

О РОЛИ ХВОЕ- И ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Изучение роли хвое- и листогрызущих насекомых в лесных экосистемах, последствий повреждения ими леса и совершенствование методов их учёта и прогноза было одним из главных направлений исследований лесной энтомологии во второй половине XX в. Объектами изучения в лесах Европейской части СССР были вредители дуба и других лиственных пород – непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (Бенкевич, 1984; Знаменский, 1984; Иерусалимов, 1994, 2004; Лямцев и др., 2000 и др.), дубовая хохлатка *Notodonta anceps* (Егоров, Соложеникина, 1960; Мозолевская, Тудор, 1967; Иерусалимов, 1990 и др.), зелёная дубовая листовёртка *Tortrix viridana* (Егоров и др., 1960; Ефремова, 1973; Рубцова, 1981; Рубцов, Рубцова, 1984 и др.), боярышниковая листовёртка *Archips crataegana* (Рубцова, 1978), зимняя пяденица *Operophtera brumata* (Моравская, 1960, 1975; Иерусалимов, 1994 и др.), лунка серебристая *Phalera bucephala* (Мозолевская, Марушина, 1976), вредители сосны – звездчатый ткач-пилильщик *Acantholyda stellata* (Мозолевская, Новикова, 1969), рыжий сосновый пилильщик *Neodiprion sertifer* (Голубев, 1974; Гурьянова, 1986, 2003; Иерусалимов, 1987 и др.), красноголовый ткач-пилильщик *Acantholyda erythrocephala* (Ляшенко, 1974), обыкновенный сосновый пилильщик *Diprion pini* (Мозолевская и др., 1986), сосновый шелкопряд *Dendrolimus pini* (Иерусалимов, 1984б, 1994, 2004 и др.) и другие. Общие выводы о характере реакции насаждений разного состава на дефолиацию и о тяжести последствий повреждения в зависимости от сезона и продолжительности питания хвое- и листогрызущих насекомых были рассмотрены в ряде обобщающих работ (Воронцов, 1967; Воронцов и др., 1966, 1967; Семевский, 1971 и др.).

Исследования 60-70-х гг. XX века позволили разработать и внедрить в практику лесозащиты биологически и математически обоснованные методы учёта насекомых, прогноза динамики их численности и угрозы повреждения (Воронцов, 1967; Семевский, 1971; Голубев и др., 1980; Воронцов и др., 1983 и др.), которые нашли своё отражение в Наставлении по надзору, учету и прогнозу хвое- и листогрызущих насекомых в Европейской части РСФСР (1988).

Одновременно в азиатской части СССР вышли в свет монографии и статьи сибирских учёных, в которых были описаны результаты многолетних исследований взаимоотношения ряда вредителей лесов Сибири с их кормовыми породами и их влияние на состояние насаждений (Исаев, Уткин, 1963; Исаев, 1966; Исаев, Петренко, 1968; Исаев, Гирс, 1975; Исаев и др., 1984; Рожков, 1963, 1965, 1981; Кондаков, 1974, 2002; Петренко, 1965; Яновский, Киселев, 1975 и др.).

В течение многих лет особое внимание учёных уделялось вспышкам массового размножения сибирского шелкопряда *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. и их последствиям (Коломиец, 1957; Рожков, 1963, 1965, 1981; Кондаков, 1974, 2002; Исаев, Хлебоспрос, Кондаков, 1974; Исаев и др., 1984 и др.). Появилась возможность говорить о цельной картине последствий повреждения деревьев разных пород сибирским шелкопрядом (Баранчиков и др., 2001; Баранчиков, Кондаков, 2000). Прослежена связь катастрофических повреждений лесов сибирским шелкопрядом с последующим развитием очагов большого чёрного хвойного (чёрного пихтового) усача *Monochamus urusovi*, что стимулировало изучение этого опаснейшего вида вредителей лесов Сибири (Яновский, Ветрова, 1981; Исаев и др., 1982, 1988; Ветрова, 1986 и др.).

Показано, что циклично повторяющиеся вспышки массовых размножений сибирского шелкопряда служат одним из главных факторов, определяющих размещение, формирование и продуктивность лесов в центральной и южной части Приенисейской Сибири. Они приводят к глубоким изменениям в структуре таёжных лесов, разрушению древостоев и смене лесных формаций. Широкое распространение как лиственных лесов, так и сельскохозяйственных земель в южнотаёжной подзоне Красноярского края и сопредельной территории Томской и Иркутской областей является прямым следствием крупномасштабных вспышек размножения сибирского шелкопряда (Баранчиков, Кондаков, 2002).

С конца XIX века на территории только Красноярского края зафиксировано 9 вспышек массового размножения сибирского шелкопряда, охвативших более 10 млн. га таёжных лесов (Баранчиков и др., 2000). Последняя вспышка послужила полигоном для уникального комплексного исследования экологических последствий этого глобального природного явления. Результаты публикуются в публикациях красноярских учёных имеют ярко выраженный биоценотический характер.

Был детально описан ход вспышки (Кондаков, 2002), прослежены динамика отпада деревьев (Гродницкий и др., 2001), особенности климатической обстановки и начальных этапов сукцессии напочвенного покрова в шелкопрядниках (Баранчиков и др., 2002; Перевозни-

кова, Баранчиков, 2002). Оценены изменения зоологических компонентов биоты в нарушенных лесах: насекомых (Яновский и др., 1998, 2001; Алтунина и др., 2000), млекопитающих (Ельский и др., 2000) и птиц (Баранов, Мельник, 2000). Проведены количественные оценки потоков компонентов корма при питании гусениц шелкопряда (Баранчиков, Кириченко, 2002, 2003; Кириченко, 2002; Кириченко и др., 2002; Кириченко, Баранчиков, 2003, 2004а,б). Прослежены этапы восстановления коренных пород в шелкопрядниках как в течение нескольких лет после вспышки (Гродницкий и др., 2001б), так и через десятилетия (Кузьмичев и др., 2001). Из почти 1 млн. га лесов, охваченных вспышкой, сразу усохли насаждения на площади 240 тыс. га. Ослабленные пихтарники на площади 120 тыс. га в течение последующих 5-и лет утратили жизнеспособность под действием образовавшихся очагов чёрного пихтового усача. Прогнозируется, что восстановление пихтарников, поражённых усачом, пройдет без смены пород (Гродницкий и др., 2001а). Интересно, что на первых этапах сукцессии шелкопрядников мощное ингибирующее воздействие на всхожесть семян хвойных оказывают водные вытяжки собственно экскрементов шелкопряда (Вишнякова и др., 2000).

Разовое поступление огромного количества экскрементов (до 10 тонн абсолютно сухой массы на гектар) существенно трансформирует почвы южно-таёжных пихтарников (Краснощеков, Вишнякова, 2003). Непосредственно в очаге массового размножения численность всех эколого-трофических групп микроорганизмов увеличивается в 13 раз, аммонификаторов прототрофов и микроорганизмов, участвующих в минерализации гумуса – в 42 и 9 раз, микромицетов в 7 раз. Повышается биологическая активность почв, в частности разложение целлюлозы ускоряется в 6 раз. За 1-2 сезона после дефолиации экскременты полностью утилизируются и через 4-5 лет трансформация физико-химических, химических и микробиологических свойств почв обуславливается лишь направленностью сукцессий растительного покрова в шелкопрядниках (Перевозникова и др., 2002; Перевозникова, Баранчиков, 2002; Краснощеков и др., 2003).

