов насекомых наблюдается в настоящее время расширение ареалов.

Наши наблюдения в Теллермановской дубраве показали заметные изменения динамики численности основных филофагов, уменьшение вредоносности одних видов и увеличение – других.

Применяя метод математического моделирования, в настоящее время можно прогнозировать последствия прямого воздействия изменения климата на взаимоотношения насекомых-филофагов с кормовыми растениями. Отдаленные последствия происхо-

дящих изменений, связанные с косвенным воздействием климата, предсказать сейчас крайне сложно. Они будут зависеть, с одной стороны, от характера изменений климата, с другой стороны – от реакции на это растений и насекомых, обусловленной их адаптационными механизмами.

Список литературы

1. *Воронцов, А. И.* Патология леса / А. И. Воронцов. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 270 с.
2. *Семенов, С. М.* Выявление климатогенных изменений / С. М. Семенов, В. В. Ясюкевич и др. – М.: Метеорология и гидрология, 2006. – 324 с.
3. *Landsberg, J.* A functional scheme for predicting the outbreak potential of herbivorous insects under global atmospheric change / J. Landsberg, M. S. Smith // *Aust. J. Bot.* – 1992. – Vol. 40. – № 4–5. – P. 565–577.
4. *Hudges, L.* Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? / L. Hudges // *TREE.* – 2000. – Vol. 15. – № 2. – P. 56–61.
5. *Ayres, M. P.* Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens / M. P. Ayres, M. J. Lombardero // *The Science of the Total Environment.* – 2000. – Vol. 262. – № 3. – P. 263–286.
6. *Parmesan, C. A.* 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems / C. A. Parmesan, G. Yohe // *Nature.* – 2003. – Vol. 421. – P. 37–42.
7. *Parmesan, C.* Ecological and evolutionary responses to recent climate change / C. Parmesan // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* – 2006. – Vol. 37. – P. 637–669.
8. *Battisti, A.* Forests and climate change – lessons from insects // *Forestalia.* – 2008. – Vol. 1. – P. 1–5.
9. *Hodar, J. A.* Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species / J. A. Hodar, R. Zamora // *Biodiversity and Conservation.* – 2004. – Vol. 13. – P. 493–500.
10. *Visser, M. E.* Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology / M. E. Visser, L. J. M. Holleman // *Proc. Royal Soc.* – 2001. – Vol. 268. – № 1464. – P. 289–294.
11. *Buse, A.* Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the winter moth (*Operophtera brumata* L.) / A. Buse, J. E. G. Good, S. Dury, C. M. Perrins // *Funct. Ecology.* – 1998. – Vol. 12. – № 5. – P. 742–749.
12. *Sparks, T. H.* Increased migration of Lepidoptera linked to climate change / T. H. Sparks, R. L. H. Dennis, P. J. Croxton, M. Cade // *Eur. J. Entomol.* – 2007. – Vol. 104. – P. 139–143.
13. *Bale, J. S.* Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores / J. S. Bale, G. J. Masters, I. D. Hodkinson and othes // *Global Change Biology.* – 2002. – Vol. 8. – P. 1–16.
14. *Исаев, А. С.* Имитационное моделирование динамики численности сосновой пяденицы при различных климатических сценариях / А. С. Исаев, Т. М. Овчинникова, Е. Н. Пальникова, В. Г. Суховольский // *Лесоведение.* – 1997. – № 4. – С. 40–48.
15. *Исаев, А. С.* Оценка характера взаимодействий «лес–насекомые» в лесах бореальной зоны в ходе возможных климатических изменений / А. С. Исаев, Т. М. Овчинникова, Е. Н. Пальникова и др. // *Лесоведение.* – 1999. – № 6. – С. 39–44.
16. *Лямцев, Н. И.* Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в европейской России / Н. И. Лямцев, А. С. Исаев, Н. В. Зукерт // *Лесоведение.* – 2000. – № 1. – С. 62–67.
17. *Рубцов, В. В.* Адаптационные реакции дуба на дефолиацию / В. В. Рубцов, И. А. Уткина. – М.: Гриф, 2008. – 300 с.
18. *Ohno, Y.* Variation in shoot mortality within crowns of severely defoliated *Betula maximowicziana* trees in Hokkaido, northern Japan / Y. Ohno, K. Umeki, I. Watanabe and othes // *Ecol. Res.* – 2008. – Vol. 23. – № 2. – P. 355–362.
19. *Babst, B. A.* *Lymantria dispar* herbivory induces rapid changes in carbon transport and partitioning in *Populus nigra* / B. A. Babst, R. A. Ferrieri, M. R. Thorpe, C. M. Orians // *Entomologia Experimentalis et Applicata.* – 2008. – Vol. 128. – № 1. – P. 117–125.
20. *Каплина, Н. Ф.* Динамика прироста деревьев в нагорных антропогенных дубравах южной лесостепи / Н. Ф. Каплина // *Лесоведение.* – 2006. – № 4. – С. 3–11.
21. *Рубцов, В. В.* Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом / В. В. Рубцов, Н. Н. Рубцова. – М.: Наука, 1984. – 183 с.

Статья поступила в редакцию 10.06.10.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 09-04-00560-а) и Гранта Президента РФ (РФ НШ-6959.2010.4).

V. V. Rubtsov, I. A. Utkina

**PHYLLOPHAGES IN FOREST ECOSYSTEMS
UNDER CLIMATE CHANGE CONDITIONS**

Peculiarities of interactions between phyllophagous forest insects and their host tree species under current climate change are considered. Principal results of the author's many-year observations of the population dynamics of the prevailing oak pests (the south of forest-steppe, Voronezh oblast) are given. The main weather parameters of the region are analyzed. In accordance with the data from the scientific publications, it is shown that climate change is noted everywhere and it is accompanied by the changing ranges of many plant and animal species. Therefore, some quantitative and qualitative estimates of their trophic interactions are also changing.

Key words: *climate changes, phyllophages, host trees, oak stands in forest-steppe.*

РУБЦОВ Василий Васильевич – доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии широколиственных лесов Института лесоведения РАН. Область научных интересов – лесная экология, дубравы, филлофаги, математическое моделирование. Автор более 100 публикаций.

E-mail: vrubtsov@mail.ru

УТКИНА Ирина Анатольевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии широколиственных лесов Института лесоведения РАН. Область научных интересов – лесная экология, филлофаги, дефолиация и рефолиация дубрав. Автор более 70 публикаций.

E-mail: UtkinaIA@yandex.ru