Мониторинг изменений, происходящих в очагах массовых размножений насекомых-вредителей леса, дает яркие примеры биогеохимической роли биоты (Баранчиков, Перевозникова, 2004; Баранчиков и др., 2002). Так, обсуждаемая вспышка массового размножения сибирского шелкопряда охватила пихтовые леса 8 лесозон в южной тайге Красноярского края. Суммарная площадь повреждений оценена в 480 тыс. га со следующим распределением по интенсивности повреждения: 0 - 25% - 125, 26 - 50% - 67, 51- 75% - 50, и более 75% - 238 тыс.га. Углерод и зольные элементы из крон дефолированных деревьев поступали в подстилку с огрызками и экскрементами личи-

нок вредителя. В максимально пострадавших от вспышки лесхозах в период интенсивного питания гусениц последних возрастов, равного 1,5 месяцам, на участках с максимальной плотностью вредителя скорость поступления углерода в атмосферу достигала 170 кг С/га/месяц, а в подстилку – 605 кг С/га/месяц и 30 кг зольных элементов/га/месяц (Баранчиков, Кондаков, 2004).

В результате непосредственно двухлетней дефолиации кроны в атмосферу до 1999 года поступило дополнительно 0.64 млн. тонн углерода. Из них 133 тыс. тонн углерода выделилось в мае-июне 1995 и 1996 гг. при дыхании огромной массы гусениц вредителя. Остальная масса углерода за небольшим исключением была выброшена в атмосферу при микробиологической утилизации зоогенных остатков в 1996-1998 гг. Процесс разложения древесины стволов погибших пихт растянется на срок в не менее 80 лет. За этот период в атмосферу поступит дополнительно не менее 70 млн. тонн углерода (Баранчиков, Перевозникова, 2004; Баранчиков, Кондаков, 2004).

Подробные данные по учёту лесного фонда в районах вспышки позволили оценить и её социально-экономические последствия. Только стоимость повреждённой древесины превысила 1,5 млрд. рублей (Фарбер и др., 2003). Присоединение России к принятому в 1997 году Киотскому протоколу, к рамочной конвенции по изменению климата, открывает реальные возможности для коммерческого использования результатов накопления углерода лесными экосистемами Сибири. Рассчитано, что только потенциальные потери от эмиссии углерода в атмосферу почвами шелкопрядников Ангаро-Енисейского междуречья за период 1996-1997 гг. можно оценить минимум в 70 долларов США/га/год, а в каждый из последующих 3 лет не менее чем в 25 долларов США/га/год (Баранчиков, Кондаков, 2004).

Результаты многолетних исследований биологии и роли основных видов насекомых-дефолиаторов лиственничных лесов Сибири осветил в своей монографии А.С. Плешанов (1982). Тщательному изучению популяций сосновой пяденицы посвящена монография Е.Н. Пальниковой с соавторами (2002).

Активизировались попытки количественно оценить потоки вещества и энергии через популяции дендрофильных чешуекрылых (Баранчиков, 1987а,б; Вшивкова, 1989, 2003; Андреева, 2002; Кириченко, 2002).

На северной границе лесной зоны (лесотундра) по взаимодействию насекомых-филлофагов с кормовыми растениями с 1970 г. работает сотрудник Института экологии растений и животных УрО РАН И.А. Богачева. В качестве модельных объектов обычно используются берёза извилистая и несколько видов ив, из насекомых – листоеды, пилильщики и в, меньшей степени, чешуекрылые. Во время вспышки

численности листоеда *Gonioctena pallida* в начале 90-х годов она изучала процессы рефолиации у ивы филиколистной *Salix phylicifolia* (Богачева, 1994, 1995), влияние степени изъятия фотосинтезирующей поверхности на состояние растений (Богачева, 1995) и последствие питания листоедов на поврежденных в прошлом ивах в следующие за вспышкой годы (Богачева, 1996). Процессы рефолиации и влияние на них некоторых природных факторов изучались также в полевом эксперименте на иве мохнатой *Salix lanata* (Богачева, 1979, 1990).

Появились множество и зарубежных публикаций, затрагивающих те же вопросы. 59 литературных источников рассмотрены в обзоре Т. Козловски (Kozlowski, 1969), 169 публикаций – в обзоре Т. Шовалтера (Schowalter et al., 1986), 46 и 147 работ, соответственно, обобщены в двух обзорах (Landsberg, Ohmart, 1989; Singh, Desai, 1998). По утверждению авторов последнего обзора, в двадцатом веке более всего публикаций, посвященных вопросам дефолиации деревьев, появилось в 1981-1995 гг. (к сожалению, литература на русском языке оказалась за рамками этого и других англоязычных обзоров). Рассмотрены результаты исследований изменения водного режима, баланса углерода и его распределения, состава элементов питания и химических элементов, корневых выделений, репродукции, качества древесины, морфологии, продуктивности, биомассы и выживания дефолированных деревьев. Также были сделаны попытки моделировать влияние дефолиации на деревья. Однако, по мнению авторов обзора, было уделено недостаточно внимания воздействию дефолиации на интегрированное функционирование целого дерева, причем особенно недостаточно изучено развитие корней и дыхание. Авторы считают, что методологическая разнородность исследований и ограниченность большинства из них сеянцами и очень молодыми деревьями ставит под вопрос возможность экстраполяции этих результатов на взрослые деревья.

Обобщая результаты включенных в обзор исследований, авторы констатируют, что влияние дефолиации варьирует в зависимости от её интенсивности, частоты и сроков (Singh, Desai, 1998). Кроме того, возраст дерева, схема восстановления и размещения листьев, их расположение в кроне, а также внешние факторы, вызывающие стресс у деревьев, могут также взаимодействовать с последствиями дефолиации. Сроки дефолиации могут быть связаны с фенологией дерева в течение вегетационного периода у листопадных пород и возрастом ливы у вечнозеленых пород. Поэтому влияние дефолиации на физиологические процессы, компенсационное и репродуктивное поведение деревьев должно быть понято с учетом их целостности. Эти выводы вполне согласуются с результатами отечественных исследований (Ие-

русалимов, 1980, 1986, 2004; Уткина, Рубцов, 1994, Мамаев и др., 2001а, 2002 и др.).

Обычно о состоянии деревьев или насаждений судят по их приросту. Во всех исследованиях признается, что лучшим объективным показателем состояния насаждений, подвергшихся дефолиации листогрызущими насекомыми, является текущий прирост дерева (насаждения) (Воронцов, 1978); данные о потерях прироста в очагах насекомых-дефолиаторов содержатся во многих вышеперечисленных работах. Регенеративным способностям деревьев уделялось меньше внимание и выводы исследователей о влиянии восстановительных процессов в кронах на прирост стволов зачастую противоречивы. При этом известно, что дерево ослабляет именно рефолиация (то есть повторное облиствение после уничтожения листвы в том же вегетационном сезоне), а не сама по себе дефолиация (Campbell, Valentine, 1972; Wargo, 1978 и др.). Дополнительные затраты энергии и пластических веществ на рефолиацию усугубляют ослабление поврежденных деревьев. Другая точка зрения заключается в том, что рефолиация способствует восстановлению нарушенной дефолиацией фотосинтетической деятельности и позволяет дереву к осени пополнить запасы пластических веществ, что благоприятно для их последующей деятельности (Злотин и др., 1986; Кучеров, 1988 и др.). Несомненно, что противоречивость выводов связана также и с тем, что в каждом конкретном случае сочетание взаимосвязанных и одновременно действующих факторов различно и может привести к разным результатам.

На протяжении последних двадцати лет компенсационные процессы растений в ответ на их повреждение насекомыми стали объектом более пристального внимания. В результате экспериментальных исследований (преимущественно на травянистых растениях, кустарничках или на сеянцах древесных пород) появилось несколько гипотетических моделей взаимодействия фитофагов и кормовых растений, касающихся и компенсационных процессов. Так, было высказано мнение, что механизмы защитных реакций растений и их способность к регенерации – альтернативны (van der Meijden et al., 1988). Каждый вид растений имеет либо хорошо выраженную регенеративную способность и слабый защитный механизм, либо хорошо развитую защиту и плохую регенеративную способность, либо занимает промежуточное положение. Поэтому возможна положительная корреляция между степенью дефолиации и регенеративной способностью растения. Вероятно, эти же соображения можно отнести и к древесным растениям, но проверить эту гипотезу трудно методически.

Параллельно была создана теоретическая модель взаимодействия фитофагов и растений в зависимости от наличия ресурсов (Bryant, Curopat, 1980; Krijnschik, Denno, 1983; Coley et al., 1985; Coley, 1988;

Landsberg, Ohmart, 1989 и др.). В основе этой модели лежит предположение, что уровень изъятия листвы варьирует в зависимости от наличия ресурсов в местах обитания растений. Например, богатые условия местообитания благоприятны для видов с потенциально быстрым ростом и высокой конкурентоспособностью. В этих условиях растения без труда восполняют утраченные при дефолиации ресурсы, а расходы на собственную защиту могут быть неэффективны. Если потенциальный рост растений ограничивается условиями местообитания, то восполнение ресурсов взамен изъятых становится более “дорогим”, а расходы на защитные реакции, напротив, – более эффективными. Таким образом, уровень изъятия листовой продукции, то есть степень дефолиации, относительно высок у быстрорастущих растений в богатых местообитаниях и относительно низок у медленно растущих растений в бедных местообитаниях. Кроме того, качество местообитания, определяемое наличием света, влаги и элементов питания, может варьировать как в региональном масштабе (например, в пустынях качество местообитания ниже, чем в более влажных регионах), так и в локальном (например, затененный нижний ярус – качественно более плохое местообитание, чем просветы в древесном пологе). У субарктических видов растений защитная стратегия интегрирована с их первичной адаптивной стратегией, что особенно важно в период ювенильной стадии (Bryant, Curopat, 1980).

Согласно М.Кроули (Crawley, 1983), существуют следующие типы компенсации: 1) пониженная конкуренция с другими растениями (ослаблена зависимость от плотности); 2) увеличенная интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности; 3) мобилизация запасных углеводов или белков на формирование регенеративных тканей; 4) измененные схемы распределения продуктов фотосинтеза; 5) снижение естественной скорости отпада частей растений. Степень, с которой растение может компенсировать повреждение, может варьировать от одного физиологического процесса к другому. Тот факт, что питание филлофагов скорее активно, чем пассивно, в своем влиянии на физиологию растений, означает, что чувствительность растений к фитофагам и их способность компенсировать повреждения зависят от возраста растений, возраста повреждаемых тканей, истории дефолиации растения, запасов углеводов и аминокислот, его водного статуса и абиотических факторов. Ф. Варго (Wargo, 1978) выделяет следующие факторы, в основном определяющие судьбу дерева, подвергнувшегося дефолиации: 1) интенсивность дефолиации (т.е. доля уничтоженной листвы); 2) частота дефолиации (т.е. число последовательных лет повреждения); 3) сроки дефолиации (т.е. в какой период вегетации нанесено повреждение); 4) погодные условия; 5) наличие и агрессивность патогенов и насекомых (вторичных вредителей); 6) фи-

зиологическое состояние дерева к моменту дефолиации. Эти факторы, по мнению Варго, следует рассматривать совместно, так как влияние одного фактора может быть модифицировано другими. Взаимодействие этих факторов определяет, в какой степени дефолированное дерево подвергается обратимым или необратимым физическим и физиологическим изменениям и обуславливает разнообразие возможных реакций деревьев в ответ на повреждение в зависимости от конкретных сочетаний этих факторов. Однако в действительности, как свидетельствуют многочисленные исследования, реакции еще разнообразней, так как сказывается действие ещё и таких факторов, как условия местообитания, возраст, структура и сомкнутость насаждения, положение дерева в насаждении, часть кроны, в которой повреждена листва, и др.

Имеется относительно много сообщений о регенеративных процессах и сопряженных с ними физиологических изменениях у хвойных пород (Васильева и др., 1970; Плешанов, 1972; Пиндюра, Плешанов, 1974; Исаев, Гирс, 1975; Иерусалимов, 1979; Гирс, 1982; Благовидов, 1984; Хлиманкова (Пиндюра), 1988; Рожков и др., 1991; Valtenzweiler, Fishlin, 1987; Piene, 1989 и др.). Регенеративные процессы лиственных пород и связанные с ними физиологические изменения изучены в серии работ по искусственной дефолиации клена красного и дуба красного в США (Heichel, Turner, 1976, 1983, 1984; Turner, Heichel, 1977), а также в работе, посвященной изучению влияния дефолиации непарным шелкопрядом и пяденицами на рост и водный режим деревьев пяти видов дубов, клена красного и берёзы вишневой (Stephens et al., 1972).

В нашей стране в этом направлении давно и плодотворно работает Е.Н. Иерусалимов, первым экспериментально доказавший сложность и многосторонность реакции древостоев и лесных экосистем в целом на повреждения кроны деревьев насекомыми дефолиаторами (Иерусалимов, 1965, 1967а, 1967б, 1974, 1980, 1984 а, б, 1986, 1987, 1990, 1994, 2001, 2003, 2004 и др.).

Различные аспекты взаимодействия насекомых – дефолиаторов с их кормовыми породами изучаются сотрудниками Института лесоведения РАН (до 1991 г. – Лаборатории лесоведения АН СССР): обобщающая работа об экологических нишах растительноядных насекомых была опубликована П.М. Рафесом (1980), А.С. Моравской и Н.Н. Рубцовой изучались популяции насекомых-филлофагов в дубравах (Моравская, 1960, 1975; Рубцова, 1978, 1981 и др.). Изучение популяции зеленой дубовой листовёртки, начатое в 1969 г. Н.Н. Рубцовой, впоследствии превратилось в многостороннее исследование взаимодействия филлофагов ранневесеннего комплекса и различных феноформ дуба черешчатого (Рубцов, Рубцова, 1984; Рубцов и др.,

1989а, б и др.), с акцентом на восстановительные реакции последнего: облиствление поврежденных крон (Уткина, Рубцов, 1989а,б, 1994; Уткина, 1991), поиск показателей для количественной оценки рефолиации (Рубцов, Уткина, 2001), содержание запасных веществ в древесных тканях (Уткина, 1991), особенности водопотребления и тока пасоки в период дефолиации и после неё (Рубцов и др., 1996, 2002 и др.), величину текущего прироста стволовой древесины в связи с метеофакторами и воздействиями филофагов (Рубцов, Уткина, 1995а,б и др.), построение математической модели взаимодействия листогрызущих насекомых с древостоем на примере популяций зеленой дубовой листовёртки и дуба (Rubtsov, 1983; Рубцов, Рубцова, 1984; Рубцов, 1992; Rubtsov, 1996).

В настоящее время проводится изучение ростовой активности микоризных корней дуба при дефолиациях разной интенсивности (Мамаев и др., 2001а, б, 2002). Было установлено, что рост поглощающих корней дуба тесно связан с состоянием листового аппарата и чутко реагирует на потерю листьев кронами. Однако эта реакция неодинакова при однократных и повторных дефолиациях: в первый год сильного повреждения листьев корневые системы реагировали быстрым и интенсивным новообразованием микоризных поглощающих корней, при повторных дефолиациях ростовая активность поглощающих корней неуклонно снижалась, вплоть до отмирания значительной части корневых окончаний на третий год интенсивного повреждения листьев. В четвертый год дефолиации слабый рост корней наблюдался только в начале лета. К осени в этой дубраве образовались микроочаги усыхания дуба. Таким образом, повторяющиеся несколько лет подряд интенсивные повреждения листьев филофагами приводят к прогрессирующему спаду ростовой активности микоризных корней, ослаблению и гибели деревьев.

Необходимо подчеркнуть, что эта сторона воздействия листогрызущих насекомых на их кормовые деревья изучена довольно слабо, что отчасти можно объяснить трудоемкостью таких исследований. Впрочем, сделано относительно мало измерений как общего содержания углерода в подземной биомассе, так и продукции тонких корней (Raich, Nadelhoffer, 1989). Нет также общего согласия относительно взаимосвязи между надземной и подземной продукцией в лесных экосистемах (безотносительно к филофагам).

Кроме непосредственной реакции деревьев на повреждения, были прослежены изменения их роста и состояния в следующие годы после затухания вспышки массового размножения насекомых-дефолиаторов. Так, в очагах насекомых-олигофагов у живых деревьев повреждавшейся кормовой породы, выявлена способность через некоторое время компенсировать потери прироста. При этом у не повреж-

давшихся деревьев сопутствующих пород наблюдалось резкое увеличение прироста древесины в год наибольшего повреждения породы-доминанта из-за ослабления конкурентных отношений с ней за свет и площадь питания. Отмечены и такие последствия дефолиации, как увеличение зелёной массы напочвенного покрова, скорости накопления и разложения органического вещества в подстилке и почве и другие побочные эффекты. Оценки такого рода появились в публикациях российских и зарубежных исследователей практически независимо друг от друга в 1960-70 гг. (Воронцов и др., 1967; Рафес, 1968; Злотин, Ходашева, 1975; Carlisle et al., 1966; Mattson, Addy, 1975) и существенно дополнены к настоящему времени (Перевозникова и др., 2002; Перевозникова, Баранчиков, 2002 и др.).

Обобщение накопленных данных о реакции различных древесных пород на дефолиацию разной степени и повторности показало, что породы деревьев различаются по устойчивости к уничтожению ассимиляционного аппарата. Как общее правило, покрытосеменные легче переносят сплошное объедание, чем голосеменные, так как у них больше запасов углеводов. У голосеменных гибель наступает часто уже в результате сплошного однократного объедания хвои, при этом наименее устойчивыми среди них являются тёмнохвойные породы, а наиболее устойчивой – лиственница (Воронцов, 1960; Исаев, Гирс, 1975; Рожков, 1981; Гирс, 1982 и др.). Лиственные деревья обычно достаточно легко выдерживают однократное объедание.

Подводя итог рассмотрению последствий повреждения крон деревьев насекомыми-дефолиаторами, можно сделать ряд обобщающих выводов.

Очевидно, что реакция на уничтожение насекомыми листвы многолетних растений, какими являются деревья, характеризуется пороговыми эффектами, запаздыванием и кумулятивными эффектами.

Наличие порога определяется тем, что пока плотность вредителя остается ниже определенного уровня, дефолиация не вызывает гибели деревьев. Порог связан с наличием у растений способности к гомеостазу.

Эффект запаздывания проявляется в том, что количество и доля погибших деревьев в насаждении продолжает возрастать и после того, как вредитель погиб или был уничтожен.

В ряде работ утверждается, что значение дефолиации для продукции деревьев и их выживания зависит от степени изъятия листвы, жизненной стратегии древесного растения и условий мест произрастания деревьев. Наиболее важным фактором здесь является степень дефолиации, а также возраст повреждаемой листвы, её долговечность и положение в лесном пологе.

Молодые листья некоторых древесных пород, особенно быстро растущие (с детерминированным ростом), имеют повышенную эффективность фотосинтеза и поэтому большее значение для дерева, чем листья более старшего возраста. Световые листья имеют также более высокую интенсивность фотосинтеза, чем затенённые, независимо от возраста. Поэтому насекомые, питающиеся теневыми листьями, оказывают меньшее воздействие на растение. Лиственные породы и хвойные, адаптированные к периодическим потерям хвои и к её замещению, способны к рефолиации и восстановлению своих основных функций даже после сплошной дефолиации, в то время как вечнозелёные хвойные породы в таких же условиях погибают.

У поврежденных насекомыми-дефолиаторами деревьев в год повреждения одновременно с восстановлением листвы проявляется активное новообразование поглощающих корней. Активность корнеобразования выше у сильно поврежденных деревьев. По мере облиствления крон скорость ростовой активности снижается, наиболее резко в момент максимума восстановления листвы. Общий потенциал роста корней снижается при увеличении кратности повреждения крон и в целом он меньше, чем у не повреждавшихся деревьев.

А.В. Голубевым и другими исследователями было убедительно показано, что гибель деревьев пропорциональна степени кумулятивного объедания крон (суммарному проценту объедания хвои или листвы за ряд смежных лет), причем даже одногодичные перерывы не нарушают степени этой связи. Так, ель обыкновенная усыхает часто даже при 50 % повреждении хвои. Напротив, дуб, как и другие лиственные породы, как правило, не усыхает даже в результате сплошного объедания. Проведенный математический анализ показал, что гибель деревьев зависит от суммарной плотности вредителей в течение ряда лет, а не от плотности в данном году, что объясняется кумулятивным эффектом воздействия уничтожения зелёной массы кроны на состояние и прирост деревьев (Голубев, 1983, 1987 и др.). Гибель деревьев происходит тогда, когда запас пластических веществ недостаточен для распускания хвои или листвы, либо когда повторяющееся восстановление хвои или листвы приводит к полному истощению дерева и нарушению его жизнедеятельности.

Таким образом, последствия дефолиации можно рассматривать на трех уровнях – на уровне дерева, древостоя и экосистемы. Следствием дефолиации *на уровне дерева* является нарушение процессов его жизнедеятельности, снижение запаса пластических веществ, снижение или прекращение прироста, усыхание отдельных побегов и ветвей в кроне, суховершинность, снижение устойчивости, увеличение вероятности его вторичного поражения другими видами вредителей и болезней, а при высокой и/или многократной степени повреждения – пол-

ное прекращение роста и гибель. На уровне популяции деревьев (древостоя) после дефолиации происходит снижение прироста и запаса древесины, частичное или полное усыхание повреждаемых деревьев. На уровне экосистемы наблюдается изменение состава и структуры насаждения – соотношения деревьев разных категорий состояния, снижение полноты; увеличение запаса фитодетрита, увеличение освещенности подполовой среды, увеличение поступления элементов питания в почву, увеличение почвенного дыхания, снижение количества депонируемого углерода; увеличение эмиссии углекислого газа при разложении фитодетрита.

Все эти и другие выводы о комплексном воздействии насекомых-дефолиаторов на кормовые породы и лесные экосистемы в целом позволили с достаточной долей достоверности подойти к решению важных прикладных задач и разработать систему принятия решений о целесообразности лесозащитных мероприятий в очагах хвое- и листогрызущих вредителей для лесов европейской части России. Эта система базируется на достоверном определении угрозы повреждения насаждений по данным учета и прогноза численности насекомых, на оценке ожидаемых последствий повреждения (потенциального ущерба) и на сравнении значимости и величины этого ущерба с затратами на осуществление активных истребительных мероприятий (Наставление..., 1988).

Литература

Алтунина С.С., Новиков А.П., Баранчиков Ю.Н. Влияние дефолиации крон пихт сибирским шелкопрядом на популяцию муравья *Formica aquilonia* // Экология Южной Сибири. – 2000. – Абакан: КГУ, 2000. – С. 111-112.

Баранов А.А., Мельник Н.Н. Структура населения птиц в лиственничниках с различной степенью повреждения сибирским шелкопрядом и низовыми горячами // Сохранение биоразнообразия Приенисейской Сибири. – Красноярск: Изд-во КГУ, 2000. – С. 37-38.

Баранчиков Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых. – Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1987а. – 171 с.

Баранчиков Ю.Н. Поток энергии в местообитаниях олиго- и политрофных чешуекрылых-консументов древесных растений // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. – Новосибирск: Наука, 1987б. – С. 40-50.

Баранчиков Ю.Н., Кириченко Н.И. Питание и рост гусениц сибирского шелкопряда, *Dendrolimus superans sibiricus* (Lepidoptera, Lasiocampidae), в период летней диапаузы // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, вып. 11. – С. 1345-1349.

Баранчиков Ю.Н., Кириченко Н.И. Поведение, питание и рост гусениц сибирского шелкопряда при групповом содержании // Животное население, растительность северо-западной Монголии и бореальных лесов, лесостепей Средней Сибири / Межвузовский сборник научных трудов. – Вып. 2. – Красноярск: КГПУ, 2003. – С. 51-72.

Баранчиков Ю.Н., Кондаков Ю.П. Вспышки массового размножения сибирского шелкопряда как фактор сельскохозяйственного освоения таежных территорий Сибири // Санитарное состояние и комплекс мероприятий по защите лесов, пострадавших от лесных пожаров 1972 года. – Пушкино, 2002. – С. 10-12.

Баранчиков Ю.Н., Кондаков Ю.П. Массовые размножения сибирского шелкопряда: система мониторинга и комплексная оценка последствий // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. – Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2004. – С. 256-258.

Баранчиков Ю.Н., Кондаков Ю.П. Последствия вспышек массового размножения сибирского шелкопряда // Сохранение биоразнообразия Приенисейской Сибири. – Красноярск: Изд-во КГУ, 2000. – С. 28-32.

Баранчиков Ю.Н., Кондаков Ю.П., Петренко Е.С. Катастрофические вспышки массового размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Безопасность России. Региональные проблемы безопасности. Красноярский край. – М.: МГФ "Знание", 2001. – С. 146-167.

Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д. Очаги массового размножения сибирского шелкопряда как источники дополнительного выброса углерода // Чтения памяти В.Н. Сукачёва. Вып. XX. Насекомые в лесных биогеоценозах. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – С. 34-71.

Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д., Вишнякова З.В. Эмиссия углерода почвами шелкопрядников // Экология. – 2002. – № 6. – С. 422-425.

Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.П., Кондаков Ю.П., Кириченко Н.И. Зоогенный вклад в эмиссии углерода в очагах массового размножения сибирского шелкопряда // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. – С.117-123.

Бенкевич В.И. Массовые появления непарного шелкопряда в Европейской части СССР. – М.: Наука, 1984. – 142 с.

Благовидов А.К. Изменение структуры молодых чистых сосновых насаждений под влиянием дефолиации хвоегрызущими насекомыми // Вопросы защиты леса / Науч. тр. МЛТИ. – М., 1984. – Вып. 156. – С. 45-49.

Богачева И.А. Реакция ивы *Salix lanata* на изъятие фотосинтезирующей поверхности и роль листогрызущих насекомых в тундровых

биогеоценозах // Биоценотическая роль консументов. – Свердловск: УрО АН СССР, 1979. – С. 39-51.

Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – 137 с.

Богачева И.А. Компенсация потерь листвы у ивы в лесотундре в период массового размножения листогрызущих насекомых // Лесоведение. – 1994. – № 6. – С. 62-69.

Богачева И.А. Взаимоотношения в системе "растение-фитофаг" в лесотундре низовьев Оби при вспышке численности листоеда // Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость. Материалы совещания. – М., 1995. – С. 19-29.

Богачева И.А. Воздействие поврежденных растений на состояние листоеда *Gonioctena pallidus* L. в ходе вспышки его численности на Полярном Урале // Экология. – 1996. – № 5. – С. 361-365.

Васильева Т.Г., Плешанов А.С., Пиндюра Е.С. Адаптивные изменения углеводов в органах лиственницы, поврежденной серой лиственничной листовёрткой // Опер. Инф. Матер. / СИФБР СО АН СССР. – Иркутск: СИФБР, 1970. – Вып. 6. – С. 115-116.

Ветрова В.П. Воздействие на пихтовые древостои разреженных и повышено-плотных популяций большого чёрного хвойного усача // Лесоведение. – 1986. – № 1. – С. 43-50.

Вишнякова З.В., Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д. Исследование причин ипгибирования лесовосстановительного процесса в шелкопрядниках темнохвойной и лиственничной тайги Приенисейской Сибири // Сохранение биоразнообразия Приенисейской Сибири. – Красноярск: Изд-во КГУ, 2000. – С. 54-59.

Воронцов А. И. Патология леса. – М.: Лес. промыш., 1978. – 270 с.

Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса. – М.: Высшая школа, 1960. – 342 с.; 1963. – 324 с.

Воронцов А.И. Критерии для назначения химической борьбы в лиственных насаждениях // Вопросы защиты леса. / Науч. тр. МЛТИ. – М., 1967. – Вып. 15. – С. – 19-29.

Воронцов А.И., Голубев А.В., Мозолевская Е.Г. Современные методы учета и прогноза хвое- и листогрызущих насекомых // Лесная энтомология / Труды ВЭО. – Л.: Наука, 1983. – Вып. 65. – С. 4-19.

Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолевская Е.Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе // Журнал общ. биол. – 1967. – Т. 28, № 2. – С. 172-187.

Воронцов А.И., Мозолевская Е.Г., Голосова М.А. Критерии для обоснования химических мер борьбы с листогрызущими насекомыми // Вопросы лесозащиты. – М.: ЦНИИГЭИлеспроба, 1966. – С. 3-10.

Вшивкова Т.А. Энергетика питания и роста гусениц разных возрастов непарного шелкопряда // Журнал общ. биол. – 1989. – Т. 50, № 1. – С. 108-115.

Вшивкова Т.А. Расходование энергии корма непарным шелкопрядом *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) // Известия АН. Сер. биол. наук. – 2003. – № 5. – С. 575-581.

Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. – Новосибирск: Наука, 1982. – 254 с.

Голубев А.В. Методы учета численности рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer*). – Автореф. дис. канд. биол. наук. – М.: МЛТИ, 1974. – 18 с.

Голубев А.В. Прогнозирование усыхания сосновых насаждений, поврежденных хвоегрызущими насекомыми // Вопросы защиты и охраны леса и озеленения городов / Научн. тр. МЛТИ. – М., 1987а. – Вып. 188. – С. 31-35.

Голубев А.В. Эколого-экономический критерий принятия решений о целесообразности лесозащитных мероприятий // Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования. / Сб. научн. Трудов МЛТИ. – М., 1983. – Вып. 148. – С. 185-188.

Голубев А.В., Инсаров Г.Э., Страхов В.В. Математические методы в лесозащите. – М.: Лес. промыш., 1980. – 101 с.

Гродницкий Д.Л., Разнобарский В.Г., Шабалина О.М. Мониторинг состояния шелкопрядников // Лесные стационарные исследования / Методы, результаты, перспективы. – Тула: ООБ РАН, Ин-т лесоведения, 2001а. – С. 268-270.

Гродницкий Д.Л., Разнобарский В.Г., Шабалина О.М., Павличенко Е.А., Солдатов В.В. Лесовозобновление в шелкопрядниках // Экологические аспекты лесовыращивания и лесопользования. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001б. – С. 127-143.

Гурьянова Т.М. Длительный мониторинг как метод решения задач динамики численности филофагов. // Лесной вестник / Научно-информ. журнал МГУЛ. – М., 2003. – № 2. – С. 60-63.

Гурьянова Т.М. Цикличность размножения рыжего соснового пилильщика // Лесоведение. – 1986. – № 4. – С. 23-30.

Егоров Н.Н., Рубцова Н.Н., Соложенкина Т.Н. Распределение яйцекладок дубовой листовертки по ветвям кроны // Науч. зап. Воронежского ЛХИ, 1960. – Т. XXI. – С. 36-48.

Егоров Н.Н., Т.Н. Соложенкина Т.Н. Дубовая хохлатка и борьба с нею в Воронежской области // Науч. зап. Воронежского ЛХИ. – Воронеж: ЛХИ, 1960. – Т. XXI. – С. 23-35.

Ельский Г.М., Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д. Особенности формирования фауны мелких млекопитающих в лесах, поврежденных сибирским шелкопрядом // Животное население и растительность бореальных лесов и лесостепей Средней Сибири. – Вып. 1. – Красноярск: КГПУ, 2000. – С. 53-59.

Злотин Р.И., Домников Г.В., Федотов М.П. Взаимоотношения древостоя и консументов в лесных экосистемах (на примере дубрав Центральной лесостепи) // Растительные животные в биогеоценозах суши. / Материалы Всесоюзн. совещания. – М.: Наука, 1986. – С. 66-76.

Злотин Р.И., Ходашева К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. – М.: Наука, 1974. – 200 с.

Знаменский В.С. Динамика численности непарного шелкопряда в дубравах лесостепи // Лесоведение. – 1984. – № 4. – С. 12-20.

Иерусалимов Е.Н. Влияние объедания верхнего полога листогрызущими насекомыми на некоторые элементы лесного биоценоза. – Автореф. дис. канд. биол. наук. – М.: МЛТИ, 1967а. – 18 с.

Иерусалимов Е.Н. Вспышки массовых размножений листо- и хвоегрызущих насекомых и сукцессионный процесс в лесном биогеоценозе // Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. Вып. II. Обменные процессы в биогеоценозах. – М.: Наука, 1984а. – С. 57-84.

Иерусалимов Е.Н. Газообмен ветвей дуба, поврежденных филофагами. Лесные стационарные исследования. // Методы, результаты, перспективы. ООБ РАН, Ин-т лесоведения. Тула, 2001. – С. 275-277.

Иерусалимов Е.Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 263 с.

Иерусалимов Е.Н. Изменение прироста в смешанном дубняке при объедании листогрызущими насекомыми // Лесной журнал. – 1965. – № 6. – С. 53-55.

Иерусалимов Е.Н. К методике определения физиологического критерия назначения борьбы на примере сосны, поврежденной сосновым шелкопрядом // Вопросы защиты леса / Науч. тр. МЛТИ. – М., 1984б. – Вып. 156. – С. 39-44.

Иерусалимов Е.Н. Компенсационные процессы в насаждении, поврежденном листогрызущими насекомыми // Фитофаги в растительных сообществах. – М.: Наука, 1980. – С. 74-87.

Иерусалимов Е.Н. Нарушение температурного режима – одна из причин усыхания дуба в очагах листогрызущих насекомых // Вопросы защиты леса. / Науч. тр. МЛТИ. – М., 1967б. – Вып. 15. – С. 15-19.

Иерусалимов Е.Н. Нарушение физиологических процессов у деревьев, поврежденных насекомыми-дефолиаторами // Лесоведение. – 1979. – № 2. – С. 62-71.

Иерусалимов Е.Н. О содержании крахмала и жиров в поврежденных сосновым шелкопрядом деревьях сосны обыкновенной // Вопросы защиты леса / Науч. тр. МЛТИ. – М., 1974. – Вып. 65. – С. 181-186.

Иерусалимов Е.Н. Особенности газообмена фитофаг – растение на примере рыжего соснового пилильщика на сосне // Докл. АН СССР. – 1987. – Т. 294, № 5. – С. 1271-1273.

Иерусалимов Е.Н. Особенности дефолиации дуба в очагах массового размножения непарного шелкопряда и зимней пяденицы // Лесоведение. – 1994. – № 3. – С. 10-22.

Иерусалимов Е.Н. Особенности дефолиации лесного полога в очагах дубовой хохлатки // Лесоведение. – 1990. – № 6. – С. 58-66.

Иерусалимов Е.Н. Последствия повреждения дуба комплексом листогрызущих насекомых // Растительные животные в биогеоценозах суши. / Материалы Всесоюз. совещания. – М.: Наука, 1986. – С. 76-84.

Иерусалимов Е.Н. Расчет ресурса питания филофагов в дубовых насаждениях // Вестник Московского государственного университета леса / Лесной вестник. – 2003. – 2(27). – С. 64-69.

Исаев А.С. Стволовые вредители лиственницы даурской. – М.: Наука, 1966. – 147 с.

Исаев А.С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. – Новосибирск: Наука, 1975. – 344 с.

Исаев А.С., Киселев В.В., Ветрова В.П. Влияние массового размножения чёрного хвойного усача на состояние лесных биогеоценозов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеоздат, 1981. – С. 20-31.

Исаев А.С., Киселев В.В., Ветрова В.П. Роль дополнительного питания большого чёрного пихтового усача при его взаимодействии с кормовым растением // Консортивные связи дерева и дендрофильных насекомых. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 19-27.

Исаев А.С., Петренко Е.С. Биогеоэкологические особенности динамики численности стволовых вредителей // Лесоведение. – 1969. – № 3. – С. 56-65.

Исаев А.С., Рожков А.С., Киселев В.В. Чёрный пихтовый усач. – Новосибирск: Наука, 1988. – 264 с.

Исаев А.С., Уткин А.И. Низовые пожары в лиственничных лесах Восточной Сибири и значение стволовых вредителей в послепожарном состоянии древостоя // Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей. – М.: АН СССР, 1963. – С. 118-182.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Кондаков Ю.П. Закономерности динамики численности лесных насекомых // Лесоведение. – 1974. – № 3. – С. 27-42.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В., Суховольский В.Г. Популяционная динамика лесных насекомых. – М.: Наука, 2001. – 374 с.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В. Динамика численности лесных насекомых. – Новосибирск: Наука, 1984. – 223 с.

Кириченко Н.И. Экспериментальное изучение закономерностей питания и роста гусениц сибирского шелкопряда – Автореф. дис. канд. биол. наук. – Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2002. – 18 с.

Кириченко Н.И., Баранчиков Ю.Н. Показатели питания и роста гусениц сибирского шелкопряда на разных видах кормовых растений // Сиб. эколог. журнал. – 2004. – Вып. 4. – С. 475-480.

Кириченко Н.И., Баранчиков Ю.Н. Смена оптимумов плотности в онтогенезе гусениц сибирского шелкопряда *Dendrolimus superans sibiricus* (Lepidoptera, Lasiocampidae) // Зоолог. журн. – 2004. – Т. 83, вып. 1. – С. 54-60.

Кириченко Н.И., Баранчиков Ю.Н. Хвоя кедрового дерева как кормовой объект для гусениц сибирского шелкопряда // Проблемы кедрового хозяйства. – Вып. 7. – Томск: Ин-т леса СО РАН, 2003. – С. 202-207.

Кириченко Н.И., Баранчиков Ю.Н., Краснощеков Ю.Н., Акулов Е.Н. Дополнительные поступления углерода и азотных элементов в очагах массового размножения сибирского шелкопряда // Мониторинг состояния лесных и урбо-экосистем. – М.: МГУЛ, 2002. – С.83-85.

Коломиец Н.Г. Сибирский шелкопряд – вредитель равнинной тайги // Труды по лесному хозяйству Зап. Сибири. – Новосибирск: Новосибир. общ-во НТОЛЕСПРОМ, 1957. – Вып. 3. – С. 61-76.

Кондаков Ю.П. Закономерности массового размножения сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 206-265.

Кондаков Ю.П. Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Энтомологические исследования в Сибири. – Вып.2. – Красноярск: КФ СО РЭО, 2002. – С. 25-74.

Краснощеков Ю.Н., Вишнякова З.В. Изменение свойств почв в очагах размножения сибирского шелкопряда // Почвоведение. – 2003. – Вып. 12. – С. 1453-1462.

Краснощеков Ю.Н., Вишнякова З.В., Перевозникова В.П., Баранчиков Ю.Н. Эколого-биологические особенности почв шелкопрядников в южной тайге Средней Сибири // Известия АН. Серия биол. наук. – 2003. – № 5. – С. 623-631.

Кузьмичев В.В., Черкашин В.П., Корец М.А., Михайлова И.А. Формирование лесов на шелкопрядниках и вырубках в верховьях реки Большая Кеть (Красноярский край) // Лесоведение. – 2001. – Вып. 4. – С. 8-14.

Кучеров С.Е. Влияние массовых размножений листогрызущих насекомых и климатических факторов на радиальный прирост древесных растений. – Автореф. дис., канд. биол. наук. – Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УрО АН СССР, 1988. – 24 с.

Лямцев Н.И., Исаев А.С., Зукерт Н.В. Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в Европейской России // Лесоведение. – 2000. – № 1. – С. 62-67.

Ляшенко Л.И. Лесохозяйственное значение красноголового ткача-пилильщика // Вопросы защиты леса. / Науч. тр. МЛТИ. М., 1974. – Вып. 65. – С. 187-193.

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

Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А. Сезонная динамика ростовой активности поглощающих корней при повторяющихся дефолиациях пойменных дубрав // Лесоведение. – 2002. – № 5. – С. 39-43.

Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А. Сезонные изменения роста микоризных корней дуба в условиях дефолиации // Лесные стационарные исследования. / Методы, результаты, перспективы. ООБ РАН, Ин-т лесоведения. – Тула, 2001б. – С. 282-284.

Мозолевская Е.Г., Марушина Н.Г. Влияние лунки серебристой на состояние и прирост дуба // Лесной журнал. – 1976. – № 3. – С. 10-15.

Мозолевская Е.Г., Новикова Л.К. Лесохозяйственное значение звездчатого ткача-пилильщика // Вопросы лесной энтомологии / Науч. тр. МЛТИ. – М., 1969. – Вып. 26. – С. 199-214.

Мозолевская Е.Г., Тудор И. Влияние дубовой хохлатки на состояние и прирост насаждений // Вопросы защиты леса. / Науч. тр. МЛТИ. – М., 1967. – Вып. 15. – С. 5-14.

Мозолевская Е.Г., Харлапина А.В., Давиденко Л.К. Реакции основных молодняков на дефолиацию в степной зоне // Тез. докл. Всесоюз. совещания по защите агролесомелиоративных насаждений и степных лесов от вредителей и болезней. – Волгоград, 1986. – С. 12.

Моравская А.С. Биология и некоторые закономерности изменения численности зимней пяденицы в Теллермановском лесу // Тр. Ин-та леса АН СССР. – 1960. – Т. 48. – С. 59-101.

Моравская А.С. Насекомые-фитофаги дубравных лесов // Дубравы лесостепи в биогеоценотическом освещении. – М.: Наука, 1975. – С. 199-210.

Наставление по надзору, учету и прогнозу хвое- и листогрызущих насекомых в Европейской части РСФСР. – Москва: Минлесхоз РСФСР, 1988. – 84 с.

Пальникова Е.Н., Свидерская И.В., Суховольский В.Г. Сосновая пяденица в лесах Сибири. – Новосибирск: Наука, 2002. – 232 с.

Первозникова В.Д., Баранчиков Ю.Н. Структура запасов наземной фитомассы в свежих шелкопрядниках пихтовой тайги Нижнего Приангарья // Энтомологические исследования в Сибири. – Вып.2. – Красноярск: КФ СО РЭО, 2002. – С. 166-180.

Первозникова В.Д., Баранчиков Ю.Н., Вишнякова З.В., Краснощекоев Ю.Н., Алтунина С.С. Влияние экскрементов гусениц сибирского шелкопряда на почвенную микробиоту таёжных экосистем // Энтомологические исследования в Сибири. – Вып.2. – Красноярск: КФ СО РЭО, 2002. – С. 148-165.

Перевозникова В.Д., Баранчиков Ю.Н. Индикаторная роль травяной растительности на начальном этапе сукцессии в шелкопрядниках // Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды. – Иркутск, 2000. – С. 73.

Петренко Е.С. Насекомые – вредители лесов Якутии. – М., 1965. – 166 с.

Пиндюра Е.С., Плешанов А.С. Морфометрические реакции хвойных на дефолиацию // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. – Иркутск: СИФБР, 1975. – С. 214-249.

Плешанов А.С. Насекомые-дефолиаторы лиственных лесов Восточной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – 209 с.

Рафес П.М. Об экологической нише растительоядных насекомых // Фитофаги в растительных сообществах. – М.: Наука, 1980. – С. 43-62.

Рафес П.М. Роль и значение растительоядных насекомых в лесу. – М.: Наука, 1968. – 233 с.

Рожков А.С. Дерево и насекомое. – Новосибирск: Наука, 1981. – 176 с.

Рожков А.С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. – М.: Наука, 1965. – 178 с.

Рожков А.С. Сибирский шелкопряд. – М.: Наука, 1963. – 175 с.

Рожков А.С., Хлиманкова Е.С., Степанчук Е.С. Восстановительные процессы у хвойных при дефолиации. – Новосибирск: Наука, 1991. – 88 с.

Рубцов В.В. Колебательные процессы в лесных биогеоценозах. – Автореф. дис. докт. биол. наук. – М.: ИЛАН, 1992. – 39 с.

Рубцов В.В., Жиренко Н.Г., Уткина И.А. Влияние дефолиаций крон на сокодвижение у деревьев дуба // Интеграция науки и высшего лесотехнического образования, инновационная деятельность на предприятиях лесного комплекса / Матер. научно-практ. конф. – Воронеж, 2002. – Т. 1. – С. 233-236.

Рубцов В.В., Рубцова Н.Н. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. – М.: Наука, 1984. – 182 с.

Рубцов В.В., Рубцова Н.Н., Уткина И.А. Динамика численности зеленой дубовой листовёртки в Теллермановской дубраве // Лесоведение. – 1989а. – № 6. – С. 48-56.

Рубцов В.В., Рубцова Н.Н., Уткина И.А. Динамика численности некоторых листогрызущих насекомых и дефолиация дубрав // Состояние дубрав лесостепи. – М.: Наука, 1989б. – С. 97-116.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние метеофакторов на прирост древесины дуба черешчатого // Лесоведение. – 1995а. – № 1. – С. 24-34.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние насекомых-филлофагов на прирост древесины дуба черешчатого // Лесоведение. – 1995б. – № 2. – Вып. 3. – С. 22-30.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Мониторинг взаимодействия насекомых-филлофагов с дубом в условиях изменяющегося климата // Тез. докл. Междунар. научн. конф. "Мониторинг состояния лесных и урбоэкосистем". – М., 2002. – С. 97-99.

Рубцов В.В., Уткина И.А. О показателях уровня восстановления крон у дуба после дефолиации насекомыми-филлофагами // Лесные стационарные исследования. / Методы, результаты, перспективы. ООБ РАН, Ин-т лесоведения. – Тула, 2001. – С. 287-288.

Рубцов В.В., Уткина И.А., Молчанов А.Г., Жиренко Н.Г. Фотосинтез, сокодвижение и восстановление листовой поверхности у дуба черешчатого в условиях экспериментальной дефолиации // Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы. / Тез. докл. междунар. научн. конф. МГУЛ. – М.: МГУЛ, 1996. – Т. 2. – С. 21-22.

Рубцова Н.Н. Зеленая дубовая листовёртка в древостоях поздно распускающегося дуба // Лесоведение. – 1981. – № 1. – С. 83-88.

Рубцова Н.Н. О массовом размножении боярышниковой листовёртки в дубравах поздно распускающегося дуба // Экология. – 1978. – № 3. – С. 101-103.

Семевский Ф.Н. Прогноз в защите леса. – М.: Лес. промыш., 1971. – 71 с.

Уткина И.А. Восстановление листвы дуба черешчатого после дефолиации крон листогрызущими насекомыми. – Автореф. дис. канд. биол. наук. – М. Лаборатория лесоведения АН СССР, 1991. – 24 с.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Особенности восстановления листвы дуба после дефолиации крон листогрызущими насекомыми // Состояние дубрав лесостепи. – М.: Наука, 1989а. – С. 209-226.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Прорастание почек и регенеративное побегообразование у дуба после дефолиации насекомыми // Лесоведение. – 1989б. – № 3. – С. 46-54.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Реакция дуба на дефолиацию насекомыми // Лесоведение. – 1994. – № 3. – С. 23-31.

Фарбер С.К., Соколов В.А., Баранчиков Ю.Н., Кондаков Ю.П., Романов А.А. Оценка потери древесины от вспышки сибирского шелкопряда в 90-х годах XX века // Лесная таксация и лесоустройство. – 2003. – Вып. 1(32). – С. 138-142.

Хлиманкова (Пиндюра) Е.С. Регенерация у хвойных при утрате листового аппарата (в очагах размножения хвоегрызущих насекомых и в эксперименте). – Автореф. дис. канд. с.-х. наук. – Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1988. – 22 с.

Яновский В.М., Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д., Новиков А.Н., Ходыкина В.Н. Энтомофауна лиственничников, дефолированных сибирским шелкопрядом // Энтомологические исследования в Сибири. – Вып. 1. – Красноярск: КФ СО РЭО, 1998. – С. 33-43.

Яновский В.М., Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д., Новиков А.П. Реакция энтомофауны на дефолиацию пихтарников сибирским шелкопрядом // Лесоведение. – 2001. – № 5. – С. 38-42.

Яновский В.М., Ветрова В.П. Группировки насекомых-ксилофагов в очагах массового размножения большого чёрного усача // Фауна и экология членистоногих Сибири. – Новосибирск: Наука, 1981. – С. 205-207.

Яновский В.М., Киселев В.В. Роль биотических факторов в регуляции численности большого лиственничного короеда // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. – 1975. – № 1. – С. 48-53.

Baltensweiler W., Fishlin A. On methods of analyzing ecosystems: lessons from the analysis of forest – insect systems // Ecological Studies. – 1987. – V. 61. – P. 401-415.

Bryant J.H., Curopat P.J. Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry // Annual Rev. Ecol. Syst. – 1980. – V. 11. – P. 261-285.

Bryant J.H., Stuart III F.S., Klein D.R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory // Oikos. – 1983. – 40 (3). – P. 357-368.

Campbell R.W., Valentine Y.T. Tree condition and mortality following defoliation by the gypsy moth // USDA Forest Service Research Paper. – 1972. – NE-236. – 331 pp.

Carlisle A., Brown A.H.F., White E.J. Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in sessile oak (*Quercus petraea*) woodland // J. Ecol. – 1966. – V. 54. – P. 65-85.

- Coley P.D. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense // *Oecologia* (Berlin). – 1988. – V. 74. – № 4. – P. 531-536.
- Coley P.D., Bryant J.P., Chapin F.S. Resource availability and plant antiherbivore defense // *Science*. – 1985. – V. 230. – P. 895-899.
- Crawley M.J. *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions.* – Blackwell Scientific Publications, 1983. – 430 pp.
- Heichel G.H., Turner N.C. Phenology and leaf growth of defoliated hardwood trees // J.F. Anderson, H.K. Kaya (eds). *Perspectives in Forest Entomology.* – New York: Academic Press, 1976. – P. 31-40.
- Heichel G.H., Turner N.C. CO₂ assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum*) and red oak (*Quercus rubra*). Response to defoliation // *Oecologia* (Berlin). – 1983. – V. 57, № 1. – P. 14-19.
- Heichel G.H., Turner N.C. Branch growth and leaf number of red maple (*Acer rubrum*) and red oak (*Quercus rubra*): response to defoliation // *Oecologia* (Berlin). – 1984. – V. 62, № 1. – P. 1-6.
- Kozłowski T. Tree physiology and forest pests. // *J. Forestry.* – 1969. – V. 67, № 2. – P. 118-123.
- Krischik V.A., Denno R.F. Individual, population, and geographic patterns in plant defense // *Variable plants and herbivores in natural and managed systems.* – N.Y. et al.: Acad. Press, 1983. – P. 463-512.
- Landsberg J., Ohmart C. Levels of insect defoliation in forests: patterns and concepts // *TREE.* – V. 4, № 4. – P. 96-100.
- Mattson W.J., Addy N.D. Phytophagous insects as regulators of forest primary production // *Science.* – 1975. – V. 190, № 4214. – P. 515-522.
- Meijden E. van der, Wijn M., Verkaar H.J. Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores // *Oikos.* – 1988. – V. 51. – P. 355-363.
- Piense H. Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir: defoliation in spaced and unspaced stands and individual tree survival // *Can. J. For. Res.* – 1989. – V. 19, № 10. – P. 1211-1217.
- Raich J.W., Nadelhoffer K.J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends // *Ecology.* – 1989. – V. 70, № 5. – P. 1346-1354.
- Rubtsov V.V. Mathematical model for development of leaf-eating insects (oak leaf roller taken as an example) // *Ecological Modelling.* – 1983. – V. 18. – P. 269-289.
- Rubtsov V.V. Influence of repeated defoliations by insects on wood increment in common oak (*Quercus robur* L.) // *Ann. Sci. For.* – 1996. – V. 53. – P. 407-412.
- Schowalter T.D., Hargrove W.W., Crossley D.A., Yr. Herbivory in forested ecosystems // *Annual Rev. Entomol.* – 1986. – V. 31. – P. 177-196.

Singh K.A., Desai A.R. Tree response to defoliation – a review // Agric. Rev. – 1998. – V. 19, № 2. – P. 105-119.

Stephens G.R., Turner N.C., De Roo H.C. Some effects of defoliation by gypsy moth (*Porthetria dispar* L.) and elm spanworm (*Ennomos subsignarius* Hbn.) on water balance and growth in deciduous forest trees // Forest Sci. – 1972. – V. 18, №. 4. – P. 326-330.

Strauss S.Y., Agrawal A.A. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory // TREE. – 1999. – V. 14. – P. 179-185.

Turner N.C., Heichel G.H. Stomatal development and seasonal changes in diffusive resistance of primary and regrowth foliage of red oak (*Quercus rubra* L.) and red maple (*Acer rubrum* L.) // New Phytol. – 1977. – V. 78, № 1. – P. 71-81.

Wargo P.M. Insects have defoliated my tree – now what's going to happen? // J. Arboriculture. – 1978. – V. 4, № 8. – P. 169-175.

Новые публикации

Семенкова И.Г., Соколова Э.С. Фитопатология: Учебник для студентов вузов. М.: Академия. 2003. - 480 с.

Появление учебника И.Г.Семенковой и Э.С.Соколовой – значительное событие в отечественной лесозащите. В нём детально описаны сведения о болезнях растений, с детализацией инфекций, возникающих от различных возбудителей. Приведены сведения о динамике инфекционных заболеваний и иммунитета растений к ним. Охарактеризованы методы и средства борьбы с болезнями леса. Поэтапно, с большой подробностью описаны заболевания, которым подвергается дерево в процессе онтогенеза, приведены мероприятия по защите от патогенов. Существенное значение имеет характеристика заболеваний заготовленной древесины и изделий из нее, с детализацией защиты лесоматериалов. Несколько неожиданной для учебника лесохозяйственного ВУЗа, но, тем не менее, не лишней является глава, посвященная болезням цветочных растений.

Таким образом, по полноте изложения и по охвату анализируемой дисциплины рецензируемое издание можно отнести не только к учебникам для студентов, но и к справочным пособиям для дипломированных специалистов, включая научных работников.

В.Яновский